

Thèse no 4136

**Etude des phénomènes de la croissance
en hauteur et en diamètre du sapin
(*Abies alba* Mill.) et de l'épicéa (*Picea abies*
Karst.) dans deux peuplements jardinés
et une forêt vierge**

Thèse présentée

**A L'ECOLE POLYTECHNIQUE FEDERALE
ZURICH**

pour l'obtention
du grade de Docteur ès sciences techniques
par

JEAN-PHILIPPE SCHÜTZ

Ingénieur forestier EPF
né le 4 juin 1939
de Thielle-Wavre, Canton de Neuchâtel

acceptée sur proposition
du professeur H. Leibundgut, rapporteur
du professeur Dr. A. Kurth, corapporteur

1969, Bühler Buchdruck, Zürich

7. RESUME

=====

Ce travail, en se fondant sur l'analyse complète d'arbres abattus et la reconstitution de la croissance en hauteur et en diamètre en fonction du temps, dans deux peuplements jardinés et un peuplement vierge, poursuivait le but de rechercher l'effet des facteurs endogènes et exogènes sur la croissance en hauteur et en diamètre du sapin (*Abies alba* Mill.) et de l'épicéa (*Picea abies* Karst.) dans le régime de la futaie jardinée. Les principaux phénomènes ont été analysés sur la croissance en hauteur, la croissance en diamètre n'ayant été étudiée que par rapport à cette dernière.

La comparaison des principales caractéristiques de la croissance des 239 tiges étudiées a conduit aux résultats suivants.

1. Les phénomènes de la croissance en hauteur varient énormément dans un peuplement jardiné. La vitesse de croissance n'est pas constante au cours de la vie et permet de déterminer différentes phases de croissance. Délimitant les phases par les points d'inflexion de la courbe de la vitesse de croissance, on trouve selon les cas trois ou quatre phases de croissance: Une phase de jeunesse qui se caractérise par un développement lent de la vitesse de croissance, une phase adulte où la vitesse de croissance atteint un maximum puis diminue, une phase de vieillesse où la diminution de la vitesse de croissance se stabilise et une phase de sénescence où la vitesse de croissance tend vers 0.

2. Il est apparu que la vitesse de croissance maximale jouait un rôle sur la succession des différentes phases. Plus la vitesse de croissance maximale est élevée, moins longtemps dure la phase adulte, et plus le développement dans le temps de la phase de vieillesse est prolongé. D'autre part plus la vitesse de croissance est lente, moins le passage de la phase adulte à la phase de vieillesse est nettement marqué. Cependant la vitesse de croissance n'exerce pas d'influence sur la hauteur finale des arbres, ni sur la durée de temps nécessaire à atteindre cette hauteur.

3. En futaie jardinée, la croissance des arbres se caractérise par un développement très lent en jeunesse. On peut caractériser ce développement par la période de compression, que l'on a défini par la durée de temps où la croissance en diamètre reste inférieure

à 1 mm/an. Caractéristique importante des phénomènes de croissance en futaie jardinée, la période de compression a été étudiée sous divers aspects. On a constaté:

a) La période de compression est de durée très variable dans un peuplement jardiné. Elle se distribue selon une courbe normale. Sapins et épicéas ont dans un même peuplement pratiquement la même moyenne de distribution, à condition que les deux essences se soient régénérées au cours des mêmes laps de temps. Cette période peut être très élevée, dépasser 200 ans, dans les cas extrêmes atteindre 260/280 ans, pour les deux essences.

b) La vitesse de croissance au cours de la période de compression varie énormément, de 3 à 12 cm/an. Elle est en moyenne de 7 à 8 cm/an, assurant à la plante un gain de hauteur pouvant dépasser 15 m, si elle se prolonge très longtemps. D'une façon générale, c'est-à-dire en moyenne, plus la durée de compression est de longue durée, plus le gain de hauteur pendant cette période est élevé. Cependant la variation est telle que à une hauteur donnée, l'âge des tiges peut varier de 100 ans et plus.

