HAL
open science

Sylvigenèse de la hêtraie-sapinière dans le contexte vosgien

Déborah Closset-Kopp

To cite this version:

Déborah Closset-Kopp. Sylvigenèse de la hêtraie-sapinière dans le contexte vosgien. Ecologie, Environnement. Université Paul Verlaine - Metz, 2004. Français. NNT : 2004METZ024S . tel-01750089

HAL Id: tel-01750089

https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01750089v1

Submitted on 29 Mar 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITÉ DE LORRAINE

AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4
Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10
http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php
http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm

UNIVERSITE Paul Verlaine - METZ
S.C.D.
N° Inv 2004 0705
Cote S/Mz 04/24
Loc mag. tirage

Université de Metz
Laboratoire Biologie et Fonctionnement des Ecosystèmes
Equipe de Phytoécologie

THESE

Présentée pour l'obtention du grade de Docteur de l'Université de Metz
Mention : Sciences de la vie – Spécialité : Ecologie

Par
Déborah CLOSSET-KOPP

SYLVIGENESE DE LA HETRAIE-SAPINIERE DANS LE CONTEXTE VOSGIEN

Soutenue le 15 novembre 2004

Membres du Jury :

A. SCHNITZLER-LENOBLE Professeur à l'université de Metz	Directrice de Thèse
J.F. PONGE Professeur au Muséum National Histoire Naturelle de Paris	Rapporteur
C. URBINATI Professeur à l'Université d'Ancône Italie	Rapporteur
R. CARBIENER Professeur honoraire Université de Strasbourg	Examinateur
W. BÜCKING Professeur de l'Université de Freibourg	Examinateur
D. ARAN Maître de Conférence de l'Université de Metz	Examinateur
C. SCHWOEHRER Chargé de mission Parc Naturel Régional Ballons des Vosges	Invité

BIBLIOTHEQUE UNIVERSITAIRE DE METZ
031 536294 3

PPN 095289119

UNIVERSITE Paul Verlaine · METZ
S.C.D.
N° 2004 0705
Cote S/M304/24
Loc mg. rerege

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier par ces quelques lignes toutes les personnes qui de près ou de loin ont contribué à la naissance, à la réalisation et l'aboutissement de ma thèse.

En premier lieu je voudrais remercier M. Moreteau de m'avoir accueillie dans son laboratoire, et M. Muller pour m'avoir permis de réaliser ce travail de thèse au sein de son équipe.

Je voudrais surtout remercier la personne qui a su faire vibrer ma corde sensible pour la forêt, Annik Schnitlzer, ma directrice de thèse qui, par sa passion communicative, ses compétences, ses idées, sa patience et ses encouragements m'a permis d'avancer tant sur le plan scientifique que sur le plan personnel.

Merci à J.F. Ponge, Professeur du Muséum National d'Histoire Naturelle et M. Urbinati, Professeur à l'Université d'Ancône, d'avoir accepté d'être les rapporteurs de ma thèse. Merci également à R. Carbiener, Professeur honoraire de Strasbourg, W. Bücking, Professeur à l'Université de Freibourg (Allemagne), D. Aran et J.M. Walter, respectivement Maîtres de conférences à Metz et Strasbourg et C. Schwoehrer du Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges, de s'être réunis pour participer régulièrement à mon comité de pilotage.

Je voudrais également adresser mes plus vifs remerciements au Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges et particulièrement à Christian Schwoehrer qui m'a permis de réaliser mes travaux dans les meilleures conditions financières, merci également à Yannick et Laurent qui m'ont aidée sur le terrain, et qui m'ont fournie tous les documents et autorisations nécessaires à la réalisation de mon travail sur le terrain.

Merci à Delphine Aran qui m'a accompagnée sur le terrain, pour faire des fosses pédologiques sous 10 cm de neige et qui m'a appris bien des choses dans son domaine.

Merci à l'équipe de phytoécologie de l'INRA, et particulièrement J.L Dupouey, de m'avoir accueillie pour une formation en dendrologie. Merci à toute son équipe pour l'aide musclée

lors du carottage des arbres et pour les patientes explications sur le fonctionnement des ordis des temps modernes.
Un grand merci à la phyto-team, équipe de travail et d'amitié qui a largement contribué à rendre les conditions de ce travail des plus agréables (surtout les premières années où nous étions plus que 4). Je remercie de tout cœur Marie-Pierre pour son soutien et ses précieux conseils (dans la catégorie banque de graines), Christelle (dans la catégorie administration), Pat (pour les stats), Fred et John (dans la catégorie blagues et dépannage d'ordinateurs), Cendrine (dans la catégorie bricolage et travaux manuels), Jef, Julian et Mathias, Fiorant, Gabrielle et Marie-Christine, Simon et Christophe de la démo.

Merci à tous mes stagiaires, Nicolas, Anne-Laure, Stéphane et Sandrine, qui ont largement contribué à récolter des données de terrain et qui pour quelques mois ont comblé ma solitude d'ermite au fond des bois.

Un grand merci à Alain Untereiner et à Françoise son épouse à qui je dois beaucoup, tant en botanique et débats, qu'en amitiés.

Merci à mes parents qui m'ont toujours soutenus, qui m'ont aidée lors des moultes déménagements successifs dans les Vosges et en Alsace, qui ont su taire leurs angoisses et craintes les plus grandes quand je traversais des éboulis, quand je me promenais seule dans les endroits les plus sauvages ou que je me retrouvais seule sous l'orage sur les crêtes…

Merci à Fab qui a travaillé avec moi, tous les jours à la gestation de cette thèse. Il a toujours été à mes côtés et m'a aidé sur le terrain de nombreux week-ends. Il a été mon unique espoir quand il pleuvait des cordes et quand il fallait porter des kilos de terre de sol…

A tous merci pour tout, …. et pour tout le reste.

AVANT PROPOS

Les différentes études qui ont été entreprises au cours de ce travail de thèse ont été rédigées sous forme d'articles.

Le plan de ce manuscrit a par conséquent été articulé autour de ces articles. Chaque publication est précédée d'une partie introductive à l'étude permettant ainsi les liens entre les articles.

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE

I. Quelle place pour les forêts primaires.....1

II. Et les forêts à caractère naturel.....2

III. Les forêts à caractère naturel : sites de référence.....3

IV. Les Vosges zone refuge.....3

V. Les Vosges zone d'étude..... 4

VI. Objectifs..... 5

1ère partie: SYLVIGENESE ET HETRAIES-SAPINIERES

I. Quelques notions sylvigénétiques..... 7

I.1. Le chablis..... 7

I.2. Les cheminées écologiques..... 8

I.3. Les cycles sylvigénétiques selon l'école architecturale..... 8

II. Du hêtre au sapin en passant par l'épicéa et l'érable.....9

II.1. Autécologie.....10

a) Demande en eau.....10

b) Température.....10

c) Lumière 11

d) Sols 11

II.2. Stratégies et architecture 11

III. Les hêtraies-sapinières primaires..... 14

III.1. Les cycles de développement 14

III.2. Les processus de régénération..... 15

2ème partie: LES VOSGES

I. Géographie et géomorphologie..... 17

II. Données abiotiques..... 17

II.1. Climat 17

II.2. Pédologie..... 18

III. La végétation montagnarde et subalpine 20
III.1. Phytosociologie des hêtraies-sapinières..... 21
III.2. Genèse des hêtraies-sapinières Vosgiennes 21
III.3. Anthropisation des forêts vosgiennes..... 22
IV. Les réserves naturelles..... 24
IV.1. La réserve naturelle du Massif du Grand Ventron..... 24
IV.2. La réserve naturelle du Frankenthal-Missheimle.....25

3ème partie: DEMARCHE ET METHODOLOGIES

I. Démarche..... 27
II. Méthodologies..... 28
II.1.Approche phytosociologique..... 28
II.2. Etude architecturale..... 28
II.3. Etude de la banque de graines..... 29
II.4. Etude dendrologique 29
II.5. Pédologie.....29
II.6. Etude de la lumière..... 30

4ème Partie: RESULTATS

I. Etude phytosociologique
(Contribution à l'étude des groupements végétaux de deux réserves intégrales forestières)..... 31

II. Etude architecturale des deux core areas..... 48
(Dynamics in natural mixed-beech forest of the upper Vosges)

III. Etude de la banque de graines et des ouvertures de la canopée 77
(Soil seed bank, vegetation and gap dynamics in a mixed beech-silver fir forest in the Vosges)

IV. Etude comparée d'une forêt à caractère naturel et d'une forêt primaire.....97
(Dynamique des populations et mosaïque forestière en hêtraie-sapinière naturelle préservée. Une comparaison entre Vosges et Carpates)

V. Etude des conditions de croissance près de la crête..... 116
(Tree-ring growth variability and sylvigenetic process in a preserved mixed stand of the Vosges mountains-France)

5ème partie: SYNTHESE, DISCUSSION ET CONCLUSION

Synthèse..... 129
Discussion et conclusion..... 130

BIBLIOGRAPHIE..... 133

RESUME..... 156

INTRODUCTION GENERALE

I. Quelles places pour les forêts primaires ?

Les forêts primaires constituent les écosystèmes terrestres les plus hautement organisés de la planète, en équilibre dynamique avec le régime naturel des événements climatiques, et sans qu'aucune perturbation majeure d'origine humaine ne dérange. Les espèces et les populations inféodées à ces milieux fluctuent naturellement en fonction de leurs mutuelles interactions et des événements extérieurs, sans jamais perdre de leur diversité naturelle. Les richesses naturelles en zones refuges, accessibles à toutes les stratégies du vivant, expliquent qu'il n'y a jamais d'extinction d'espèces tant que le macroclimat ne change pas (Jones 1945, White 1979, Oldeman 1990).

Les forêts primaires rassemblent entre 50 et 90% de la faune et la flore des terres émergées. Elles abritent des espèces et des habitats rares dont certains ont totalement disparu des forêts exploitées. Ces espèces sont le plus souvent inféodées aux phases sénescentes de la forêt (bois mort, gros arbres) (Palm 1959, Rose 1976, Harding and Rose 1986, Speight 1989, Warren and Key 1991, Wulf 1997, Alexander et *al.* 1996, Alexander 1998, Ranius 2000). L'intégrité de fonctionnement de ces forêts est de beaucoup supérieure à celles des forêts au niveau: de leur diversité en habitats et espèces (Maser et Trappe 1984, Raphael and White 1984, Peterken and Game 1984, Franklin *et al.* 1987, Dzwonko and Loster1988, Brunet 1993), de leur résistance aux perturbations naturelles et attaques parasitaires (Doll 1986, Franks *et al.* 1991, Burkhart and Tham 1992, Su *et al.* 1996, Gerlach *et al.* 1997, Sheperd 1994, Génot 1998), de leur aptitude à se régénérer (Hofgaard 1993, Cenusa 1993, Carbiener 1995), de leur cycles biogéochimiques (Aussmus 1977, Raphael and Morrison 1987, Ponge *et al.* 1998, André 1998). Tout comme les forêts plus anthropisées, elles constituent une source de substances médicinales, un puits de carbone (400-500 kg de carbone par tonne de bois sec/ha) (Frère 2001) et une réserve de gaz carbonique (absorbant 30 % des émissions artificielles). Mais elles sont sans doute les seules à proposer à l'Homme de tels potentiels de fascination, de ressourcement et de connaissances.

Ces forêts primaires couvraient l'Europe au Néolithique à 99%. Depuis elles se sont fragmentées, leur qualité n'a cessé de se dégrader: ramassage de bois et de litière, pacage, brûlis, gestion anthropique intensive et perturbations dans les réseaux trophiques (banalisation des espèces végétales, augmentation des ongulés, disparition des prédateurs). Plus récemment, les épisodes de pluies acides de la deuxième moitié du 20ème siècle (Becker 1989, Ulrich et

Williot 1994), la pollution atmosphérique et l'augmentation du taux de carbone ont encore affecté leur fonctionnement.

Ces dégradations multiples ont fragilisé et rompu de nombreuses interdépendances et interconnexions de réseaux trophiques et des flux de matière et d'énergie, conduisant à des modifications ou pertes parfois irréversibles de diversité biologique.

Il reste à l'heure actuelle moins de 2% de ces forêts primaires en Europe (Jones 1945, Kellman 1996, Peterken 1996, COST 1999, Schnitzler 2002, 1996, Walter 2002, Vallauri et Poncet 2003). Malgré leur vaste surface (de l'ordre de la centaine de millions d'hectares) aucune d'entre elle, en Europe centrale et boréale, n'a pu conserver un état de naturalité optimal, en raison notamment de leur fragmentation au sein de paysages anthropisés.

II. Et les forêts à caractère naturel ?

Outre ces forêts primaires, il subsiste dans toutes les parties de l'Europe quelques rares forêts, situées à un échelon inférieur de naturalité, où l'intervention anthropique a été plus discrète. Ces « forêts à caractère naturel » ont été épargnées par l'Homme pour des raisons d'inaccessibilité ou de faible rendement, par héritage historique (grands territoires de chasse seigneuriale) ou politique (forêts frontières).

A défaut de pouvoir étudier et comprendre un état idéal disparu, un intérêt de plus en plus important leur est voué. En effet, de nombreux gestionnaires forestiers, chasseurs, naturalistes, artistes et scientifiques ont rapidement compris l'importance et l'enjeu de les protéger et de les étudier (Jones 1945, Leibengut 1959, Terborgh 1974, Mayer *et al.* 1979, Mayer 1980, 1984, Fahey 1990, Crow 1990, Chauvet et Olivier 1993, Peterken 1993, 1996, 1999, Schuck *et al.* 1994, Sales 1995, Johnson *et al.* 1995, Schnitzler 1996, 2002, André 1997, 1998, Bernadski *et al.* 1998, Parviainen *et al.* 2000, Führer 2000, Spiecker 2002.....).

Dans la sphère politique, le Conseil de l'Europe a défini les forêts comme « étant une part essentielle du patrimoine européen en raison de leur valeur éthique, culturelle, éducative, naturelle et scientifique ». Des réseaux de gestionnaires et forestiers (Groupe Réserves Naturelles de France) de scientifiques (Action COST) se sont également formés en vue de centraliser les données et homogénéiser les méthodologies de recensement de ces forêts reliques bien préservées (protocole COST, Closset et Schnitzler 2001).

Au-delà des frontières de l'Europe, un réseau mondial s'est créé en vue de les protéger plus efficacement (Conférence Sylva en 1986, Conférence ministérielle de 1990 à Strasbourg, S2,

S5 et S6, Congrès forestier mondial en 1991 à Paris, CNUER de Rio en 1992, 1993 à Helsinki).

Enfin des outils de protection ont également été créés via les réserves intégrales, le label FSC, les réserves biologiques intégrales ou les réserves volontaires,...). A ce jour, les outils de protection les plus performants sont les réserves naturelles dans lesquelles les forêts bénéficient parfois d'un statut de protection intégrale, soumises à des chartes les plus strictes et régies par de nombreux décrets.

III. Les forêts à caractère naturel: sites de référence

Depuis quelques dizaines d'années, des recherches en écologie fondamentale se sont penchées sur les effets des modifications de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes. Les définitions et concepts de la biodiversité (cf conférence de Rio, 1992) sous-tendent la plupart des études fondamentales effectuées dans les écosystèmes forestiers (Lämas et Fries 1995, Kohm et Franklin 1996). Un autre concept fondamental utilisé tant pour la préservation ou la restauration d'un habitat, est l'évaluation de son niveau d'intégrité écologique. Ce concept synonyme de naturalité (terme défini par Peterken 1996) se réfère à la capacité que possède un écosystème à maintenir sa structure naturelle et sa fonctionnalité. La composition de ses populations et leurs mutuelles interactions sont donc maintenues en dépit des perturbations irréversibles causées par les activités humaines (Innis *et al.* 2000). Il s'agit donc de trouver des sites de référence qui soient les moins influencés possibles par les activités humaines, et les plus similaires possibles du point de vue fonctionnel. Ces sites peuvent être nombreux, afin de réunir tous les attributs pour une seule mesure d'intégrité biologique, mais doivent rester dans des contextes géographiques proches. Les critères pertinents à utiliser sont nombreux (Innis *et al.* 2000).