c) Il n'existe pas de relation marquée entre la durée de la compression et la vitesse de croissance dans les phases ultérieures. Après une longue compression (plus de 150 ans) une tige peut croître plus rapidement dans certains cas qu'une tige ayant été comprimée pendant 20 à 30 ans.

d) La durée de compression a pour effet de décaler les phénomènes de la croissance. Plus elle est de longue durée plus le point du maximum de la vitesse de croissance se passe haut dans le peuplement. Cependant la hauteur finale atteinte est pratiquement la même dans un peuplement quelque soit la durée de la période de compression. Après une durée de compression élevée, la hauteur à parcourir pendant les phases de bonne croissance est par conséquent plus courte.

e) La vitesse de croissance pendant la période de compression ou intensité de compression exerce une influence sur la vitesse de croissance dans les phases ultérieures. En moyenne une vitesse de croissance lente pendant la période de compression correspond à un développement plus rapide de la croissance dans les phases ultérieures. Les différences de croissance entre deux classes d'intensité de compression différentes sont nettement distinctes et statistiquement assurées sur une grande partie du développement en

hauteur.

4. La phase adulte se caractérise par la culmination de la vitesse de croissance. Dans les peuplements étudiés, au moment de son maximum la vitesse de croissance varie énormément. Elle est en moyenne plus élevée pour l'épicéa que le sapin dans un peuplement. Les différences entre les peuplements sont très nettes et statistiquement plus assurées que entre les deux essences. La structure des peuplements exerce une influence marquée sur la vitesse de la croissance. En général la vitesse de croissance diminue plus le peuplement est dense.

La comparaison de tiges individuelles montre que plus la vitesse de croissance maximale est élevée, moins elle est soutenue dans le temps. A égalité de vitesse de croissance, on constate des différences assez importantes dans la durée de la phase adulte, c'est-à-dire de la période où la vitesse de croissance est soutenue. Il existe donc des différences importantes de potentiel de croissance.

5. Une estimation de la hauteur finale par la hauteur atteinte au moment où la vitesse de croissance est de 10 (ou 4) cm/an, a montré une variation énorme de cette grandeur, de l'ordre de 14 m pour l'intervalle de \pm deux fois l'écart-type de la distribution (\pm 2 s). Cette variation est nettement plus élevée dans le peuplement vierge. La moyenne de la distribution de cette hauteur est pratiquement la même pour le sapin et l'épicéa. Entre les peuplements elle est représentative de la fertilité. Les variations constatées montrent les différences considérables de potentiel de croissance dans les peuplements jardinés.

Il n'y a aucun rapport entre la vitesse de croissance, la durée de la période de compression et la hauteur finale atteinte. Cependant les conditions de concurrence semblent exercer à cet égard un rôle important. Dans le peuplement vierge, différents types de croissance à développement sociologique différents, présentent des différences importantes dans la hauteur finale atteinte.

6. La comparaison du développement de la croissance en hauteur entre les différents peuplements a montré que l'influence exercée par le peuplement, en particulier sa structure était plus marquée que celle des facteurs endogènes. C'est vraisemblablement la densité des peuplements qui joue à cet égard le plus grand rôle. En effet

le peuplement des Joux présentant une structure plus ouverte et un matériel sur pied moins élevé au cours du temps et par conséquent une bonne répartition de la lumière, a une croissance nettement plus rapide que celui de Steffisburg qui cependant possède une fertilité manifestement supérieure. A égalité de durée de compression les différences entre les peuplements restent prononcées. A égalité de vitesse de croissance, ce sont les différences en jeunesse ou en vieillesse qui se différencient. Il semble donc que la structure du peuplement est donc un des facteurs déterminants des phénomènes de croissance en futaie jardinée.

7. La grandeur des cimes doit exercer une influence importante en ralentissant l'apparition dans le temps des phénomènes du vieillissement. Le gain de hauteur au cours de la phase de sénescence est en effet plus élevé pour les arbres possédant une longue cime. On a constaté d'autre part que les arbres pouvant atteindre potentiellement les hauteurs les plus élevées sont ceux qui possèdent en valeur absolue et relative les cimes les plus longues.