En ce qui concerne les habitats forestiers, les forêts à caractère naturel apparaissent comme les outils les plus performants pour l'évaluation de l'intégrité des forêts anthropisées. C'est ce que je m'attacherai à développer dans cette thèse dans le contexte des hêtraies-sapinières vosgiennes.

IV. Les Vosges, zone refuge ?

Les Vosges cristallines recèlent quelques reliques de ces forêts à caractère naturel. Les plus importantes se situent sur le territoire du Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges, à

l'étage montagnard. Les communautés végétales dominantes y sont des hêtraies-sapinières qui couvrent 60% de la zone montagnarde (600-1100m). Le terme de hêtraie-sapinière recouvre donc plusieurs types d'associations végétales climaciques de cet étage (Issler 1924, Oberdorfer 1982, 1992, 2001).

Les forêts à caractère naturel des hêtraies-sapinières couvrent deux zones de plus de 400 hectares au sein de deux réserves naturelles: celle du Frankenthal-Missheimle et celle du Massif du Grand Ventron, classées en réserve intégrale et crées respectivement en 1995 et 1989. Ces réserves protègent des sites restés longtemps peu accessibles, autour des cirques glaciaires, en situation de forte pente, le plus souvent proche des sommets (au-delà de 1000 mètres d'altitude). Ces sites comptent parmi les plus grandes réserves intégrales en montagnes de France. L'architecture irrégulière de ces forêts, incluant quelques gros arbres et de nombreux arbres morts, traduit la présence d'unités forestières matures voire sénescentes. Elles suggèrent un bon niveau d'intégrité écologique. Ces portions forestières pourraient donc être utilisées comme des sites de référence intéressants, ce d'autant qu'elles ont bénéficié d'autres recherches dans ce domaine.

V. Les Vosges, zones d'études

Les forêts vosgiennes ont déjà fait l'objet de nombreuses recherches dans le cadre des programmes de recherche du Parc, dans diverses disciplines de la géographie, des sciences biologiques et humaines (Garnier 1994, 1998, Gilg 1995, 1997, Office national des Forêts 1996, 2000, Advocat *et al.* 1998a, 1998b, 1998c, Closset et Molter 1999, Gilg et Schwoehrer 1999, Renaud *et al.* 2000, Closset et Schnitzler 2000a, 2000b, 2004a, 2004b, Bonne 2001, Alnot 2002, Heuzé 2002, Closset-Kopp *et al.* 2004, Schnitzler *et al.* 2004, Closset-Kopp et Schnitzler soumises a et b). Citons également les suivis réguliers des populations de grand tétras sur le Ventron par le Groupe Tétras Vosges (1995). Un suivi similaire est effectué pour la chouette de Tengmalm sur les deux réserves (Ligue de Protection des Oiseaux et Conservatoire des Sites Alsaciens).

Ces différentes approches variées permettent d'intégrer l'étude de la sylvigenèse des hêtraies-sapinières dans le contexte global du massif vosgien.

VI. Objectifs

L'objectif de la thèse se centre sur **l'évaluation du degré d'intégrité écologique** des sites placés en réserve intégrale dans le Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges. Pour ce faire, il a fallu choisir parmi les outils et les concepts proposés dans la littérature ceux qui me semblaient les plus adéquats pour la problématique. Ces critères d'évaluation devaient prendre en considération deux points majeurs:

la stabilité: quels processus permettent le renouvellement indéfini de la biodiversité et la fonctionnalité de la forêt dans le contexte de sites proches des sommets et sur forte pente ?

le degré d'anthropisation: quels ont été les impacts passés de l'Homme sur l'architecture actuelle de la forêt: cette forêt porte-t-elle encore l'empreinte de l'Homme ?

Parmi les nombreux concepts existants, ce sont ceux de l'école architecturale développés par Hallé et Oldeman (1970) qui sont employés tout au long de ces travaux de recherche. L'approche architecturale est infiniment plus intégratrice que celles proposées par d'autres concepts qui tentent de décrypter les mécanismes inhérents à l'écosystème forestier (Zukriegl *et al.* 1963, Foltete 1995, COST 1999, Pleiss 2000, Renaud *et al.* 2000, Frazer *et al.* 1999), par son souci constant de lier les différents composants par leurs interactions et leurs rétroactions multiples, à différentes échelles spatiales et temporelles.

Les concepts intègrent en effet, de manière interactive tous les compartiments forestiers, de la graine à l'arbre, de l'avifaune à la lumière.

Notre approche d'étude sera centrée sur le domaine végétal par le choix d'outils tels que i) la description de l'architecture forestière et de ses interactions avec le climat (Oldeman 1974), ii) l'analyse de la banque de graines, des interactions banque de graines, architecture et régénération iii) la dendroécologie.

Ces données seront collectées sur des placettes soigneusement sélectionnées.

Quatre grandes parties structurent le rapport de cette étude:

La première partie présente l'état de connaissance des forêts primaires, référence de mon étude, et plus particulièrement des hêtraies-sapinières primaires.

La seconde partie de la thèse situe le contexte écologique des sites d'études du Frankenthal et de Ventron et une troisième partie présente les démarches et les différentes méthodologies employées. Une quatrième partie porte sur l'ensemble des résultats présentés sous formes de publications: 1) l'approche phytosociologique justificative à la localisation des placettes ; 2)

la comparaison des données recensées dans les deux réserves intégrales (architecture, sol, lumière) ; 3) l'analyse de la banque de graine ; 4) la comparaison du site du Ventron avec celui d'une forêt des Carpates en Roumanie remarquablement préservée ; 5) l'analyse des conditions de développement des arbres en relation avec l'altitude du seul site de Ventron.

La cinquième partie porte sur la discussion générale et la conclusion: pertinence des outils choisis, intérêt et limites des sites étudiés pour la gestion forestière vosgienne, recommandations de conservation de la biodiversité.

1ère partie: SYLVIGENESE ET HETRAIES-SAPINIERES

I. Quelques notions sylvigénétiques

La sylvigenèse d'une forêt peut être définie comme l'ensemble des processus conduisant la forêt du chablis au chablis, en passant par toutes les phases de développement des unités élémentaires qui la composent. Elle constitue la réponse des populations forestières aux impacts environnementaux (événements climatiques et géologiques) par une régénération, un réajustement de structure, de composition et de fonctionnement (Oldeman 1974, Walter 2002).

I.1. Le chablis

Il est le principal moteur de la sylvigenèse. C'est le plus souvent à partir d'impacts tels que la mort de l'arbre (mort naturelle, attaque parasitaire, déracinement, incendie, vent violent) qu'il se crée. Il constitue un facteur naturel majeur de renouvellement de l'écosystème et de l'hétérogénéité architecturale, responsable notamment de la rugosité de la canopée. La cicatrisation du chablis, dépend de plusieurs paramètres. La dimension et la nature de l'impact (neige, inondations,...) déterminent l'évolution spatio-temporelle du chablis et les modifications de l'architecture des survivants à un moment donné (White 1979, Shugart 1984, Runkle 1985 dans Walter 2002, Oldeman 1990, Peterken 1996, Walter 2002). L'évolution du chablis dépend également de l'héritage biologique et du potentiel séminal.

L'héritage biologique englobe le potentiel végétatif (plantes ayant survécu à la chute et mort des arbres). Il comprend les arbres préexistants, les méristèmes végétatifs des troncs, les rejets de souche et de racine, les semis recrutés avant le chablis, la réaction du sol et de sa faune associée.

Le potentiel séminal correspond aux apports postérieurs à l'ouverture de la voûte: activation de la banque de graines du sol ou flux de graines par anémochorie (pluie de graines) ou zoochorie. Son expression diffère selon la stratégie des espèces vis-à-vis du stress, de l'ombre (Mayer, 1980, Leibengut 1978, 1982, Koop 1989, Schnitzler 2002), selon la dominance spécifique des essences forestières, leur maturité à se reproduire, leur cycle de production de graines (Ellenberg 1988). Elle est également fortement influencée par la saisonnalité (photopériode), le nombre et la nature des microsites de germination, de la physiologie des graines (réserves nutritives des graines, de leur sensibilité aux rayons infrarouges, des mycorhizes), des propriétés du sol (allélopathie, influence de la litière et de la

faune du sol), des relations avec la couverture herbacée, de la prédation (Watt 1923, Hay and Fuller 1981, Drapier 1983, 1991, Pareja and Staniforth 1985, Kelrick *et al.* 1986, Brust and House 1988, Nams *et al.* 1988, Myster and Pickett 1993, Lucot 1994, Debromez *et al.* 1995, Baskin and Baskin 1998, Kuluvainen and Juntunen 1998, ONF 2001).

I.2. Les cheminées écologiques

Le recrutement des espèces se fait principalement dans les trouées formées par les chablis, mais il peut également se faire dans des « cheminées écologiques » (Oldeman 1979). On parle alors de renouvellement ou d'auto-remplacement des espèces. Ces cheminées écologiques s'apparentent à des zones de lumière étroites, favorables à la reprise de la croissance des arbres opprimés par l'ombre d'un grand arbre et qui profitent d'une arrivée de lumière nouvelle. Ce glissement, ou substitution, des arbres en attente autour d'un arbre sénescent (lente décrépitude du houppier) ou mort, correspond à un mécanisme de renouvellement de la sylvigenèse en fin de maturation des arbres dominants. Il s'agit généralement d'un autoremplacement des essences d'ombre, plus particulièrement les dryades, capables d'attendre à l'ombre de leurs aînés (Fox 1977).

I.3. Les cycles sylvigénétiques selon l'école architecturale

La forêt présente des cycles sylvigénétiques qui caractérisent la dynamique interne de l'écosystème. Cette dynamique est liée aux multiples interactions reliant les populations de l'écosystème.

Les cycles sylvigénétiques équivalent aux phases d'évolution des nombreuses *éco-unités* constituant la mosaïque forestière (Oldeman 1974, 1990).

L'éco-unité, premier niveau hiérarchique de l'écosystème, correspond à un peuplement végétal qui commence son développement à un moment donné sur une surface donnée à la suite d'un impact physique, climatique ou géologique dénommé «événement zéro ». L'éco-unité est proche du terme plus classique de "chablis". Ce terme de chablis reste pourtant relativement réducteur, puisque celui d'éco-unité englobe la notion d'évolution temporelle.

L'arbre est le premier niveau à considérer dans l'analyse architecturale. Oldeman (1990) a défini 3 étapes principales de croissance: l'arbre potentiel, l'arbre du présent et l'arbre du passé définissent les statuts sociaux dans l'écosystème. Les arbres potentiels et du présent correspondent à deux phases de croissance active. Le statut potentiel exprime une croissance à dominance verticale sur la croissance radiale, afin d'atteindre la pleine lumière. Les arbres du

présent sont ceux qui ont atteint la canopée: l'énergie accumulée par la photosynthèse est surtout utilisée pour développer la couronne par un processus de multiplication d'axes. Pour ce faire, l'arbre doit également augmenter sa surface racinaire. Cette croissance du houppier et des racines nécessite une forte activité des vaisseaux et du cambium pour augmenter les flux de sève, ce qui provoque par ailleurs un accroissement de diamètre.

L'évolution de l'éco-unité passe par 4 phases: *l'innovation*, dominée par les semis et tapis d'herbacées, l'*agradation* avec des arbres potentiels, la *maturité* avec des arbres du présent dans les étages supérieurs et des arbres potentiels en suppression en dessous, et la *sénescence* où l'étage dominant d'arbres du présent évolue vers des arbres du passé. En forêt sombre, les arbres potentiels, tout comme la végétation au sol, se concentrent dans les cheminées écologiques créées par les phases sénescentes (ou dégradation) (Oldeman 1990).

II. Du hêtre au sapin en passant par l'épicéa et l'érable

Les hêtraies-sapinières font partie d'un vaste ensemble forestier englobant une grande partie de l'étage montagnard à substrats acides et calcaires de l'Europe, des climats continentaux aux climats atlantiques, et jusqu'en bordure de la Méditerranée. Les genres arborés dominants qui les charpentent, hêtre et sapin, n'appartiennent pas toujours aux mêmes espèces, notamment entre la zone méditerranéenne et en Europe centrale et occidentale, mais elles ont des tempéraments très similaires de dryades. Pour les genre *Fagus* et *Abies*, dans les zones médio européennes on peut citer *Fagus sylvatica* et *Abies alba*, et les espèces méditerranéennes, *Fagus orientalis, Fagus taurica, Abies cephalonica, Abies numidica* ou encore *Abies pinsapo marocana.*

Les forêts à *Fagus sylvatica* et *Abies alba* occupent la majeure partie de l'Europe moyenne, notamment, en bordure occidentale, dans les montagnes hercyniennes des Ardennes, des Vosges, du Jura, de l'Auvergne et des Pyrénées (pour la France). Les altitudes auxquelles ces formations se développent sont variables: on les trouve dans les monts Sudètes et dans les Carpates entre 500 et 1000m, en Bavière entre 400 et 900m, dans le sud de la Forêt Noire et les Vosges entre 600 et 1100m, et dans le Jura souabe entre 600 et 1000m.

Les hêtraies-sapinières européennes sont structurées par 5 espèces ligneuses: le hêtre (*Fagus sylvatica*), le sapin (*Abies alba*), l'épicéa (*Picea abies*), l'érable sycomore (*Acer pseudoplatanus*) et l'if (*Taxus baccata*). Les constituants de la canopée sont principalement le hêtre et le sapin. Les deux autres essences (érable et épicéa) restent plus éparses en raison de leurs exigences physiologiques (Favre 1998).

L'if, constituant ligneux n'atteint pas la canopée. Il est relativement plus rare aux latitudes d'Europe moyenne où il a été largement détruit par l'Homme en raison de sa toxicité. L'épicéa (*Picea abies*) reste toujours minoritaire en hêtraie-sapinière naturelle, en raison de son héliophilie plus marquée, qui lui interdit de pousser longtemps sous couvert des deux autres. Cette espèce peut atteindre des hauteurs de plus de 60 mètres, selon les sites sur lesquels elle évolue (Mayer 1979).
L'érable sycomore quant à lui n'est présent qu'en altitude ou sur les sols rocheux.

II.1. Autécologie

De manière générale, les espèces de la hêtraie-sapinière se soustraient aux sols très secs et très humides. Ces espèces sont aussi vulnérables aux dommages liés au gel et dépendantes de la ressource en eau disponible. Leur sensibilité a un impact direct sur la distribution le long d'un gradient altitudinal (Rameau 1987, Ellenberg 1988).
L'autécologie des essences forestières de la hêtraie-sapinière permet donc aisément de comprendre les modalités de la dynamique des espèces dominantes.

a) Demande en eau

La demande annuelle en eau varie selon les espèces: 600 mm d'eau (valeur minimale) pour le hêtre et l'épicéa, 800 mm pour le sapin. Ces espèces nécessitent également une très forte hygrométrie de l'air, particulièrement lors des premières années de croissance (Tan 1988, Peters et Poulson 1994, Camaret 1997) et surtout l'été (Duchaufour 1953, Becker 1981, Levy et Becker 1987). Le sapin et l'érable sycomore présentent une sensibilité particulière à l'égard de ce facteur (impossibilité de réguler précocement leurs pertes en eau). C'est d'ailleurs grâce à un système racinaire particulièrement bien développé et profond, que le sapin peut continuer à s'alimenter en eau au moment de l'ouverture du couvert.
L'épicéa résiste mieux que le sapin et l'érable à la relative sécheresse atmosphérique, mais nécessite toujours une bonne ressource en eau dans le sol.

b) Température

L'érable ne craint pas les grands froids, mais redoute tout comme le sapin les gelées tardives. *Abies alba* débourre plus tôt que les autres espèces (Aussenac 1968, 1973, Abrudan and Mather 1999).