8. Les phénomènes de la croissance en forêt vierge dépendent fortement du développement sociologique des individus et des phénomènes de concurrence qui en découlent. Ils ne peuvent pas être comparés sans autre à ceux de la futaie jardinée, parce que les conditions de croissance peuvent être soumises à des facteurs fondamentalement différents. Ils montrent néanmoins l'énorme plasticité des arbres vis-à-vis du milieu et la diversité des formes de croissance.

9. L'étude de la croissance en diamètre au niveau du sol, mais sans tenir compte de la déformation due à l'empatement des racines, de façon à reconstituer le cours normal de la croissance, a montré que dans la première partie de la vie, la croissance en diamètre correspondait assez bien à la croissance en hauteur, mais toutefois les différences de vitesse de croissance sont plus atténuées. A partir d'une certaine hauteur qui se trouve être environ à la fin de la phase de vieillesse, la croissance en diamètre diffère fondamentalement de la croissance en hauteur. Elle ne présente pas de diminution aussi nette de la vitesse de croissance. Bien au contraire, la vitesse de croissance reste constante ou diminue très légèrement. Par conséquent la forme des tiges change au cours de la vie. L'étude du rapport hauteur au diamètre individuel a montré que celui-ci est approchant linéaire jusqu'à une certaine

hauteur, au delà il diminue plus ou moins fortement. Le rapport hauteur au diamètre est par ailleurs très différent à même hauteur entre les tiges, les différences augmentent avec la hauteur. Il s'en suit que à partir d'une certaine hauteur (30 m environ) la variation des diamètres à hauteur donnée est considérable. Cette variation dépend en partie de l'état de vieillissement du peuplement.

10. Les conséquences de ces résultats sur la production et l'aménagement des forêts sont que le développement des grandeurs de croissance et par conséquent de production en futaie jardinée ne dépend pas principalement de l'âge des arbres. A la notion d'âge doit se substituer celle de vitesse de croissance. La fertilité ne joue pas en futaie jardinée un rôle aussi important qu'en futaie équienne sur la production. Mais la structure des peuplements est à cet égard déterminante. Etant donné qu'il existe des relations de cause à effet entre la structure et les phénomènes de la croissance on ne peut pas appliquer sans autre les résultats obtenus dans des exemples particuliers à des cas généraux ou des modèles.

ZUSAMMENFASSUNG

=====

Untersuchungen über Höhen- und Durchmesser-Wachstumsvorgänge an Tanne (*Abies alba* Miller) und Fichte (*Picea abies* Karst.) in Plenterwäldern und einem Urwald

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit den Einflüssen endogener und exogener Faktoren auf die Abläufe des Höhen- und Durchmesserwachstums von Fichte und Tanne. Als Untersuchungsmaterial dienten 239 gefällte Bäume aus den Plenterwäldern von Les Joux/NE und von Steffisburg/BE, sowie aus dem Urwald von Janj/Jugoslawien. Gestützt auf Stammanalysen dieser Bäume wurden die Höhen- und Durchmesser-Wachstumskurven in Funktion des Alters ermittelt. Das Schwergewicht der Untersuchung wurde indessen auf die Höhenwachstumsvorgänge gelegt. Das Durchmesserwachstum wurde hauptsächlich in Funktion des Höhenwachstums untersucht. Vergleiche der wesentlichen Charakteristiken der Wachstumsvorgänge zwischen einzelnen Stämmen und zwischen den beiden Baumarten innerhalb der einzelnen Bestände sowie zwischen den Beständen ergaben folgende wichtigste Resultate:

1. Die Höhenwachstumsvorgänge der Bäume der untersuchten Bestände variieren in ausserordentlich starkem Umfange. Die im Verlaufe des Baumlebens wechselnden Wachstumsgeschwindigkeiten lassen verschiedene Wachstumsphasen erkennen, die sich am eindeutigsten durch die jeweiligen Wendepunkte in den Kurvenverläufen abgrenzen lassen. Je nach individueller Lebensgeschichte des Baumes sind drei oder vier Phasen erkennbar: Eine Jugendphase (phase de jeunesse), die durch niedrige Wachstumsgeschwindigkeiten (H und D) charakterisiert ist, eine Hauptwachstumsphase (phase adulte) während der die Wachstumsgeschwindigkeit (H) zunächst ein Maximum erreicht und dann abzunehmen beginnt; eine Alterungsphase (phase de vieillesse), die durch ein allmählich sich einstellendes Gleichgewicht in der Verminderung gekennzeichnet ist; eine Senilitätsphase (phase de sénescence) in deren Verlauf die Wachstumsgeschwindigkeit sich dem Wert 0 anzunähern beginnt.

2. Auffallend ist der Zusammenhang zwischen der Art des Verlaufs der maximalen Wachstumsgeschwindigkeit mit den Eigentümlichkeiten der darauf folgenden Phasen. Je höher die maximale Wachs-

tumsgeschwindigkeit liegt, umso kürzer ist die Hauptwachstumsphase bemessen und umso weiter wird die Dauer der Alterungsphase gedehnt. Je tiefer dagegen die maximale Wachstumsgeschwindigkeit ist, umso undeutlicher ist der Uebergang der Hauptwachstums- zur Alterungsphase. Dennoch vermag der Charakter der maximalen Wachstumsgeschwindigkeit offenbar weder einen Einfluss auf die erreichbare End-Baumhöhe, noch auf die dazu benötigte Zeit auszuüben. Ein derartiger Einfluss scheint sich vielmehr auf den Verlauf der Uebergänge zwischen den verschiedenen Phasen auszuwirken. Das Tempo der Alterung ist nicht vom gesamten Wachstumsablauf, sondern vielmehr von der Art des Verlaufes bestimmter Wuchsperioden abhängig.

3. Je nach der für den Ablauf der Wachstumsphasen beanspruchten Zeit lassen sich verschiedene Wachstumstypen unterscheiden. Im Plenterwald ist das Baumwachstum gekennzeichnet durch ein ausgeprägt langsames und lange dauerndes Jugendwachstum. Diese Phase stellt die Unterdrückungsperiode dar, welche definiert ist durch einen Durchmesserzuwachs (gemessen auf Bodenhöhe, vergl. 9.), der weniger als 1 mm beträgt. Als wichtigstes Merkmal der Wachstumserrscheinungen im Plenterwald wurde die Unterdrückungsperiode von verschiedenen Gesichtswinkeln her näher untersucht:

a) Die Unterdrückungsperiode ist von sehr unterschiedlicher Dauer, deren Ausmasse einer Normalverteilung folgen. Tanne und Fichte weisen innerhalb des gleichen Bestandes nahezu übereinstimmende Mittelwerte der Verteilung auf, vorausgesetzt allerdings, dass die beiden Arten innerhalb der gleichen Zeitspanne zur Verjüngung kamen. Das heisst: die beiden Arten weisen nur gleiche Mittelwerte der Unterdrückungsperiode auf, wenn sie unter vergleichbaren bestandesstrukturellen Bedingungen aufgewachsen sind. Sind dagegen die Verjüngungen der beiden Arten aus je verschiedenen Ansamlungsperioden entstanden, können die Mittelwerte der Unterdrückungsdauer der beiden Arten beträchtlich voneinander abweichen. Meistens verschieben sich in den Zwischenzeiten die bestandesstrukturellen Verhältnisse. Aus dieser Feststellung geht aber auch hervor, dass der Verjüngungsnachschub, zeitlich gesehen, nicht kontinuierlich erfolgt. Die Unterdrückungsdauer kann sehr ausgedehnt sein; sie kann 200 Jahre überschreiten und für beide Arten Extremwerte von 260 - 280 Jahren erreichen.

b) Die Höhenwachstumsgeschwindigkeit während der Unterdrückungsperiode kann sehr verschieden grosse Werte erreichen. Sie

liegt zwischen 3 und 12 cm/Jahr und beträgt im Mittel 7-8 cm/Jahr. Die am Ende sehr gedehnten Unterdrückungsperioden erreichte Baumhöhe kann 15 m überschreiten. Allgemein gilt: Je gedehnter die Unterdrückungsdauer ist, umso grösser ist der Gewinn an Baumhöhe in dieser Periode. Die Variabilität ist immerhin so gross, dass gleiche Baumhöhen Altersunterschiede von mehr als 100 Lebensjahren aufweisen können.

c) Zwischen der Unterdrückungsdauer und den Wachstumserscheinungen (insbesondere der Wachstumsgeschwindigkeit) der nachfolgenden Lebensphasen bestehen keine offensichtlichen Zusammenhänge. Auch nach einer langen, mehr als 150 Jahre betragenden Unterdrückungszeit kann in manchen Fällen ein solcher Baum rascher wachsen, als ein Baum, der nur während 20 bis 30 Jahren unterdrückt war.

d) Die Unterdrückungsdauer verursacht eine Verschiebung der gegenseitigen Verhältnisse zwischen den Wachstumsabläufen; je länger die Unterdrückung dauert, in umso grösserer Baumhöhe tritt das Maximum der Wachstumsgeschwindigkeit auf. Dennoch ist, etwas überraschend, die erreichte Endhöhe in einem gegebenen Bestand die gleiche, wie lange die Unterdrückungszeit immer auch gewesen sein mag. Dementsprechend wird also die nach einer langen Unterdrückungszeit noch zu durchwachsende Höhe rascher überwunden als bei kurzer Unterdrückungszeit.

e) Das von der Unterdrückungsintensität abhängige Tempo der Wachstumsgeschwindigkeit wirkt sich auf dieses Mass während den anschliessenden Lebensphasen aus. Im allgemeinen entspricht einer geringen Wachstumsgeschwindigkeit während der Unterdrückungsperiode eine hohe Wachstumsgeschwindigkeit während den anschliessenden Lebensphasen. Die Unterschiede zwischen zwei verschiedenen Graden der Unterdrückungsintensität können sehr deutlich und während längerer Zeiten der anschliessenden Entwicklung statistisch gesichert sein.

4. Die Hauptwachstumsphase ist dadurch gekennzeichnet, dass in ihr die Wachstumsgeschwindigkeit kulminiert. Die Werte dieses Maximums variieren zwischen den untersuchten Beständen ausserordentlich stark. Innerhalb eines gegebenen Bestandes liegt der Mittelwert des Maximums höher für die Fichte als für die Tanne. Auch zwischen den Beständen sind die Unterschiede ausgeprägt und statistisch besser gesichert als die Unterschiede zwischen den beiden Arten im selben Bestand. Dies weist darauf hin, dass die Bestandesstruktur offenbar einen deutlich mitbestimmenden Einfluss auf

die Wachstumsgeschwindigkeit haben muss: Die Tendenz ist dahin zu deuten, dass mit zunehmender Bestandesdichte (Les Joux - Steffisburg - Janj) die Wachstumsgeschwindigkeit abnimmt.

Aus dem gegenseitigen Vergleich der Untersuchungsergebnisse von Einzelbäumen ergibt sich auch, dass die Periode hoher Wachstumsgeschwindigkeit umso kürzer ist, je grössere Werte das Maximum erreicht hatte. Dennoch ergeben sich bei Bäumen mit unter sich gleichen Maxima der Wachstumsgeschwindigkeit grosse Verschiedenheiten in der Dauer der Hauptwachstumsphase. Die Wachstumsfähigkeit (potentiel de croissance) muss demnach von Baum zu Baum in ausschlaggebender Weise verschieden sein.

5. Eine Schätzung der Endhöhe mit Hilfe der Baumhöhe, welche in dem Moment erreicht ist, in welchem die Wachstumsgeschwindigkeit noch 10, bzw. 4 cm/Jahr beträgt ("Temps de passage" TP = 20, bzw. TP = 50) definiert als die Zeit, welche der Baum benötigt, um 2,0 m höher zu werden) ergibt allerdings eine sehr starke Variabilität dieser Ausgangswerte; sie betragen immer um die 14.0 m und entsprechen damit der vierfachen Streuung (2 . (Is)). Diese Variabilität ist eindeutig noch höher im untersuchten Urwaldbestand. Der Mittelwert der statistischen Verteilung dieser geschätzten Endhöhe ist für Fichte und Tanne annähernd gleich. Die zwischen den Beständen gefundenen Unterschiede der Endhöhenwerte sind ein Ausdruck für die Bonität. Die festgestellte Variabilität ihrerseits zeigt in welchem Masse das baumindividuelle Wachstum in Plenterbeständen verschieden sein kann.