L'épicéa supporte mieux le gel. Cette caractéristique explique notamment pourquoi les pessières naturelles remplacent les hêtraies d'altitude dans les milieux continentaux (Cenusa 1993, 2001). Au niveau altitudinal, ce sont donc les gelées tardives et le poids de la neige qui constituent un facteur décisif à l'installation d'une espèce par rapport à l'autre.

c) Lumière

Une sensibilité différente à la lumière influe sur la croissance de ces essences. L'if, le sapin et le hêtre sont des espèces largement plus sciaphiles que l'épicéa et l'érable (Diaci 2002). Ce caractère plus marqué du hêtre et du sapin leur permet d'attendre une ouverture propice à leur croissance en hauteur sous les arbres dominants, de longues années avant de leur être létale (Lebourgeois 2000, Blutel 1968). Après l'if, le sapin est l'espèce qui supporte mieux l'ombre. Il peut patienter 200 ans sous le couvert de ses concurrents, cependant cette attente le met sous la menace de la dent des ongulés.

d) Sols

Les 4 essences sont retrouvées sur différents types de sol. L'érable est l'essence la moins tolérante aux sols acides et pauvres (encore moins que le hêtre) et préfère les sols à mull, alors que le hêtre, sapin et épicéa tolèrent des dysmoder. L'installation des plantules sur les sols est étroitement liée à l'acidité des sols voire aux pluvio-lessivats qu'ils reçoivent: le sapin qui présente des difficultés de croissance sur des sols de types neutro-acicocline à mull acide (Le Tacon 1981, Pellissier 1993, Ponge *et al.* 1994, Brunner *et al.* 1999), la survie de l'épicéa et du hêtre est rendue difficile sur des sols acides (Le Tacon 1981, Ljunström et Stjernquist 1995, Brunner *et a*l. 1999).

II.2. Stratégies et architecture

Le hêtre, le sapin et l'épicéa sont tous trois considérés comme des espèces *competitive stress tolerant* (Brzeziecki et Kienast 1994). Il s'agit du groupe intermédiaire entre les espèces hautement compétitives – *competitors*- (où l'on retrouve *Acer pseudoplatanus* et *Fraxinus excelsior*) et les espèces les plus tolérantes aux stress - *stress tolerators*- (*Taxus baccata* et *Pinus cembro*).

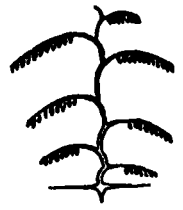
Cette compétitivité est largement liée à la plasticité architecturale des arbres, et à leurs modes de croissances. Les modèles architecturaux de chaque espèce sont programmés héréditairement par des schémas précis d'activité, de latence et de repos des méristèmes, qui

sont des groupes de cellules gardant en permanence leurs caractères embryonnaires, et qui sont distribués sur tous les axes.

Les stratégies des arbres dépendent étroitement de leur autécologie, mais également de leur architecture. L'architecture correspond à l'expression visible du développement héréditaire. Le modèle héréditaire de la plante présente cependant une certaine flexibilité en cas de traumatismes (bris de branche, herbivorie...) ou lors d'apports subits d'énergie surnuméraire (trouée apportant un flot de lumière) grâce à l'existence d'un processus décrit sous le terme de *réitération* (Oldeman, 1974). La réitération s'enclenche par stimulation de méristèmes non concernés dans le développement du modèle et restés jusque là latents. Les arbres fabriquent alors des branches ou des troncs surnuméraires, dont le modèle de développement rappelle partiellement ou totalement le modèle héréditaire.

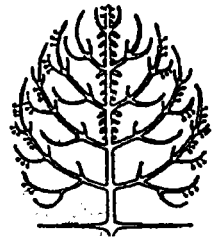
On définit ainsi, pour chaque espèce végétale, un *modèle architectural,* sur la base de 4 caractères: 1. la croissance (rythmique ou continue), 2. le type de ramification, 3. la différenciation d'axes plagiotropes (horizontaux) et orthotropes (verticaux), 4. la position de la sexualité (latérale ou terminale). A ce jour, 23 modèles architecturaux pour les arbres ont été définis dans le monde, dont seuls quelques-uns uns sont retrouvés dans les parties tempérées (Hallé *et al.* 1978).

Fagus sylvatica développe le modèle héréditaire de Troll. Les arbres exprimant ce modèle présentent une croissance rythmique sympodiale, avec une succession de segments/troncs. On y observe une plagiotropie généralisée des axes. Ce modèle est très flexible en fonction des conditions écologiques. Ses feuilles sont hautement efficaces pour intercepter la lumière (Nicolini 1997, Roloff 1999) et portent beaucoup d'ombrage grâce à leur texture épaisse et leur disposition horizontale sur les axes.

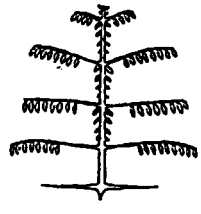


Acer pseudoplatanus et *Picea abies* suivent le modèle de Rauh. La croissance des arbres de ce modèle est rythmique et ce modèle est caractérisé par le développement d'axes orthotropes. Ceux-ci ont une disposition verticillée ou subverticillée sur le tronc. La croissance de ce modèle est plus rapide que le hêtre. L'organisation de ses feuilles est la même que celle du

hêtre, ce qui confère aux arbres développant ce modèle une bonne capacité à intercepter la lumière et de dispenser de l'ombre.



Abies alba suit le modèle de Massart. La croissance du tronc monopode est rythmique, et la phyllotaxie est spiralée. Ce modèle est caractérisé par une organisation plagiotrope particulière des branches, qui confère aux arbres développant ce modèle, une grande capacité à se maintenir à l'ombre. Sa flexibilité est également élevée, ce qui lui permet de surmonter prédation et situations en conditions difficiles (Edelin 1977, 1981).



Le hêtre, le sapin et l'épicéa allouent une grande énergie lors de leur installation, les premières années de la vie afin de développer un vaste système racinaire et d'importants systèmes de défense au détriment de leur croissance en hauteur. Plus tard, une fois établies, en pleine ouverture (sous une lumière plus ou moins filtrée selon les exigences de chaque espèce), ces trois espèces sont capables d'accroître leur taux de croissance pour gagner la canopée.

En cas de croissance sous une canopée dense, comme celle des hêtraies-sapinières, les arbres potentiels sont en général opprimés, c'est-à-dire que leur croissance en hauteur est fortement ralentie par l'ombrage et leur investissement énergétique est ralenti. Ils peuvent attendre de nombreuses années sous couvert (plus de 200 ans pour le sapin) (Closset-Kopp *et al.* 2004) et profiter d'ouvertures de la canopée pour reprendre leur course vers la lumière. Ils adoptent ainsi une croissance par paliers successifs, typique des essences d'ombre. La plupart

du temps, plusieurs trouées successives sont nécessaires aux arbres du sous-bois pour qu'ils puissent atteindre la canopée (Peters 1992).
Ce processus d'attente a été analysé par Peters (1992) pour différentes espèces de hêtres dans le monde, mais il est également bien connu pour le sapin (Fox 1977).

III. Les hêtraies-sapinières primaires

Il est difficile d'estimer les surfaces des hêtraies-sapinières primaires restantes dans les listes de réserves strictement protégées en Europe. Citons, parmi les données disponibles, les travaux de Korpel (1995) qui comptabilisent 5 sites bien préservés et protégés dans l'Ouest des Carpates (Slovaquie et République tchèque). Il en existe plusieurs en Roumanie, celle de Slatioara étant une des mieux préservée (Schnitzler *et al.* 2004). On trouve aussi quelques belles reliques en Slovénie. Toutes ces forêts sont néanmoins de très petites surfaces (entre 50 et 650 ha).

III.1. Les cycles de développement

Les hêtraies-sapinières primaires sont décrites par Korpel (1995) comme ayant des cycles de développement (cycles sylvigénétiques) très longs en raison de la longévité des espèces qui les composent (350 ans pour le sapin, 300 ans pour le hêtre) et de l'absence de prélèvements d'arbres par l'Homme. Le vent violent et les importantes chutes de neige sont les principaux facteurs qui interfèrent sur la dynamique de ces forêts.

Au sein des hêtraies-sapinières primaires des Carpates de l'Ouest, le cycle de développement complet de cet écosystème s'étale sur une durée de 350 à 400 ans (Korpel 1995).

Le mélange d'essences résineuses et feuillues accroît la complexité du cycle de développement et sa stabilité (Oldeman 1990, Leibengut 1959). La présence du sapin, essence à longue durée de vie (jusqu'à 350 ans) conditionne la longévité du cycle de développement de cette communauté forestière. Le sapin est défini et décrit comme étant une composante de stabilité. Le hêtre possède le cycle de développement le plus court: 250-300 ans. La dominance des différentes essences d'ombre est cyclique et présente des phénomènes d'alternance. Elle se renouvelle tous les 130 ans dans les forêts des Carpates. Cette dominance a un effet immédiat sur la régénération des espèces dans les chablis et se répercute également sur la densité et le volume de bois de la forêt.

La longévité des arbres dominants, la rareté des grandes perturbations et par conséquent la petite taille des chablis confèrent une grande stabilité architecturale et fonctionnelle à ces forêts primaires.

III.2. Les processus de régénération

La régénération, comme cela a été décrit précédemment, constitue un facteur essentiel à la cyclicité des essences en hêtraie-sapinière primaire. Entre les deux essences d'ombre que sont le hêtre et le sapin, le facteur décisif qui influe sur la dominance d'une espèce par rapport à l'autre, au niveau de la canopée, est la vitesse de croissance de leurs semis et la cyclicité de production de graines.

Cette cyclicité des essences dominantes est également liée à la cyclicité des phases de reproduction. Le sapin et l'épicéa produisent de façon continue des graines avec des alternances de pics de production tous les 3-4 ans alors que le hêtre ne « faîne » que tous les 2 ans, avec des périodes entrecoupées de production nulle de graines (Ellenberg 1988). Les graines d'épicéas sont largement plus compétitives dans la mesure où elles sont plus aisément transportées par le vent en raison de leur légèreté (Tan 1988, Grassi et Bagnaresi 2001).

Outre le fait que cette production de graines soit cyclique, leur germination reste très aléatoire. En effet, la germination de ces graines est étroitement liée à la nature du couvert végétal au sol, au type de station et en particulier au type d'humus. Certaines plantes herbacées inhibent la germination des graines par la production de substances allélopathiques (composés phénoliques tels que l'acide caféique ou le para-hydroxy-acétophénone) inhibant l'élongation du système racinaire (cas de l'épicéa en présence des pluvio-lessivats de *Vaccinium myrtillus* (Pellisier 1993, Ponge *et al.* 1994), ou des aiguilles parentales (Becker et Drapier 1985), de *Festuca altissima* (Bennet 1979, Becker et Bennett 1980). Ces substances provoquent également la destruction du champignon susceptible de mycorhizer les arbres forestiers (*Calluna vulgaris*) (Ponge *et al.* 1994). D'autres espèces (*Deschampsia flexuosa* et *Luzula maxima*) entrent en compétition mécanique avec les semis, empêchant l'enracinement des radicules (Drapier 1983, 1985, Ponge *et al.* 1994, André 1994).

Lorsque les graines de l'année ne parviennent pas à germer, elles entrent en dormance, auquel cas elles peuvent être intégrées soit dans la banque de graines transitoire et germer l'année suivante, soit entrer dans la banque de graines persistante et attendre de longues années avant de germer.

La composition de la banque de graines est modifiée selon l'impact et la fréquence des perturbations qui ont ouvert le couvert (il peut s'agir de perturbations naturelles ou anthropiques). Lorsque la forêt est perturbée de manière régulière (dans le cas de coupes répétées), la concentration de graines de la banque de graines persistante, notamment celles des espèces héliophiles, croît au sein des différents compartiments du sol. Au contraire, lorsque les perturbations s'amenuisent (intensité et fréquence), la quantité de graines d'espèces héliophiles décroît dans la banque de graines et la composition spécifique se modifie par l'intégration des espèces natives. Dans les milieux naturels, quelles que soient les tailles des ouvertures de la canopée, la coexistence de trouées et de phases matures permet toujours aux espèces dryades de recouvrir leurs droits dans les sites perturbés, après une phase de colonisation (plus ou moins longue) par les espèces héliophiles. Dans les forêts naturelles la banque de graines est très pauvre en espèces et sa composition est très proche de celle de la végétation *in situ* (Hermy *et al.* 1999, Honnay *et al.* 2002).

En hêtraie-sapinière, l'espèce cicatrisante des petites trouées est le sapin (ouvertures de <0,03 ha). Si l'ouverture de canopée est de surface plus importante (0,10 à 0,26ha), il se développe principalement à sa périphérie (Diaci 2002). Les trouées de surfaces supérieures à 500 m² sont rapidement colonisées par le hêtre, l'érable et l'épicéa (Walter 2002, Diaci 2002). L'épicéa est le premier à maximiser sa croissance apicale à la lumière, il est donc plus compétitif dans des zones plus lumineuses (Desplanque *et al.* 1998). Si l'épicéa est plus exigeant en lumière que le sapin, ses semis supportent un léger couvert quelques années (essence de demi-ombre) (Baradat 1966, Aussenac 1973). L'épicéa se régénère également bien sur les troncs pourris de ses aînés (André 1994). Le sapin peut se régénérer par la suite sous ces petits épicéas (Heuzé 2002).

D'autres espèces arborescentes de la hêtraie-sapinière émergent lors de trouées de taille encore plus importante, lorsque l'arrivée de lumière est plus conséquente: le sorbier (*Sorbus aucuparia*) et le bouleau (*Betula pubescens*) sont les espèces les plus héliophiles de la hêtraie-sapinière.

2ème partie: LES VOSGES

I. Géographie et géomorphologie

Le massif vosgien se situe au nord-est de la France (47°40' à 48°50' N, 6°40' à 7°30' E). Il est composé de deux ensembles géologiques distincts: les Vosges gréseuses (partie nord, incluant les Basses-Vosges) et les Vosges cristallines (partie sud, incluant les Hautes-Vosges). Les Hautes-Vosges forment l'axe granitique le plus ancien et le plus élevé de la chaîne des Vosges. Les Ballons sont les restes de la pénéplaine hercynienne érodée, basculée et relevée au Tertiaire. Le point culminant des Vosges est le Ballon d'Alsace (1425m).
La dissymétrie des versants caractérise le paysage vosgien. Le versant lorrain occidental est plus étendu que le versant alsacien, aux pentes plus abruptes (résultat de l'effondrement rhénan). Cette dissymétrie se retrouve au niveau climatique: le côté lorrain est plus frais et humide que le coté alsacien.

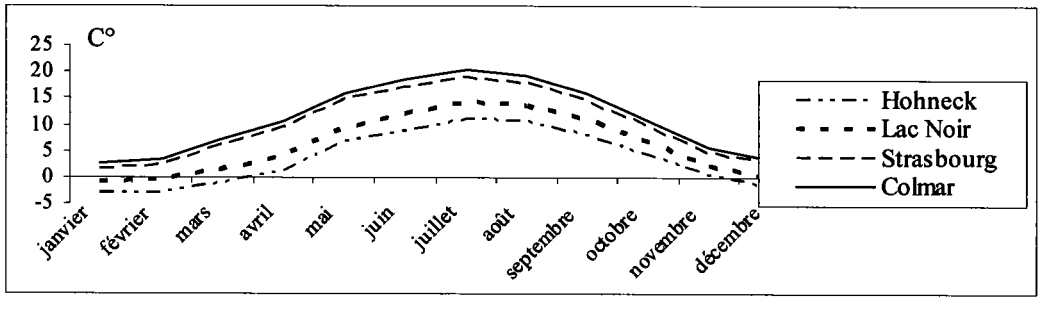
Les zones d'études se localisent sur le versant alsacien. Grâce à des pentes plus marquées, les zones sont restées plus longtemps inaccessibles et par conséquent ont été mieux préservées de l'action de l'Homme. C'est d'ailleurs sur ce versant que sont recensées toutes les parties du massif classées en réserves intégrales.

II. Données abiotiques

II.1. Climat

Le climat des Hautes-Vosges peut être considéré comme étant un climat transitionnel entre un climat océanique et continental dégradé avec quelques nuances selon les déclivités.

Figure 1 : Températures mensuelles moyennes (source Plan de gestion Frankenthal-Missheimle PNRBV)



La température moyenne annuelle dans les Hautes-Vosges est de 8,5° C à 400m d'altitude à 5°C vers 1000m d'altitude, avec un écart de 17 °C entre le mois le plus froid (janvier) et le plus chaud (juillet)(Fig.1).
Les températures contribuent à la formation de la nébulosité qui subsiste toute l'année, et qui est en moyenne deux fois plus importante sur les sommets que dans les plaines adjacentes.

Les Vosges constituent une barrière naturelle aux vents d'Ouest, et modifient leurs vitesses. En effet, les vents, canalisés par les vallées vosgiennes, acquièrent une vitesse particulièrement grande à l'approche de la ligne de crête. Les vitesses maximales peuvent dépasser les 58 km/h en été et les 83 km/h en hiver (Lemée 1963, Carbiener 1966). Ces vents sont très meurtriers pour la forêt, surtout en hiver, lorsqu'ils sont accompagnés de brouillards givrants, facteurs de dégradation mécanique des arbres.

Deux mètres de précipitations tombent chaque année dans les Hautes-Vosges essentiellement de novembre à janvier (entre 1,50 et 2 m de neige). Cette couverture neigeuse joue un rôle bioclimatique important en protégeant les sols contre un gel trop profond. Les influences continentales se traduisent par une très forte variabilité des précipitations (écarts jusqu'à 1000 mm et plus) qui peut se faire sentir au printemps et en début de période estivale.

Selon Carbiener (1966) « le climat des Hautes-Vosges est plus alpestre que ne le laisserait prévoir l'altitude et plus maritime que ne le laisserait prévoir sa distance à l'océan ». En effet, le climat de la crête centrale des Vosges comporte des analogies avec le climat de l'Islande du sud ou celui des côtes septentrionales de la Norvège: forte pluviosité, humidité atmosphérique élevée, été frais et hiver pas trop froid mais long.

Ces caractéristiques climatiques modifient l'étagement de la végétation, puisque la limite inférieure de l'étage subalpin se situe aux environs de 1200m d'altitude, soit plus de 500m plus bas que ce qui est constaté sur le massif alpin (Carbiener 1966). Elles influent également sur la période de végétation qui est très courte dans les Vosges: quatre à cinq mois à l'étage montagnard, trois seulement sur les crêtes.

II.2. Pédologie

Le substratum géologique des Hautes-Vosges est essentiellement composé de granites calco-alcalins, mais la végétation ne repose pas souvent directement sur cette roche mère.
On distingue deux sortes de granites d'acidité différente (Boudot 1976, Morlot 1986, Mansuy 1992): i) le granite des crêtes, calco-alcalin et potassique, moyennement quartzeux, à teneur

importante en fer, ii) les granites de Ventron-Bramont, de Remiremont et de Thiéfosse. Ils correspondent à des granites plus riches en quartz, nettement plus acides et plus pauvres en fer.

Le granite de Ventron-Bramont a une composition minéralogique simple, comparée à celle du granite des crêtes: granite plus siliceux à grains fins, à biotite et plus riche en muscovite +- cordiérite pour le faciès de Ventron, granite à biotite localement plus porphyroïde et plus ferromagnésien pour le faciès de Bramont.
Mais les nombreux passages continus d'un faciès à l'autre (provenance du même magma), nous empêcheront de faire la distinction entre ces deux roches. Nous maintiendrons par conséquent le terme plus global de granite de Ventron-Bramont.
Le granite de Ventron-Bramont est la plupart du temps recouvert d'une formation superficielle périglaciaire appelée « crassin ». Ce crassin est composé d'un matériel sablo-limoneux, pouvant comporter localement des proportions importantes d'argiles ou de graviers. Leur altération (granite et crassin) aboutit à la formation de sols de la série podzolique. Ces sols sont essentiellement développés sous couvert forestier.

A l'étage montagnard, trois modes d'évolution des sols sur roche granitique ont été définis par Souchier (1971): la brunification, la podzolisation commençante, la podzolisation accentuée. Cette pédogenèse est liée à des facteurs stationnels tels que le type de roche, la texture des matériaux de départ et la topographie.
Les sols issus de l'altération du granite et des roches métamorphiques peuvent être classés en trois groupes, en fonction de leur richesse trophique (Souchier 1971, Drapier 1991). Les données bibliographiques de Morlot (1986) permettent de préciser leur localisation topographique :
- les sols brunifiés, les plus riches: bruns colluviaux en bas de versant à forte pente, et bruns acides sur pente, très répandus dans les Vosges cristallines (sur le granite des crêtes),
- les sols podzolisés, appauvris en éléments minéraux et en fer par chéluvation: bruns ocreux fréquents sur plateaux et hauts de pente, et ocres podzoliques (ils proviennent de l'altération du granite dit de Ventron-Bramont et Thiéfosse). Ces deux types constituent la transition entre les sols brunifiés et les sols podzoliques et podzols, les plus chéluvés et acides, peu représentés dans les Hautes-vosges,
- les rankers, sols superficiels relativement acides, inféodés aux fortes pentes et aux altitudes les plus élevées.

A ces trois groupes, il faut encore rajouter les sols hydromorphes (tourbes oligotrophes et stagnogleys) peu fréquents.

III. La végétation montagnarde et subalpine

La variété de la flore vosgienne témoigne de la multitude d'influences climatiques qui règne sur ce massif montagnard, première barrière orogénique aux vents dominants chargés de pluie de l'Ouest.

La végétation vosgienne, caractéristique de l'étage montagnard (600-1100m), est représentée par la hêtraie-sapinière essentiellement composée de *Fagus sylvatica* et *Abies alba.* Cette hêtraie-sapinière s'enrichit de l'épicéa *Picea abies* à l'étage montagnard supérieur (>800 m). La hêtraie-sapinière à épicéa constitue le climax de cet étage montagnard. La présence spontanée de l'épicéa à cette altitude s'expliquerait par sa dispersion à partir des stations tourbeuses où il s'était installé par manque de compétitivité vis-à-vis des autres espèces ligneuses (Favre 1998). Cet épicéa autochtone reste cependant minoritaire par rapport aux épicéas qui ont été plantés au 18ème siècle et qui ont colonisé ensuite naturellement le massif.

L'étage montagnard compte également des associations forestières de surfaces réduites et marginalisées: les pessières sur éboulis ou sur tourbes, les érablaies sur éboulis à orme, frêne et tilleul.

A mesure que l'on monte en altitude, la composition et la participation spécifique de la hêtraie-sapinière évoluent vers la hêtraie d'altitude. Ainsi les espèces inféodées au climat froid, à une nébulosité accentuée, à des précipitations fréquentes et abondantes, prennent une plus grande extension. Le hêtre devient abondant, accompagné de *Acer pseudoplatanus, Ulmus montana, Sorbus aucuparia.* Le sapin, sensible au poids de la neige, aux attaques fongiques en cas de neige prolongée (Ellenberg 1988) et aux gelées tardives, est de plus en plus rare vers les sommets. La hêtraie-sapinière est alors relayée par la hêtraie d'altitude (*Aceri-Fagetum*) au-delà de 1100m (Lemée 1963). Les hêtres y développent plusieurs troncs dès la base en adoptant une taille plus petite, et ce d'autant plus qu'on monte en altitude (Carbiener 1966). Ces arbres alors dits polycormes ont une stratégie de croissance plus flexible que les arbres qui ne développent qu'un tronc unique (Johnson and Lacey 1983, Peters 1992, Closset et Schnitzler 2000a, 2000b).

La strate herbacée de ces hêtraies d'altitude présente un certain nombre d'espèces qui confèrent à cette association de l'*Aceri-Fagetum* son originalité par rapport aux autres hêtraies de montagne: *Cicerbita alpina, Athyrium alpestre, Adenostyles alliariae, Dryopteris linneana.*

Au-delà de la limite buissonnante, composée de hêtres et sorbiers entremêlés et tortueux, s'étendent les Hautes-Chaumes, caractérisées dans les Vosges par la présence d'espèces alpino-pyrénéennes comme *Gentiana lutea, Viola lutea, Leontodon pyenaicus, Selinum pyrenaeum, Pulsatilla alpina.* L'origine de ces chaumes peut être anthropique ou naturelle (Carbiener 1966).

III.1. Phytosociologie des hêtraies-sapinières vosgiennes

La hêtraie-sapinière qui recouvre les Vosges présente de nombreux types de communautés végétales. Par places, pauvre et uniforme, elle change aussitôt que les conditions stationnelles deviennent plus favorables. Ainsi l'humidité, la fertilité du sol, les propriétés physiques et chimiques du sol, l'exposition, la déclivité, l'intensité de lumière et l'altitude, constituent les principaux facteurs de cette variation floristique (Issler 1924, Oberti 1990, Oberdorfer 1982, 1992, 2001).

Les forêts montagnardes des Vosges composées principalement de hêtres, sapins et épicéas en proportions variables appartiennent à la classe des *Querco-Fagetea sylvaticae* (Br. Bl. et Vlieg in Vlieg 37) ordre des *Fagetalia sylvaticae* (Pawl. 28 in Pawl., Sok. Et Wall. 28) et la classe des *Vaccinio-Piceetea* (Br. Bl. in Br.Bl. *et al.* 39) ordre des *Piceetalia* (Pawl, in Pawl *et al.* 28)

Les principales alliances (deux classes confondues) distinguées dans les Vosges sont :

- le *Fagion sylvaticae* (Pawl. 28) (associations du *Luzulo-Fagetum montanum* Oberd. 57, *Festuco altissimae-Fagetum* Schlüt. In Grüneb. et Schlüt. 57, *Festuco altissimae-Abietetum albae, Mercurialo perennis-Abietetum albae*)
- le *Piceion abietetis* (Pawl, in Pawl *et al.* 28) pour l'association du *Sphagno-Abietetum albae* (*Bazzanio-Piceetum*) Br.Bl. et Siss. In Br.Bl. *et al.* 39 et celle du *Luzulo-Abietetum* Oberd. 57.

III.2. Genèse des hêtraies-sapinières vosgiennes

La composition floristique des forêts vosgiennes telle qu'elle se présente aujourd'hui s'est réalisée progressivement, depuis la disparition de la calotte glacière et de névés würmiens jusqu'à nos jours.

Jusqu'au Magdalénien (17 000 ans BP) le paysage vosgien est semblable aux grandes toundras. Au tardiglaciaire (14 000 à 10 000 BP) la couverture forestière se densifie.

L'effet du réchauffement climatique permet l'extension des forêts de pins et de bouleaux, l'explosion du pin est d'ailleurs notable (Lemée 1963). Ces forêts à climat encore froid colonisent les Vosges jusqu'aux abords des sommets. Le réchauffement rapide favorise l'enrichissement de la végétation. Le noisetier, le chêne, l'érable et l'orme recouvrent de leurs peuplements les Vosges et établissent la première véritable forêt feuillue aux dépens des bétulaies en 8000 ans BP (Atlantique) (Gliemeroth 1995 dans Schnitzler et Mercier 2001). Ces forêts s'enrichissent par la suite du frêne, du tilleul et de l'aulne. Le climat évolue ensuite vers une phase d'océanisation, qui favorise l'essor de la hêtraie-sapinière dans le massif vosgien. Le hêtre et le sapin atteignent les Vosges vers 4000 ans BP et se substituent progressivement à la chênaie-mixte entre 500-800 m. La rapide extension de ces deux espèces est l'indice d'un refroidissement et d'une humidification progressifs.

Le hêtre occupe principalement les régions fraîches grâce sa grande flexibilité morphologique et physiologique et sa haute compétitivité. Cette agressivité du hêtre repousse les feuillus montagnards tels que l'orme des montagnes (*Ulmus montana*), le tilleul à grandes feuilles (*Tilia platyphyllos*), l'érable sycomore et plane (*Acer pseudoplatanus* et *Acer platanoïdes*) dans des zones plus marginales, comme les éboulis (Rameau 2001).

Le maximum de la glaciation würmienne a éliminé l'épicéa de toute l'Europe moyenne et ce n'est que très progressivement qu'il a reconquis son aire naturelle actuelle arrivant à hauteur des Vosges en 2700 BP (Rameau 1987). Mais il a également pu subsister dans les Vosges durant les glaciations dans les cryptorefuges de la région d'Aubure (Kalis 1984).

III.3. Anthropisation des forêts vosgiennes

Jusqu'au Haut Moyen Âge, les hauteurs de la *Sylva Vosagus* demeurent un domaine vierge de toute implantation humaine. Le Moyen Âge connaît un essor démographique considérable, conduisant à d'importants défrichements, jusqu'aux zones les plus élevées. L'impact de l'Homme défricheur s'accroît en 1339, suite au traité de Marquard qui permet aux marcaires alsaciens de profiter des chaumes. En 1704, les Seigneurs (notamment celui de Ventron) acensent à perpétuité le bois de la Seigneurie au profit des habitants, dans le but de fixer les Hommes dans les espaces vierges. La construction de nombreuses scieries et verreries dans le massif provoque des déboisements massifs jusqu'aux chaumes.

La création du code forestier en 1827, ne freine que très peu le défrichement des forêts, mais vers 1860, un décret oblige les paysans à abandonner leur droit d'usage d'une partie de la forêt. Les forêts sont alors gérées de manière plus rationnelle, et passent du taillis ou la

futaie jardinée à une forêt de plus en plus équienne. Le jardinage est alors considéré comme un mode d'exploitation anarchique et laxiste (Schütz 2001).

Dans des zones surexploitées, en vue de combler les zones déboisées, des épicéas sont plantés (Loi d'enrésinement du 28 juillet 1860). Ces plantations sont privilégiées par les Prussiens (1870) qui pratiquent une forte politique d'enrésinement et par conséquent une chasse au hêtre (Husson 1988). Ces forêts résineuses sont maintenues jusqu'après 1918. Par la suite, les impacts de la première guerre (nombreux épicéas bostrychés, ralentissement de l'activité sylvicole, une désertion des métiers du bois vers l'industrie textile, l'absence de réseaux routiers), conduisent au délaissement de prélèvement de bois et à une maturation de la forêt (Heim 1984, Drillon 1987, Garnier 1994). Cet abandon permet la cicatrisation des massifs forestiers et le retour du hêtre Après la seconde guerre mondiale, la France entreprend une seconde vague de reboisement avec la création des Fonds Forestiers National. La création de L'ONF vers 1960, conduit à une large campagne de "rajeunissement" des peuplements avec une mention spéciale pour les forêts de haute-montagne, souvent inaccessibles. En effet, l'ONF pratique une gestion très intensive en plaine et moyenne montagne, mais par contre très extensive en haute montagne: futaie jardinée par contenance, futaie de protection (Aménagements forestiers, 1929-1952, 1957-1976, 1977-1996, 1962-1981, 1955-1974 (Commune Hohrod, Soultzeren, ONF, Division de Colmar).

Les forêts vosgiennes ont ainsi perdu leur caractère naturel depuis plusieurs siècles à la différence des montagnes d'Europe centrale qui étaient encore riches jusqu'à la deuxième guerre mondiale de belles forêts à caractère presque primaire (Leibengut 1959, Korpel 1995, Giugiu *et al.* 2002). L'Homme a également eu un impact lourd de conséquences sur le règne animal. Il a traqué les grands prédateurs et les a fait disparaître (le dernier ours a été abattu en 1709 du côté lorrain et 1750 du côté alsacien, le dernier lynx en 1640 près de Mulhouse, le dernier loup en 1921 à Favière) (Garnier 1994, 1998). Les fluctuations d'ongulés sauvages, avec une augmentation notable depuis une trentaine d'années, modifient également les processus de régénération, déjà perturbés par des gestions artificialisantes (Heuzé 2002). Entre autres processus bien plus graves encore car probablement irréversibles, on peut ajouter les épidémies de graphiose qui ont fait disparaître les ormes de montagne au début du 20ème siècle, les épisodes de pluies acides et les concentrations en ozones de la deuxième moitié du 20ième siècle qui ont respectivement provoqué le dépérissement des conifères et des feuillus (Becker 1987, 1989, Ulrich et Williot 1994).