Zwischen der Wachstumsgeschwindigkeit, der Dauer der Unterdrückungsperiode und der Endhöhe scheinen keine offensichtlichen Beziehungen zu bestehen. Immerhin üben die Konkurrenzverhältnisse einen nicht zu übersehenden Einfluss auf den Endhöhenwert aus. Gerade im Urwaldbestand ergeben sich für Individuen, die verschiedenen Wachstumstypen zuzuordnen sind, bedeutsame Unterschiede der Endhöhen auf.

6. Vergleiche zwischen den untersuchten Beständen zeigten, dass der Einfluss des Bestandes, im besonderen der Bestandesstruktur, auf den jeweiligen Verlauf des Höhenwachstums entscheidender sein muss als jener der endogenen Faktoren. Am einfachsten lässt sich der bestimmende Einfluss der Bestandesdichte nachweisen. So sind die Zuwachsabläufe im Bestand Les Joux, der zur Zeit eine gute Struktur und damit eine allgemein günstige Verteilung der Be-

lichtungsverhältnisse aufweist, eindeutig beschleunigt, gegenüber dem Stand Steffisburg, obwohl dieser eine nachweisbar bessere Bonität aufweist. Auch bei gleichem Unterdrückungszeitraum der zum Vergleich herangezogenen Individuen bleiben diese Unterschiede zwischen den beiden Beständen deutlich. Als meist verantwortlicher Faktor für die unterschiedlichen Zuwachsabläufe, besonders für ihr Tempo, kann demnach nur die Bestandesstruktur in Frage kommen.

7. Die Grösse der lebenden Krone als Träger der Assimilationsorgane dürfte einen wichtigen Einfluss auf den Zeitpunkt des Eintretens der Alterungserscheinungen ausüben. Tatsächlich ist der Höhengewinn während der Senilitätsphase grösser bei Bäumen, die lange Kronen aufweisen. Ferner war im Urwaldbestand festzustellen, dass jene Bäume, welche die besten Aussichten haben, grössere Höhen zu erreichen, absolut und bezogen auf die gerade erreichte Baumhöhe die längsten Kronen aufweisen.

8. Die Wachstumserscheinungen im Urwald sind in hohem Masse abhängig von der individuellen, soziologischen Baumartentwicklung und den sich daraus ergebenden Konkurrenzverhältnissen. Ein unmittelbarer Vergleich mit den eigentlichen Plenterwäldern ist nicht möglich, weil die Wuchsbedingungen im Urwald in zu tiefgreifender Weise Veränderungen und Schwankungen unterworfen sein können. Umso mehr zeigt sich hier die ausserordentliche Plastizität der Bäume gegenüber den mannigfaltigen Veränderungsmöglichkeiten ökologischer Bedingungen.

9. Die Untersuchung des auf Bodenhöhe bezogenen Durchmesserzuwachses, wobei die durch die Wurzelanläufe bedingten Störungen nicht berücksichtigt, bzw. ausgeglichen wurden, zeigt, dass dieser während des ersten Lebensabschnittes weitgehend dem aus dem Höhenzuwachs gewonnenen Bild übereinstimmt. Die Unterschiede in der Geschwindigkeit des Durchmesserwachstums sind allerdings weniger ausgeprägt als jene des Höhenwachstums in dieser Phase. Von einer gewissen Höhe an, etwa jener, die bei Ende der Alterungsphase erreicht ist, unterscheidet sich dagegen der Durchmesserzuwachs grundlegend von den beim Höhenwachstumsverlauf gefundenen Verhältnissen. Die Wachstumsgeschwindigkeit ist nicht in gleicher Weise verlangsamt, sondern hält im Gegenteil unvermindert an oder vermindert sich nur viel allmählicher. In dieser Erscheinung liegt die Ursache für die Veränderung der Stammform im Verlaufe des Baumlebens. Die einzelbaumweise Untersuchung der Verhältnisse von Höhe zu