Cependant, les Vosges recèlent encore, à la différence de la Forêt Noire, dans ses parties les plus élevées du sud, de très belles étendues forestières du domaine montagnard,

constituées de hêtraies-sapinières de divers types (Oberti 1990), qui n'ont pas trop subi cet acharnement forestier du 19ème siècle. Ces forêts présentent encore des caractéristiques de préservation tels que de gros arbres morts, l'absence d'infrastructures et de chemins de randonnées, des forêts gérées de manière très extensive…

Ces sont des sites qui sont aujourd'hui classés en réserves intégrales dans les deux plus grandes réserves naturelles des Vosges, et une réserve biologique intégrale à Guebwiller.

IV. Les réserves naturelles

IV.1. La réserve naturelle du Massif de Grand Ventron

La réserve naturelle se situe dans le massif du Grand Ventron (48°27' de latitude N, 6°65' de longitude E). Créée en 1989, elle couvre 1647 ha de part et d'autre de l'épine dorsale du massif (720 - 1204 m d'altitude) entre le col d'Oderen et celui du Bramont (Figure 2).

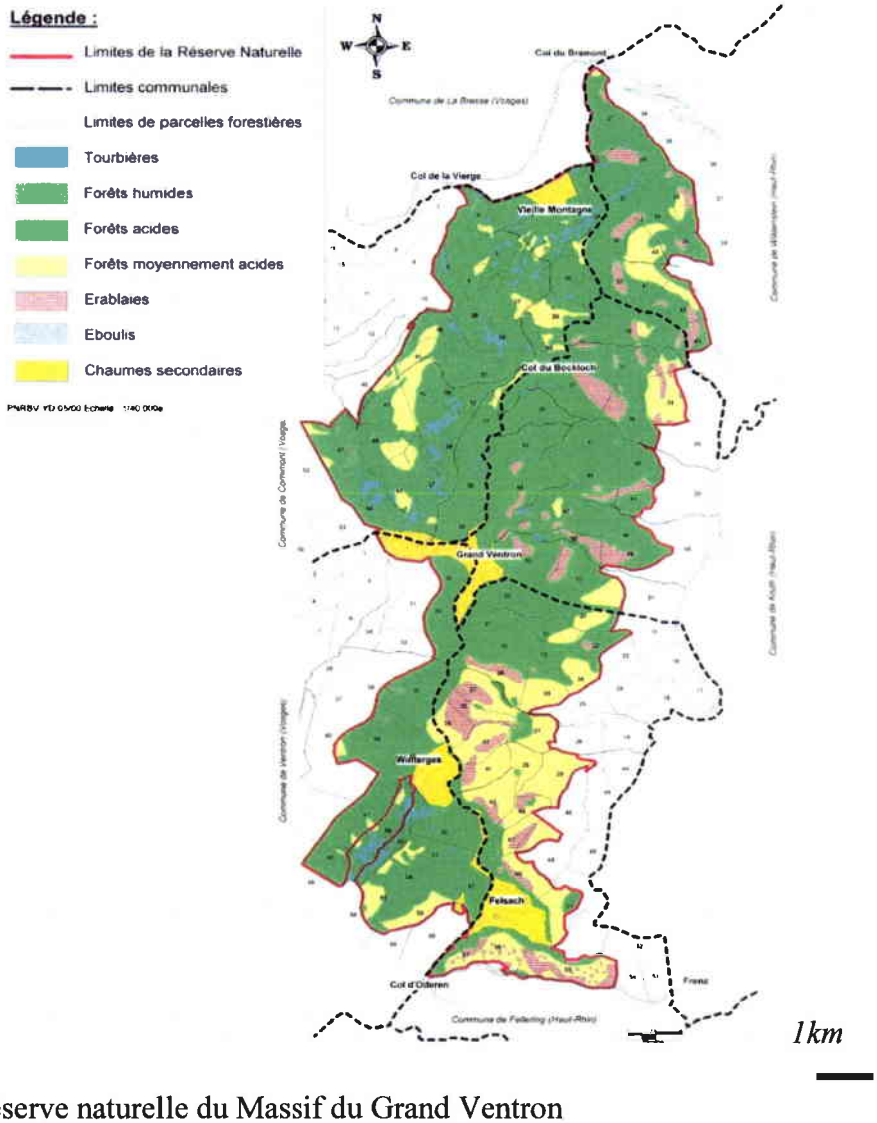


Figure 2: Réserve naturelle du Massif du Grand Ventron
PNRBV 1999

Une réserve intégrale de plus de 400 ha englobe de nombreuses unités écologiques de hêtraies-sapinières et quelques tourbières. Plusieurs études ont été effectuées dans la partie classée en réserve intégrale concernant la carte des stations forestières, la naturalité des hêtraies-sapinières (Gilg 1997, Closset et Schnitzler 2004a), l'avifaune (Gilg 1995), les grands herbivores (Heuzé 2002), l'histoire de la montagne du Grand Ventron (Garnier 1994, 1998), les coléoptères (Soldati 2000), le réseau hydrographique (Haug 2003).

IV.2. La réserve naturelle du Frankenthal-Missheimle

Située au cœur du massif vosgien, sur la pente orientale du Hohneck, la réserve couvre 746 ha entre 690 et 1363 m d'altitude (48°30'N, 7°10'E) (Fig. 3).

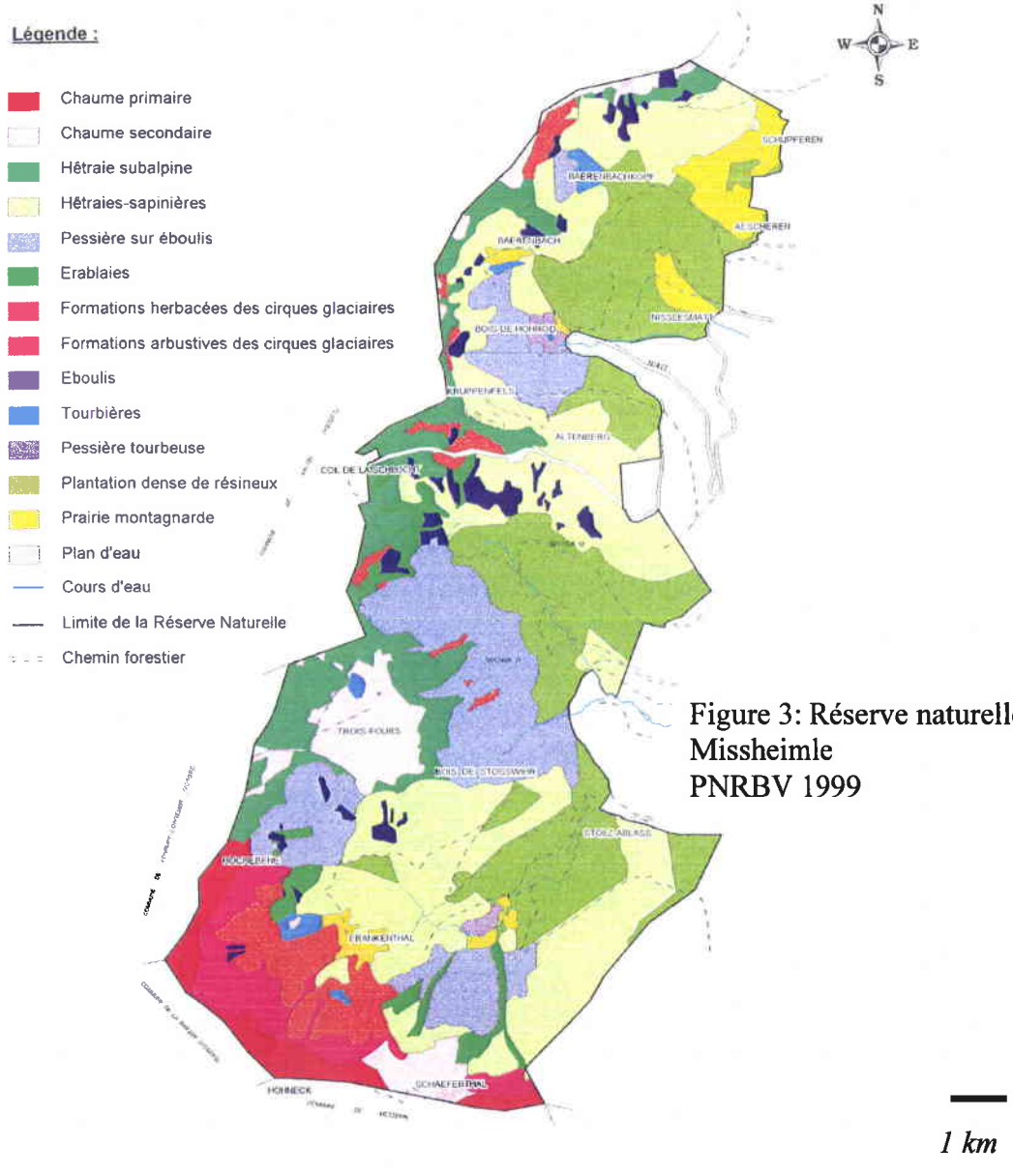


Figure 3: Réserve naturelle du Frankenthal-Missheimle
PNRBV 1999

Elle englobe une vaste étendue arborée riche en communautés forestières: hêtraies-sapinières de divers types, hêtraie d'altitude, érablaie sur éboulis ; l'ensemble totalisant 9 associations forestières distinctes (Schwoehrer et Despert 1999, Untereiner *et al.* 2002). La fragmentation de ces quelques reliques de communautés forestières à caractère naturel au sein de forêts intensément exploitées devrait aller en s'amenuisant grâce aux plans de gestion mis en place depuis 1995: 412 ha sont en effet devenus des réserves intégrales. Ne restent en exploitation que les parties basses les plus productives de la réserve, où la gestion, jusqu'ici régulière, est en cours de reconversion vers la futaie irrégulière.

Cette réserve naturelle a également fait l'objet de nombreuses études, citons entre autres celles de la fréquentation touristique (Bonne 2001), de l'architecture des hêtraies-sapinières (Closset et Molter 1999, Closset et Schnitzler 2004b) et des hêtraies d'altitude (Closset et Schnitzler 2000 a,b), de l'impact des grands herbivores sauvages (ONF 2000), de l'arnica (Alnot 2002), de phytosociologie et de bryologie (Advocat *et al.* 1998a, 1998b, 1998c, 1998d, 1998e).

3ème partie: DEMARCHE ET METHODOLOGIES

L'étude du développement des forêts dans le contexte vosgien se focalise sur une étude générale de naturalité de la forêt. Les différentes études citées ci-dessous, menées sur les réserves intégrales du Frankenthal-Missheimle et du Massif du Grand Ventron ont pour but de définir si i) les forêts sont stables dans leur environnement, ii) les forêts portent encore l'empreinte de l'Homme iii) en raison de leur intégrité écologique, ces forêts peuvent être considérées comme sites de référence par rapport aux autres forêts.

I. Démarche

Les méthodes employées sont celles de :

1. L'approche phytosociologique.

Les relevés phytosociologiques sont employés comme outil d'exploration de la diversité spécifique des communautés forestières décrites dans la littérature vosgienne. Cette approche permet aussi l'implantation des zones d'études. En effet, ces dernières doivent être localisées dans les associations forestières dominantes de chacune des réserves intégrales.

2. L'analyse architecturale à l'échelle de l'arbre, de l'éco-unité et de la mosaïque forestière.

Cette approche décrit la mosaïque forestière et traduit sa fonctionnalité et son évolution.
Elle permet d'étudier les processus de développement et de renouvellement de la forêt de pente, proches des crêtes et d'appréhender la flexibilité des espèces ligneuses de l'écosystème forestier vosgien (Roloff 1986, 1989, 1999, Vester 1997, Millet *et al.* 1999). Elle traduit la stabilité de la forêt.

3. L'étude de la banque de graines comparée à la végétation et régénération *in situ.*

Cette partie de la thèse est un élément clé d'estimation de la stabilité à long terme du peuplement étudié. En effet, plus il est ancien et peu perturbé, plus la composition de sa banque de graines se rapproche de celle des arbres porte-graines et de la végétation herbacée actuelle. Elle traduit les impacts passés de l'Homme sur l'architecture actuelle de la forêt.

4. L'approche dendrologique.

Cette approche permet d'étudier les conditions de croissance des arbres en altitude mais également de retracer de manière très précise l'histoire passée et présente du peuplement:

l'impact des perturbations naturelles (essentiellement le vent), mais aussi des pratiques passées de coupes ou d'incendies (fréquents au 18ième siècle). Cette étude définit géographiquement et temporellement les interventions anthropiques.

II. Méthodologies

II.1. Approche phytosociologique

Les données phytosociologiques sont recensées selon la méthode de Braun-Blanquet (1964) par l'attribution de coefficients de recouvrement des espèces végétales au sol. Les relevés sont effectués dans les zones homogènes (absence de zones humides, éboulis) sur des surfaces de 400m². Les données ont été analysées par AFC et dendrogrammes de Ward. L'étude des associations phytosociologiques est aidée des espèces différentielles proposées par Oberdorfer (2001).

II.2. Etude architecturale

L'architecture des arbres et de l'agencement de ceux-ci par rapport à leurs voisins sont visualisés à l'aide de profils architecturaux qui illustrent les caractéristiques de croissance des espèces dans les deux associations forestières, en fonction de leur tempérament et de leur plasticité architecturale.

Des données dendrométriques (hauteur totale, diamètre à hauteur de poitrine), architecturales (hauteur d'insertion de la première branche verte, taille des houppiers) et décrivant la régénération (composition et localisation) sont recensées.

L'observation des arbres, permet toujours, quelles que soient leurs dimensions de les classer dans l'une des catégories de statuts sociaux: potentiel, présent et passé. Une relation mathématique, considérant le diamètre (Dbh) et la hauteur totale (H), a été mise en évidence (Oldeman 1974) :

$$H = 100 \times Dbh$$

Cette relation n'est pas encore vérifiée pour toutes les espèces, en particulier pour les conifères. Elle est néanmoins employée ici en l'absence d'études plus sérieuses. Elle est recalibrée selon les observations de terrains et les dessins architecturaux.

Les auteurs des concepts architecturaux proposent cette équation simple (H = 100 x Dbh) pour déterminer le statut de l'arbre. Lorsque l'arbre potentiel tente de coloniser la voûte forestière, il privilégie la croissance en hauteur par rapport à la croissance en épaisseur et sa hauteur H est supérieure à 100 fois son diamètre Dbh. Pour les arbres du présent, la relation entre H et Dbh devient H=100xDbh. Pour les très vieux arbres du passé, H devient très inférieur à 100xDbh.

II.3. Etude de la banque de graines

Les espèces de la banque de graines ainsi que celles de la végétation *in situ* sont comparées selon différents caractères: leur appartenance à l'association phytosociologique de la hêtraie-sapinière étudiée, leur sensibilité à la lumière, leur mode de dissémination et leur persistance au sein de la banque de graines.

II.4. Etude dendrologique

Les hêtres, sapins et érables des zones d'études sont carottés à 1,30m du sol. Les largeurs de cernes sont mesurées, les carottes interdatées et les indices de croissance calculés.
A partir de ces indices, deux courbes de croissance sont construites: la courbe d'évolution moyenne de la croissance radiale des essences selon leur âge et la courbe d'évolution dans le temps de l'indice moyen de croissance radiale. A l'aide de ces courbes, les périodes de suppression et les périodes favorables à la croissance sont repérées, illustrant ainsi de façon très fine le développement de la forêt et la réactivité des arbres à la lumière.
Comparées à la courbe de croissance régionale, ces données illustrent les variations liées aux perturbations de la forêt ainsi que les conditions microclimatiques de la forêt étudiée.

Les interprétations des résultats de la banque de graines, de la dendrologie et de l'architecture sont aidées d'études stationnelles de pédologie et de lumière.

II.5. Pédologie

Les sites de collectes de sol sont choisis en fonction de la topographie locale, les types d'humus et les mosaïques de régénération. Tous les horizons de ces profils sont prélevés. Une attention particulière est portée aux premiers centimètres (A11), siège de la germination. Tous les prélèvements sont séchés, passés au travers d'un tamis de 2 mm et analysés par le

laboratoire de pédologie INRA à Arras. Les données collectées sont les suivantes: humidité résiduelle après 105°C, carbone organique et azote total (combustion sèche), phosphore échangeable (extrait par l'acide sulfurique et la soude, Duchaufour et Bonneau 1959). Les calculs sont le C/N, la capacité d'échange (somme des cations échangeables), la saturation en bases, les ratios échangeables Mg/Al et Ca/Al.

II.6. Etude de la lumière

La croissance et la distribution spatiale des végétaux sont largement expliquées par la dynamique des taches de lumière (Chazdon et Pearcy 1986, Denslow *et al.* 1990, Vester 1997). Les relations entre l'arbre, la forêt et le climat lumineux ont été étudiées dans les forêts primaires par Koop (1989). Les données concernant le microclimat lumineux de la placette sont obtenues par des photographies hémisphériques (pour une description approfondie de la méthode, consulter Walter 1993). Ces photographies sont analysées par le logiciel GLA (Gap Light Analyzer, Frazer *et al.* 1999). Les données collectées durant l'été 2002 sont deux valeurs interdépendantes décrivant la géométrie de la canopée: le coefficient d'ouverture de la canopée (CO exprimé en %), et l'indice foliaire (LAI exprimé en m^2 de feuilles par sur m^2 de sol). Ces deux valeurs apportent d'autres informations sur l'architecture de la canopée. Elles permettent également de quantifier les quantités de lumière traversant la canopée (lumière incidente, lumière diffuse) et la distribution des taches de lumière durant la saison végétative des Hautes-Vosges, dont on estime arbitrairement qu'elle débute au premier juin et finit au 30 septembre chaque année. Sur les placettes d'études, le relief joue un rôle important dans la détermination du régime radiatif. L'interprétation tiendra compte du chevauchement angulaire et donc de l'auto-corrélation spatiale entre les zones où les photographies on été prises.

4ème partie: RESULTATS

I. Etude phytosociologique et implantation des Core areas

Les deux placettes d'études (une dans chaque réserve naturelle) doivent caractériser la hêtraie-sapinière dans ses phases de développement les plus souvent rencontrées sur le massif vosgien, mais elles doivent également être représentatives de l'association phytosociologique la plus communément recensée.

Toutes les parties préservées (classées en réserves intégrales) sont par conséquent prospectées. Des relevés phytosociologiques y sont faits en vue de définir les principales associations phytosociologiques des hêtraies-sapinières.

CONTRIBUTION A L'ETUDE DES GROUPEMENTS VEGETAUX DE DEUX RESERVES INTEGRALES FORESTIERES DANS LES VOSGES CRISTALLINES (EST DE LA FRANCE)

CLOSSET-KOPP D., SCHNITZLER A., MULLER S.
Université de Metz. Equipe de Phytoécologie

INTRODUCTION

Les communautés forestières d'Europe composées de hêtres et de sapins présentent, en fonction des situations écologiques, une infinité de variantes dans leur biodiversité (Jones 1945, Ausmus 1977, Leibengut 1978, 1982, Falinski 1986, Koop 1989, Jedrzejewska *et al.* 1994, Korpel 1995, André 1997, Bernadzki *et al.* 1998), leur richesse spécifique (Issler 1924, Mayer 1984, 1980, Ellenberg 1988, Oberdorfer 1982, 1992, 2001, Bücking 2000), leur architecture (Oldeman 1974, 1990, Edelin 1991).

La hêtraie-sapinière représente la principale formation forestière des étages montagnards moyens et supérieurs des Vosges (500-1100 d'altitude).

Cette communauté forestière présente de nombreux types d'associations végétales. Par places, pauvre et uniforme elle change aussitôt que les conditions stationnelles deviennent plus favorables. L'humidité, la fertilité du sol, les propriétés physiques et chimiques du sol, l'exposition au soleil, la déclivité, l'intensité de lumière, l'altitude, constituent les principaux facteurs de cette variation floristique (Issler 1924, Oberti 1990).

L'influence centre-européenne et atlantique relativement forte dans les Vosges, ainsi que l'altitude élevée régissent la variation phytosociologique des forêts, certaines hêtraies-sapinières présentent même des affinités boréo-montagnardes.

Une première campagne de recensement d'espèces végétales a été menée en 2001 sur l'initiative du Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges, dans le cadre du suivi des habitats pour l'élaboration des plans de gestions du Parc. Ce présent travail tente d'affiner les précédentes observations en décrivant de manière plus détaillée les différentes associations végétales de hêtraies-sapinières. Ces forêts sont actuellement sous protection (Réserve Intégrale) et présentent de surcroît une homogénéité dans leur couvert et leur appartenance phytosociologique, puisqu'elles ont été faiblement modifiées par la gestion humaine.

MATERIEL ET METHODES

DESCRIPTION DES AIRES D'ETUDES

Réserve naturelle du Frankenthal-Missheimle

La Réserve naturelle du Frankenthal-Missheimle, située sur les communes de Stosswihr, Horod, Munster et Soultzeren dans le Haut-Rhin (48°30' N et 7°10 E), a été créée par décret ministériel le 19 octobre 1995. La gestion de la réserve a été confiée au Parc Naturel Régional

des Ballons des Vosges. Délimitée à l'ouest par la crête, au sud par le massif du Hohneck, au nord par le Haut-Fourneau, cette réserve s'étend sur 746 hectares entre 690 à 1363 mètres d'altitude. 412 ha de forêts sont classés en Réserve Intégrale, dont plus de la moitié (279 ha) n'était déjà plus exploitée, 50 ans avant la création de la réserve intégrale.

Réserve naturelle du Massif du Grand Ventron

La réserve naturelle du Ventron se situe dans le massif du Grand Ventron (48°27'de latitude et 6°65' E de longitude). Créée en 1989, elle occupe l'épine dorsale du massif sur 9 km, parallèlement à la chaîne principale des Vosges : entre le col d'Oderen et le col de Bramont. La réserve s'étend sur des altitudes allant de 720 à 1204 m et couvre ainsi 1647 ha. Plus de 400 hectares de la réserve naturelle sont aujourd'hui protégés par un statut de réserve intégrale.

C'est au sein de ces hêtraies-sapinières laissées à leur libre évolution (dans les zones en réserves intégrales) que la présente étude a été menée.

Climat

Le climat des Hautes-Vosges peut être considéré comme un climat transitionnel entre un climat océanique et continental dégradé avec quelques nuances selon les déclivités. La température moyenne dans les Hautes-Vosges est de 8,5° C à 400 m d'altitude à 5°C vers 1000 mètres d'altitude, avec un écart de 17 °C entre le mois le plus froid (janvier) et le plus chaud (juillet) (Carbiener 1966).

Les températures contribuent à la formation de la nébulosité qui subsiste toute l'année, et qui est en moyenne deux fois plus importante sur les sommets que dans les vallées. Cette barrière naturelle aux vents modifie également leurs vitesses. En effet, les vents, canalisés par les vallées vosgiennes, acquièrent une vitesse particulièrement grande à l'approche de la ligne de crête. Leurs vitesses maximales peuvent dépasser les 58 km/h en été et les 83 km/h en hiver (Lemée 1963, Carbiener 1966).

2 mètres de précipitations tombent chaque année dans les Hautes-Vosges, surtout en hiver, de novembre à janvier. La couverture neigeuse (entre 1,50 et 2 m de neige) joue un rôle bioclimatique important, en protégeant les sols contre un gel trop profond. Des influences continentales, se traduisant par une très forte variabilité des précipitations (écarts jusqu'à 1000 mm et plus), peuvent se faire sentir au printemps et en début de période estivale.

Ces variations climatiques influent directement sur la période de végétation qui est très courte dans les Vosges: quatre à cinq mois à l'étage montagnard, trois seulement sur les crêtes. Les communautés végétales sont également tributaires des contraintes édaphiques liées aux types de substrat et à l'exposition.

Relevés phytosociologiques

L'ensemble des données relatives à ce type de végétation comprend 93 relevés phytosociologiques effectués dans les parties classées en réserves intégrales du Massif Vosgien (42 sur la réserve du Frankenthal-Missheimle et 51 sur la réserve du Massif du Grand Ventron).

Chaque relevé phytosociologique a été effectué sur 400 m², selon la méthode employée par Braun-Blanquet (1964). Les zones de prospection et d'études ont été choisies en fonction de la réelle préservation du site (parties en Réserves Intégrales). En ont donc été exclues les plantations d'épicéa et autres parties trop profondément modifiées par la gestion forestière. Les zones à inventorier ont également été choisies pour leur homogénéité pédologique (absence de zones humides, de chemin, d'éboulis...).

Dans la Réserve du Massif du Grand Ventron les relevés ont été effectués de part et d'autre de la crête, dans les parties forestières restées les plus naturelles entre Vieille Montagne et la chaume Vinterges. Dans la Réserve du Frankenthal-Missheimle ils ont été recensés dans la partie Sud de la réserve.

La classification en unités phytosociologiques s'est éclairée des observations, et des relevés effectués par des travaux d'Oberdorfer (1982, 1992) et d'Issler (1924) et la carte des relevés pour l'élaboration des plans de gestion de chacune des réserves naturelles (Untereiner *et al.* 2002).

Les relevés phytosociologiques sont illustrés par des profils verticaux (dessins selon un plan vertical), représentant la composition spécifique des ligneux, leur densité et leur compétition intraspécifique. Un profil forestier par association phytosociologique a été dessiné. Ces profils permettent de visualiser l'hétérogénéité entre la spécificité ligneuse et la couverture herbacée.

Les données ont été traitées par analyse factorielle des correspondances (AFC) (Benzécri *et al.* 1980) et les groupements ont pu être identifiés à l'aide de dendrogrammes (méthode de Ward, sur STATISTICA).

Pour la détermination des espèces et la nomenclature, nous nous baserons uniquement sur les travaux de Oberdorfer (1982, 1992, 2001).

RESULTATS

ASSOCIATIONS VEGETALES DES VOSGES

L'interprétation de la carte des relevés selon les axes 1-2 de l'AFC et l'étude des dendrogrammes conduit à la discrimination 5 ensembles pour le site de Ventron et de 4 ensembles pour la réserve du Frankenthal.

Réserve naturelle du Massif du Grand Ventron

5 groupements se distinguent (Fig. 1):
le groupement de relevés 45-38-39-40-46-47 que nous regrouperons sous le terme de groupe **A**, 48-29-33-28-34-49 sous celui de **B**, 3-7 ou **C** , 14-2-24-26-27-20-21-12-44 noté **D** et enfin un dernier groupe 15-10-11-16-35-8-41-42-43-36-50-1-4-13-37-17-30-31-32-9-5-22-25-6-18-19-23-51 nommé **E.**

Fig. 1: Dendrogramme des relevés du site de Ventron

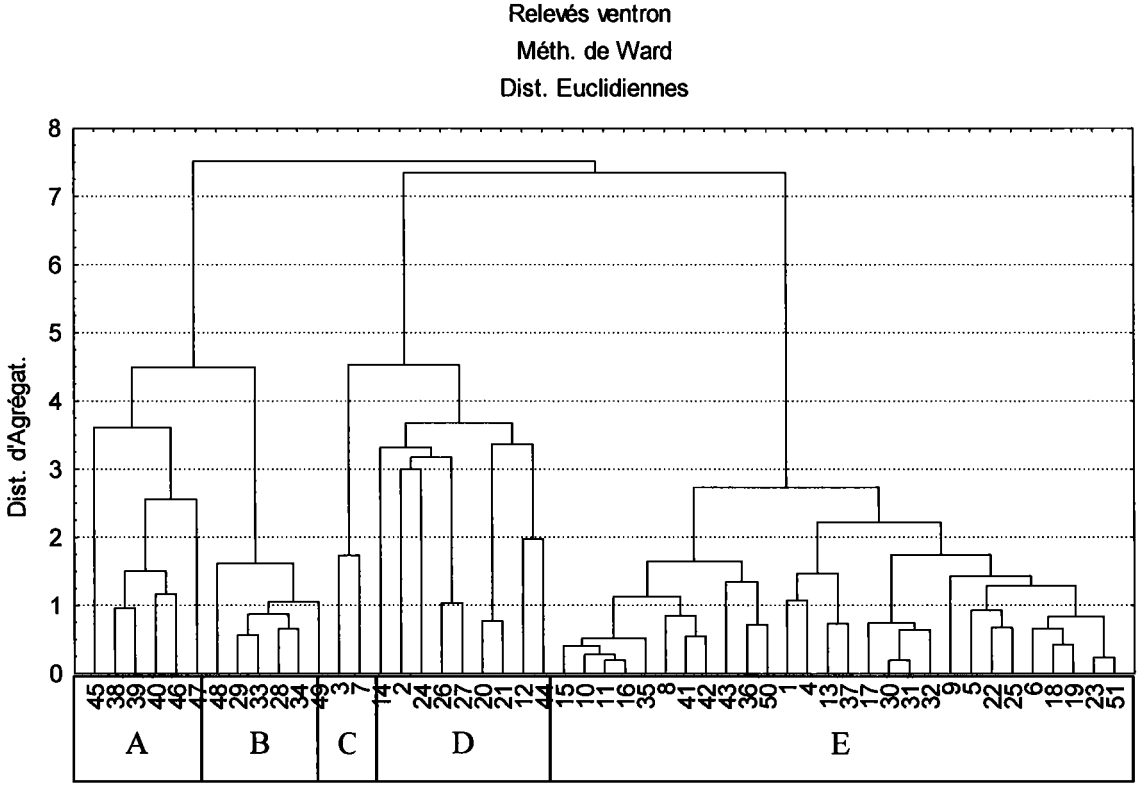
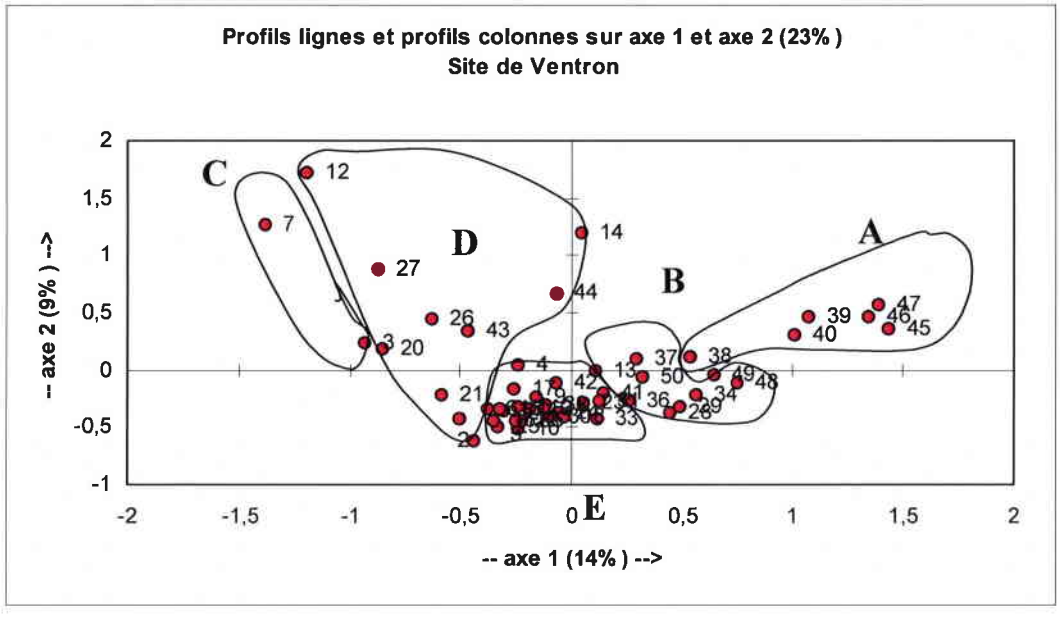


Figure 2: AFC des relevés du site de Ventron



Réserve naturelle du Frankenthal-Missheimle

L'étude de l'AFC (Fig. 4) et du dendrogramme (Fig. 3) sur le site du Frankenthal-Missheimle a permis de mettre en évidence 4 grands groupes : Le groupe **F** regroupant les relevés 40-5-7-38-36-9-41-8-32-34-35-43-42-37-39, le groupe **G** avec 16-25-6-28-26-29-1-3-2-30-33-31-22-15 et enfin **H** qui comprennent les relevés 10-27-13-12-24-23-14 et **I** 11-21-19-20-17-18.