Durchmesser zeigte, dass diese bis zu einer gewissen Baumhöhe einen linearen Verlauf zeigen; nachher nehmen diese Verhältniszahlen geringere Werte an: Die Bäume werden vollholziger. Bei gleicher Baumhöhe kann das Verhältnis $H : D$ sehr verschieden sein, wobei diese Variabilität mit zunehmender Baumhöhe zunimmt. Dies ist in ausgesprochenen Masse der Fall ab Baumhöhen von etwa 30.0 m. Die Variabilität des Wertes $H : D$ ist teilweise abhängig vom Alterungszustand des jeweiligen Bestandes.

10. Die Folgerung der Resultate hinsichtlich Leistung und Einrichtung der Plenterbestände sind, dass der Verlauf der Wachstumsgrößen und infolgedessen der Leistung nicht wesentlich vom Alter der Bäume abhängig sind. Der Begriff "Alter" soll durch "Wachstumsgeschwindigkeit" ersetzt werden. Die Bonität spielt im Plenterwald nicht die gleiche entscheidende Rolle auf die Leistung wie im gleichaltrigen Wald. Sondern die Struktur der Bestände ist in dieser Hinsicht entscheidend. Da eine Beziehung der Ursache und Wirkung zwischen Struktur und Wachstumsphänomene besteht, kann man die gefundenen Resultate einzelner Beispiele nicht ohne weiteres auf allgemeine Fälle oder Modelle anwenden.

SUMMARY

=====

Investigations on height and diameter growth of fir (*Abies alba* Miller) and spruce (*Picea abies* Karst.) in selection and virgin forests

Endogenous and exogenous factors affecting the development of height and diameter growth among fir and spruce will be dealt with in this thesis. Investigations were carried out on 239 felled trees from the selection forest of Les Joux (NE) and Steffisburg (BE), both in Switzerland, as well as from Janj, a virgin forest in Yugoslavia. Based on analysis of stems, diameter and height-age curves have been plotted. The emphasis of the investigations has been on height growth, the diameter growth was investigated mainly as a function of the height growth. By comparing the relevant growth characteristics between different stems; between the two species within stands and also among the tree stands, the most important results are as follow.

1. There is a large variation in height growth within the stands under study. From the changing rates of growth during the life of a tree, different stages of growth can be distinguished which are limited by the points of inflexion on the growth curves. Depending of the individual history of a tree, it is possible to distinguish three or four stages. Firstly, a juvenile stage characterised by a low growth rate; an adult stage during which the height growth capacity reaches a maximum before deceleration; a senescent stage characterised by a slow arrival at a constant rate of deceleration, and, finally a stage of senility during the course of which the growth rate approaches zero.

2. A distinct relationship exists between the value of the maximum growth rate and the following stages. The higher the maximum growth rate, the shorter the adult stage and the more extended the stage of senescence. The lower the maximum rate of growth, the less obvious is the transition from the adult stage to that of senescence. However, these rates do not seem to have an effect upon the final height of a tree, nor do they influence the time required to reach that height. The senescence rate is influenced only by the pattern of certain growth periods.