Fig. 3: Dendrogramme des relevés du site du Frankenthal-Missheimle

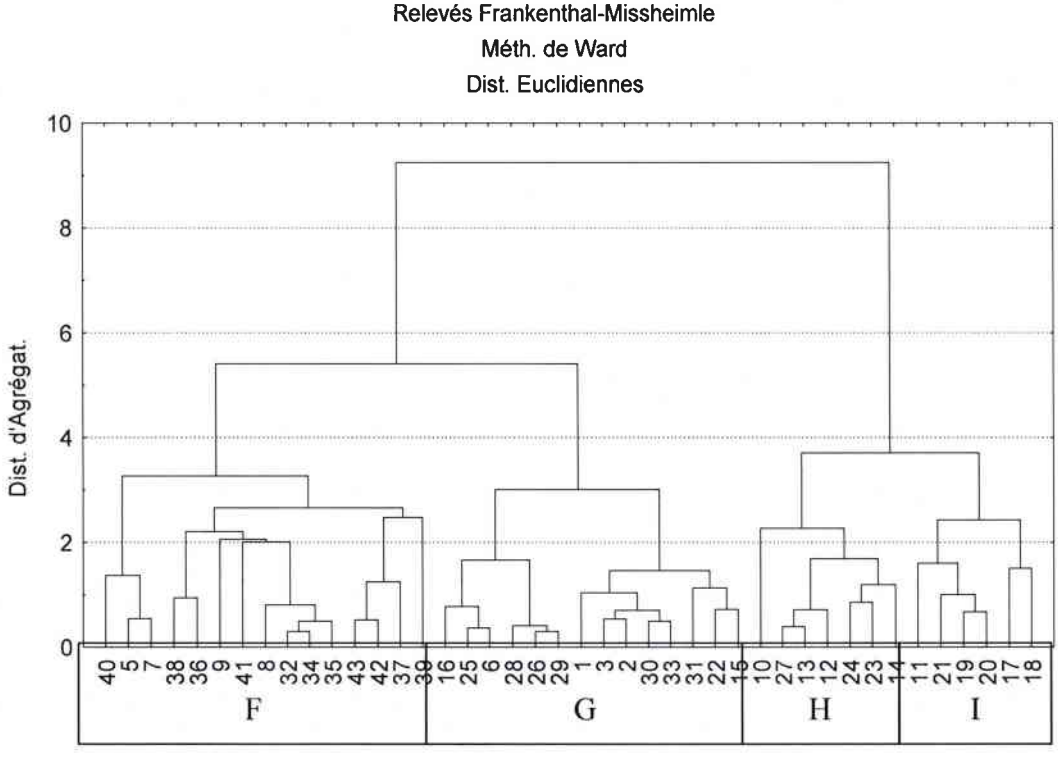
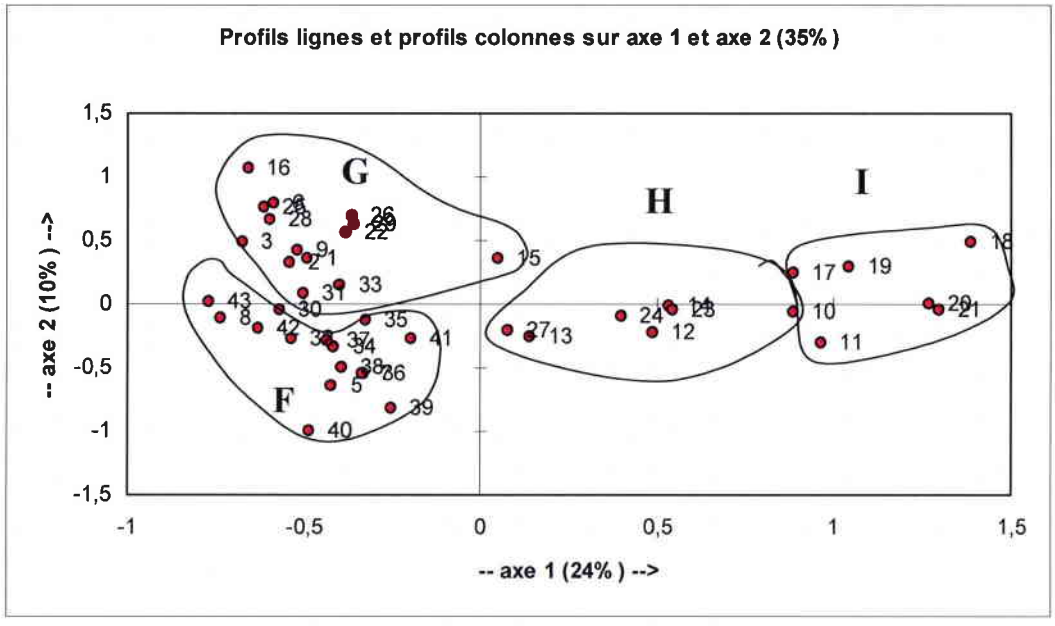


Figure 4: AFC des relevés du site du Frankenthal-Missheimle



La discrimination des groupes s'est faite selon un axe d'acidité (Axe1) et celui d'hygrométrie (Axe2).

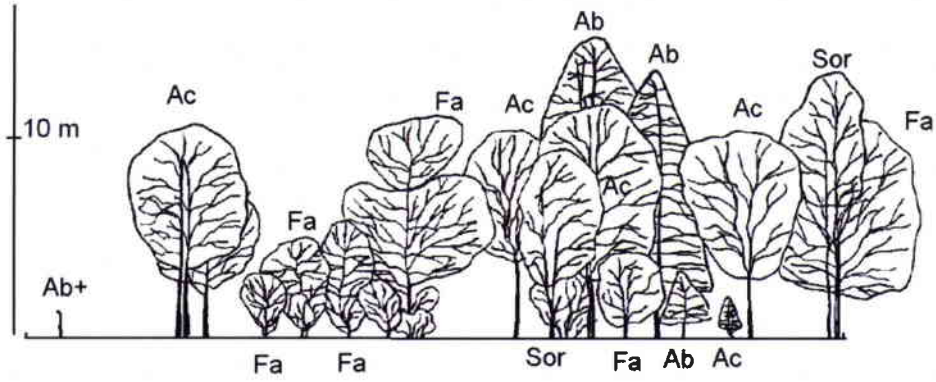
Les cinq principales associations sont celles du *Luzulo-Fagetum festucetosum* (groupes **A** et **I**), *Luzulo-Fagetetum typicum* (**B** et **H**), *Luzulo-Fagetum myrtilletosum* (**E** et **G**) (Classe des *Querco-Fagetea*), et *Luzulo-Abietetum* (**D** et **F**), *Sphagno-Abietetum* (**C**) (Classe des *Vaccinio-Piceetea*). Pour ce qui est de l'association du *Luzulo-Fagetum*, nous sous-entendrons qu'il s'agit tout au long de la description du *Luzulo-Fagetum montanum* Oberd. 57 (Oberdorfer 2001).

Le *Luzulo-Fagetum festucetosum*

Le *Luzulo-Fagetum festucetosum* est principalement retrouvé sur les sols riches des étages supérieurs (sols bruns forestiers à mull ou moder). Cette association se dissocie du reste du *Luzulo Fagetum* par la présence de *Lamium galeobdolon, Galium odoratum, Festuca altissima*. Elle recense également des espèces montagnardes telles que *Polygonatum multiflorum, Prenanthes purpurea, Senecio fuchsii, Milium effusum, Viola reichenbachiana, Lonicera nigra.*

Les espèces inféodées à cette association sont largement mieux représentées au sein des relevés de la réserve du Frankenthal-Missheimle (indice 5 pour *Galium odoratum*) que pour ceux du Massif du Grand Ventron.

Figure 5: Profil vertical de la hêtraie-sapinière du *Luzulo-Fagetum festucetosum*

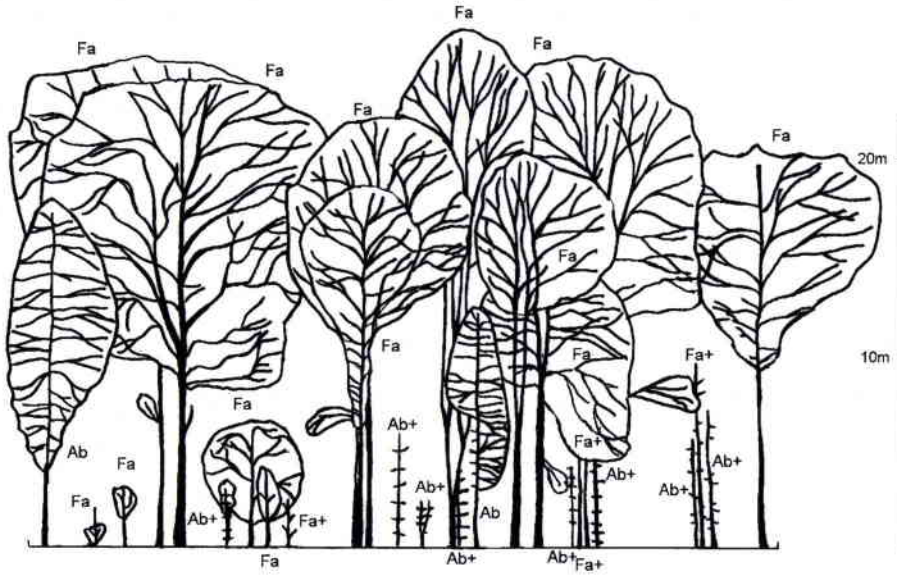


Cette association est relativement proche de *l'Aceri-Fagetum* géographiquement (dans notre cas) et phytosociologiquement (comme en témoigne la petitesse des arbres du profil, la dominance du hêtre et son architecture à multiples troncs) (Fig. 5). Elle lui ressemble également d'un point de vue phytosociologique puisque certains relevés intègrent de manière disparate ses espèces :*Polygonatum verticillatum*, *Rumex arifolius, Polygonum bistorta.*
On observe une gradation très peu marquée du *Luzulo-Fagetum festucetosum* vers le *Luzulo-Fagetum*. Cette évolution passe par deux variantes graduelles en acidité : le *Luzulo-Fagetum typicum* et le *Luzulo-Fagetum myrtilletosum*.

Le *Luzulo-Fagetum typicum*

Luzulo-Fagetum typicum est relativement pauvre en espèces herbacées et essences ligneuses. Ces formations où domine le hêtre, sont installées sur des sols à moder ou dysmoder, encore relativement riches en éléments minéraux. Les espèces acidiphiles apparaissent (*Vaccinium myrtillus*, *Rhytidiadelphus loreus*, *Deschampsia flexuosa, Polytrichum formosum*) remplaçant ainsi les espèces des milieux plus basiques du *Luzulo-Fagetum festucetosum* tels que *Galium odoratum*, *Senecio fuchsii, Geranium robertianum* et *Lamium galeobdolon* ou les espèces de *l'Aceri-Fagetum*.

Figure 6: Profil vertical de la hêtraie-sapinière du *Luzulo-Fagetum typicum*

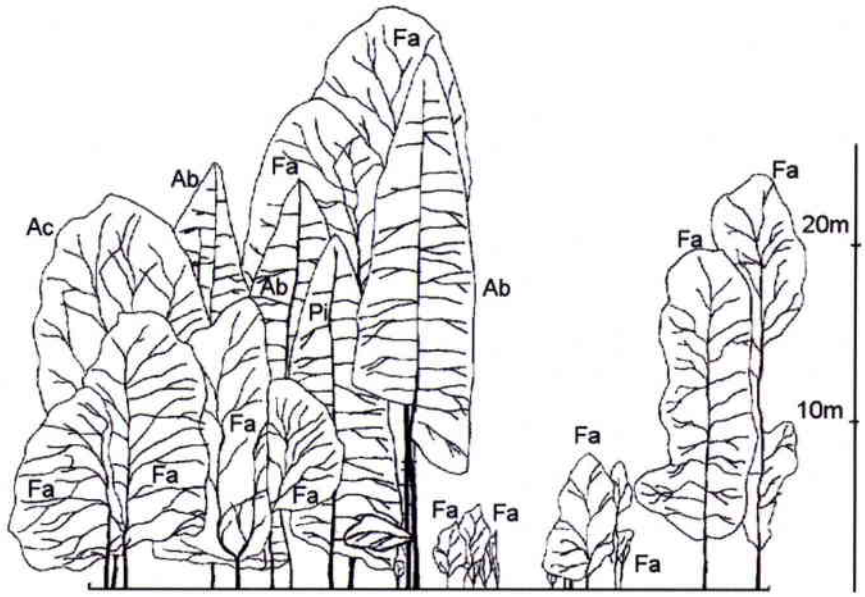


La relative richesse du sol et surtout l'absence de vents violents, permettent aux arbres d'atteindre des hauteurs nettement plus importantes. Cette vitalité des essences se traduit également par les larges couronnes que développent les hêtres, et la forte compétition interspécifique. Le sapin est considéré comme essence minoritaire, et souffre de la compétition du hêtre. Peu de sapins sont recensés dans la strate arborescente, la plupart sont opprimés en sous-bois, ou morts.

Le *Luzulo-Fagetum myrtilletosum*

Cette acidité est légèrement plus marquée dans le *Luzulo-Fagetum myrtilletosum* dans lequel *Vaccinium myrtillus* et *Polytrichum formosum, Deschampsia flexuosa* sont plus couvrants. A ce cortège floristique s'ajoutent d'autres acidophytes: *Luzula luzuloides* et de bryophytes: *Hylocomium splendens, Plagiothecium laetum, Pleurozium schreberi* et d'hypnacées: *Sphagnum palustre.*

Figure 7: Profil vertical de la hêtraie-sapinière du *Luzulo-Fagetum myrtilletosum*



Le sapin, largement plus présent au sein de cette association se voit accompagné de l'épicéa qui reste minoritaire (Fig. 7). On observe toujours une dominance des espèces feuillues : *Fagus sylvatica* et *Acer pseudoplatanus*.

D'un point de vue architectural, le sapin semble être moins marqué par la compétition avec le hêtre. Les arbres (hêtre et sapin) atteignent des hauteurs plus importantes, mais elles n'atteignent nullement les hauteurs qu'arborent les arbres décrits dans d'autres associations (Mayer 1979). Les trouées sont principalement recolonisées par les essences feuillues. Le sapin est dominé, le hêtre est ici toujours considéré comme essence dominante (nombre et stratification).