3. From the time needed to pass from stage to stage different types of growth can be distinguished. In a selection forest the trees grow remarkably slowly in their juvenile stage, and this period lasts a long time. It is known as the period of suppression, which is defined by a diameter increment of less than 1 mm per year at ground level. Since the suppression period is the most important growth factor in a selection forest, special emphasis has been given to its investigation.

a) The duration time of the suppression period follows a normal distribution. If spruce and fir have been regenerated together in a stand, the mean values of their distribution are almost identical. On the other hand, the mean values of the two species may be significantly different if regeneration originates from different seed periods, since in most cases the conditions of growth will be changed. For instance, the suppression period might last as long as 200 years although extreme values of 200 - 280 years have been recorded for both species.

b) During the suppression period, the rate of height growth may vary greatly. The mean value is 7 to 8 cm per year, the extremes being 3 cm and 12 cm per year. After an extended suppression period, the height of a tree may exceed 15 m. Generally, it holds that the longer the period of suppression, the greater the gain in height. However, due to a great variation, it is possible that trees of equal height may differ in their age up to 100 years.

c) No definite relationship exists between the suppression period and the growth characteristics of the following stages. Even after a period of suppression of 150 years a tree may grow faster than another that has been suppressed for 20 to 30 years only.

d) The length of the suppression period causes some changes to the proportions within the growth stages. The longer the period of suppression the higher the tree when the growth maximum is reached. Surprisingly, the final height of individual trees in a particular stand does not depend on the length of suppression.

e) The growth rate, depending on the intensity of suppression, influences the rate of the following stages, which could be statistically proven, but only for a certain time. The lower the rate during the suppression period, the higher it is in the successive stages.

4. The value of the maximum height growth rate varies extremely

among the stands in question. Within stands, the mean values for spruce are significantly higher than those for fir, while even greater differences exist between stands. This points out the governing importance of the stand structure, e.g. with increasing stand density the growth rate declines. For single trees, it has been found that the period of accelerated growth is shorter the greater the value of the maximum growth rate. Therefore the growth potential of different trees varies decisively.

5. An estimation of the final height by means of the tree height at the stage at which growth rate amount to 10 or 4 cm/annum yields widely differing results. The value of four standard deviations ($\pm 2s$) is approximately 14 m, in the virgin forest even greater. Within a stand the average final height of spruce and fir is almost equal.

The different final height of the stands equal the site index. The variability of the individual growth of trees is one characteristic of the selection forest.

No obvious relationship exists between the growth rate, the length of the suppression period and the final height. However the competition between trees does noticeably influence the final height. In the virgin stand, especially, individual tree associated with certain types of growth show significant differences in their heights.

6. The influence of the stand, particularly the stand structure, on the height growth pattern must be more decisive than exogenous factors. Accordingly this is the reason why the Les Joux stand, which has a fairly well balanced structure, shows an accelerated increment as compared to the Steffisburg stand, which belongs to a higher site class. The same results are found if we compare individuals from the two stands, suppressed for an equal period. On the other hand, by comparing the growth rates, it has been found that the pattern of the juvenile stage and the senescent stage are responsible for the afore-mentioned differences. Therefore, it is assumed that the stand structure is the most important single factor responsible for the various increment patterns.

7. The size of the assimilating crown seems to strongly influence the beginning of senescence. Trees with large crowns show a higher height increment during the senility stage. Furthermore, in the virgin forest, trees with a potential to arrive at dominant

height possessed the longest crown, absolute and relative to their current height.

8. In a virgin forest, the growth characteristics are highly dependent on the individual, social development of the trees, and the resulting competition. Due to the widely differing growth conditions, it was not possible to directly compare the virgin stand with the selection forest.

9. The increment in diameter growth at ground level corresponds fairly well with the values of height growth, but only for the early stages, although the variation in the growth rate is not as distinct as for the diameter. Towards the end of the senescent stage the diameter growth does not slow down as does the height growth. The former remain constant or decelerates at a much slower pace. The changing form of the trunk during the life of a tree is thus explained. From the above, it follows that the relationship between height and diameter is linear up to a certain height. Thereafter, this ratio diminishes, meaning the trees get more voluminous. For trees of similar height, the ratio h/d may be very different; this has been found most clearly for heights above 30 m. The variation of the h/d ratio partially depends on the stand's age conditions.

10. The conclusion concerning the management and productivity of selection forests are that the pattern of growth is rather independent from the tree age. Also, the term "age" should be replaced by "rate of growth". The structure of a selection forest is most important, and may outweigh the importance of the site class. Since a close relationship exists between the stand structure and growth phenomena, results cannot be generalized by basing conclusions on only a few stands.