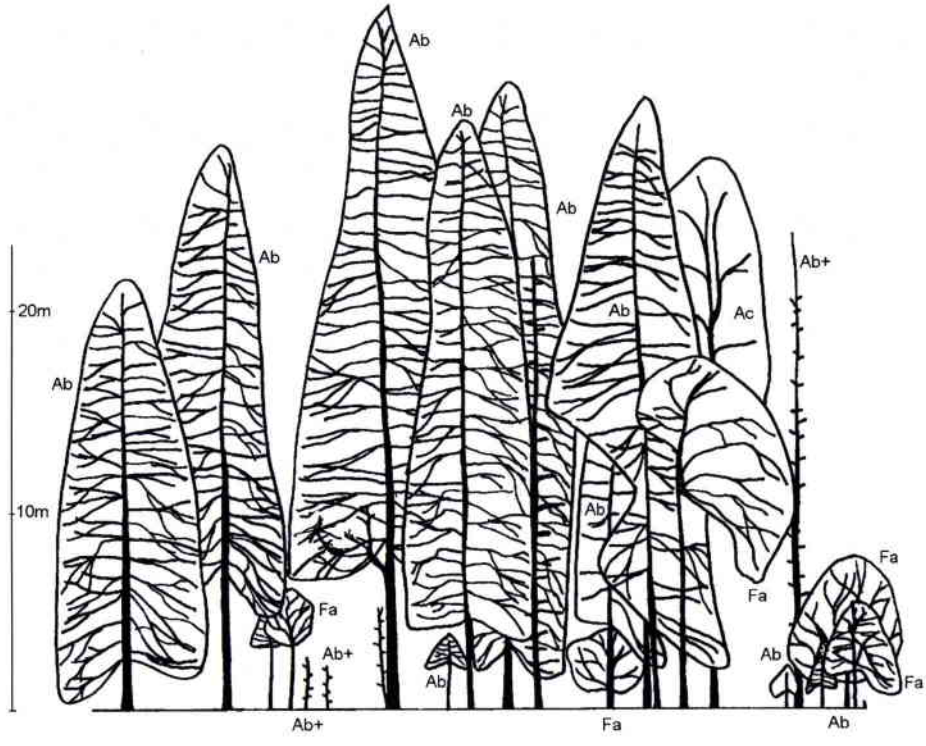
Le *Luzulo-Abietetum*

Les forêts qui appartiennent à l'association du *Luzulo-Abietetum* sont dominées par les conifères. Elles sont souvent installées sur des sols à dysmoder. Les espèces communes aux différents relevés des deux réserves sont *Vaccinium myrtillus*, *Deschampsia flexuosa*, *Luzula sylvatica*, *Blechnum spicant*, *Polytrichum formosum*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *Sphagnum gingensohnii*, *Sphagnum palustre*. Déjà présentes dans l'association du *Luzulo-Fagetum typicum*, elles sont ici beaucoup plus couvrantes. D'autres espèces telles que

Molinia coerulea, Agrostis tenuis, Galium saxatile, Dicranella heteromala, Phegopteris connectilus, Plagiothecium undulatum apparaissent.

Cette association se différencie par contre des vraies pessières par la moindre luxuriance de la myrtille et le manque de tourbe.

Figure 8: Profil vertical de la hêtraie-sapinière du *Luzulo-Abietetum*



La dominance des espèces résineuses est nettement visible sur le profil architectural (Fig. 8), tant au niveau des arbres dominants qu'au sein de la régénération (indice 4 dans les relevés phytosociologiques). Le hêtre est très peu représenté et souffre de la compétition avec les résineux. Son houppier est très comprimé par ceux des arbres alentours.

Le *Sphagno-Abietetum*

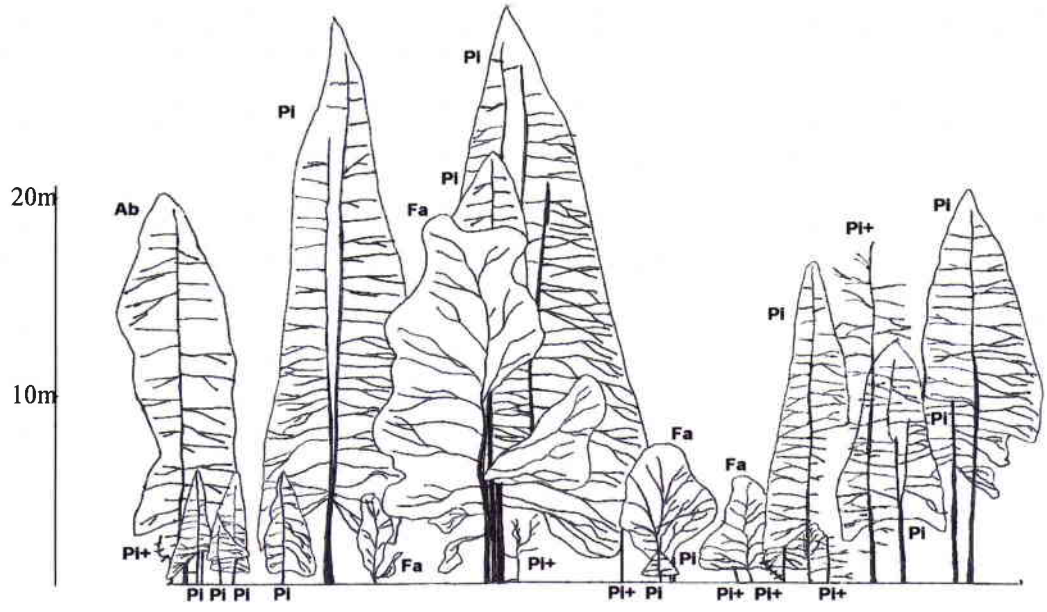
Cette association est uniquement recensée sur le site de Ventron.

Le *Sphagno-abietetum* se retrouve dans les fonds de vallée ou bas de versants colluviaux, sur sol hydromorphe à humus relativement épais (Lemée 1995).

Cette association recense des relevés très hygrophiles comme le témoigne l'abondance des sphaignes. Ce degré d'hygrométrie est d'ailleurs représenté sur l'axe 2 de l'AFC (Fig. 2).

L'épicéa domine la strate arborescente (indice 3), et la strate muscinale est largement développée, avec une dominance de sphaignes et d'hypnacées telles que *Polytrichum formosum*, *Polytrichum commune*, *Sphagnum palustre* (indice 2-3).

Figure 9: Profil vertical de la hêtraie-sapinière du *Sphagno-Abietetum*



Les espèces qui dominent et se régénèrent le mieux au sein de cette association sont les épicéas (Fig. 9). Certaines zones très engorgées (généralement des résurgences locales d'eau) dénombrent de nombreux petits arbres morts en sous-étage. Ce sont essentiellement des épicéas.

Cette association est nettement plus représentées sur la réserve du Ventron, réserve sur laquelle le réseau hydrographique est nettement plus important, et sur laquelle les zones tourbeuses sont plus nombreuses.

CONCLUSION

Cette similitude d'associations est essentiellement liée à la nature du substratum, lui-même identique au sein des deux réserves.

Cette étude présente la particularité de n'étudier que les zones préservées en réserve intégrale, à savoir des zones dans lesquelles, la chasse au feuillus n'a pas été très conséquent et ou les résineux n'ont pas été replantés à outrance. Il a toutefois été difficile de recenser des zones de

plus de 400m² qui ne présentaient pas d'hétérogénéité au niveau du sol (sentiers, zone hygromophe, éboulis), et ce, particulièrement pour la réserve du Frankenthal.

Relevés phytosociologiques de la Réserve du Massif du Grand Ventron

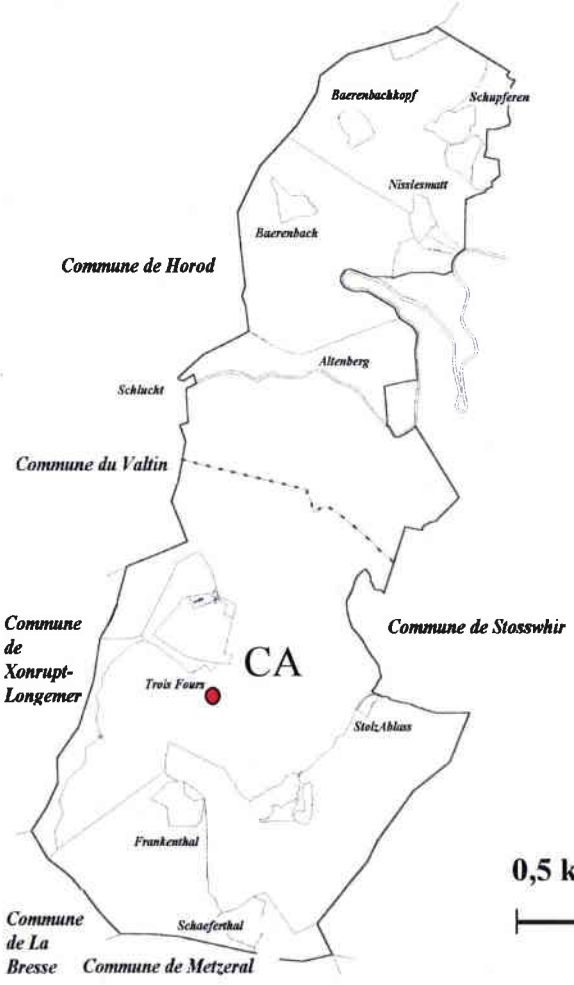
	A						B						E																												D									C	
n° relevé	45	38	39	40	46	47	48	29	33	28	34	49	15	10	11	16	35	8	41	42	43	36	50	1	4	13	37	17	30	31	32	9	5	22	25	6	18	19	23	51	14	2	24	27	26	20	21	12	44	3	7
Altitude	1100	1000	950	1100	1100	1000	850	1000	900	900	1000	850	1000	900	900	1000	900	950	1000	1000	850	950	1000	900	900	950	850	950	900	850	950	1000	950	1000	900	950	900	900	1000	900	850	1000	950	900	850	950	850	1000	950	950	900
Exposition	E	O	E	E	E	E	E	E	E	E	E	E	E	O	O	E	O	O	E	O	O	E	E	E	E	E	E	E	E	O	O	E	O	O	E	O	E	E	E	E	E	O	O	O	O	E	E	E	E	E	O
Strate arborescente																																																			
Recouvrement %	80	70	70	50	50	60	30	80	80	70	80	50	80	50	80	80	50	40	80	80	70	70	50	70	50	90	50	50	80	50	50	60	50	60	80	50	80		70	70	50	20	80	60	70	50	50	20	50	80	40
Fagus sylvatica	3	2	1	1	2	3	2	4	3	3	3	1	2	1	3	3	1	1	2	2	1	r	2	2	2	2	3	2	1	3		3	1	1	3	1	3	2	3	2	1	r	2	r	1		1		1		
Abies alba arbre		2	2	1				r	1		r	1	2	1	2	1	2	1	2	2	1	2	1	1	r	2	1		r	1	1	r	2	2	1	2	1	1	1	2	1		1	2	2	2	1	1	2		
Acer pseudoplatanus		r			1	r					1	r												r		1	1														1		1	1	r						
Sorbus aucuparia																		r							r							r	1		r	r			1							1	1	r			
Picea excelsa																								r				r				r												r		r				3	2
Sambucus racemosa	r				1	r						r											r																												
Betula pendula																																												r		r					
Strate herbacée																																																			
Recouvrement %	80	50	70	70	60	50	50	50	50	20	30	60	50	60	90	70	40	80	80	70	70	50	70	80	50	50	50	50	50	70	50	10	100	80	70	80	60	50	60	80	90	50	100	100	100	100	50	100	100	50	60
Esp. différentielle du groupe A																																																			
Lamium galeobdolon	1			1	1	1	r																r																		r										
Asperula odorata	r	r	r	r	1	1						r																																							
Impatiens noli tangere			r	r	1	2													r																						r								1		
Viola reichenbachiana		r	1	r	r	r	r					r																																							
Geranium robertianum				1		r																																													
Melandryum rubrum			r		r																																														
Esp. Diff. du groupe B																																																			
Festuca altissima	3	2	3	3	3	3	2	2	2	2	2	2							r	r		r	r			1	r		r	r	1						1		2	3			r								
Dryopteris filix mas	r			r	r	r	r	r	r	1	r	1								r								r						r																	
Senecio fuchsii	r	r	1	1	r														r						r														r										r		
Milium effusum	r				r					r	r																																								
Esp. Diff. des groupes C, D, E																																																			
Vaccinium myrtillus		1							r	r			2	3	3	4	r	2	r	1	1		r	4	1	1		2	2	3	1	r	2	2	2	2	2	r	1	1		3	2	2	3			r	r	1	3
Polytrichum formosum									r			r	1	r	r	1	r	1	1	r	2		r	r	1	r	r	1	r	r	r		1	1		1	r	r	r	r	r	1	1	2	2	2	2	3		1	
Deschampsia flexuosa		1							r	r		r	r	1	1		1	2			1	r	1	1	1	1	r		1	2	2		3	4		3	1	1	r	2		r		1	r	3	4	r	1	2	2
Pleurozium schreberi				r				r	r		r	r	r	r	r	r	1	r	r	r	r		r				r	r	r				r	1		1	r	r	r	r			1		1	1	2		r	2	
Luzula sylvatica		1	1	r															r	2	2					1		1	r	1	r					1			r		1			1		1	2	1	1	r	r
Agrostis tenuis						r	r					r	r		r	r			r	r			r		2	r		r					1	1				r		1						1	4	1	2		
Blechnum spicant																		r		r	1					r															r								1		
Esp. Diff. des groupes D, C																																																			
Sphagnum sp																					1				1		r														3			2	2	r		3			2
Galium saxatile																																										r				r		r		r	r
Molinia coerulea																																												3	1			1			
Dicranella heteromala																																												1			1			r	
Polytrichum commune																																																3	2		r
Sphagnum palustre																																																	2		
Juncus bulbosus																																																1			
Espèces compagnes																																																			
Dryopteris dilatata	r		1	1	2	2	2	1	2	1	1	r	1	1	1	r	1	r	2	1	1	1	2	1	r	1	1	2	1	r	r	r	1			2	2	2	2	1	1	1	2	1	1			1	1	1	
Oxalis acetosella	1	r	r	1	r	r	r	r		r	r	r	1		r		r	1	2	1		1	r	r	r	r				r		r	r	1		1			1	1	1	r	r	1			r		1		
Luzula luzuloides				r	r		r		1	1	r	r		r	r		1	r	1	1				2	1			r	1	1	1		1	1	1		r		r	r		1	r			1	2		r		
Prenanthes purpurea	r	r	1	r	1		r	r		r		r		r				r	r					r	r	r	1	r			r	r	r			r	r	r	r	1	r		r						r		
Dicranum scoparium	r			r					r	r		r	r		r	r	r	r	r	r	r	r	r							r				r	r					r				1	1	r				1	
Rubus idaeus		r		r	r	r						r	1	1	r	r	r	1	1	r		r	r						r	r				r	r	r				r		r					r				
Athyrium filix femina	r			r	r	r					r			r	r			r	1	r			r		r	r	r				r	r					r			r	r	r	r								
Rubus tereticaulis		r	r	r		r				r		r						r						r	r	r				r	r		r		r					r	r					1	r		r		
Galeopsis tetrahit	1	r	4	r	1	r						r								r			r	r			r													r									1		
Gymnocarpium dryopteris					r		r						1							r					1	r		r	r	r	1						r				r			r							
Hypocomium splendens			1	1				r									r		r		1	r	r				r																		r						
Hypnum cupressiformis	r	r	r																				r														r			r					r					r	
Polygonatum verticillatum	r																							r	r	r													r	r		r									
Digitalis purpurea						r														r								r			r											r									
Anemone nemorosa	r	r																							r	r	r																								
Polygonum bistorta									r	r			r																																				r		
Espèces accidentelles																																																			
Maianthemum bifolium																																	r			r	r														
Carex remota																			r	r							r																								
Plagiotecium undulatum																							r																											r	
Rumex arifolius	r	r																																																	
Anthoxanthum odoratum																		r																								r									
Mercurialis perennis						1																																													
Sphagnum gingensohnii																																																	2		
Melampyrum sylvaticum																																														r					
Thuidium tamariscifolium																																									1										
Lysimachia nemorum												r																																							
Ranunculus aconitifolius																																																	r		
Caltha palustris																																																	r		
Crepis paludosa																																																	r		
Paris quadrifolia																																											r								

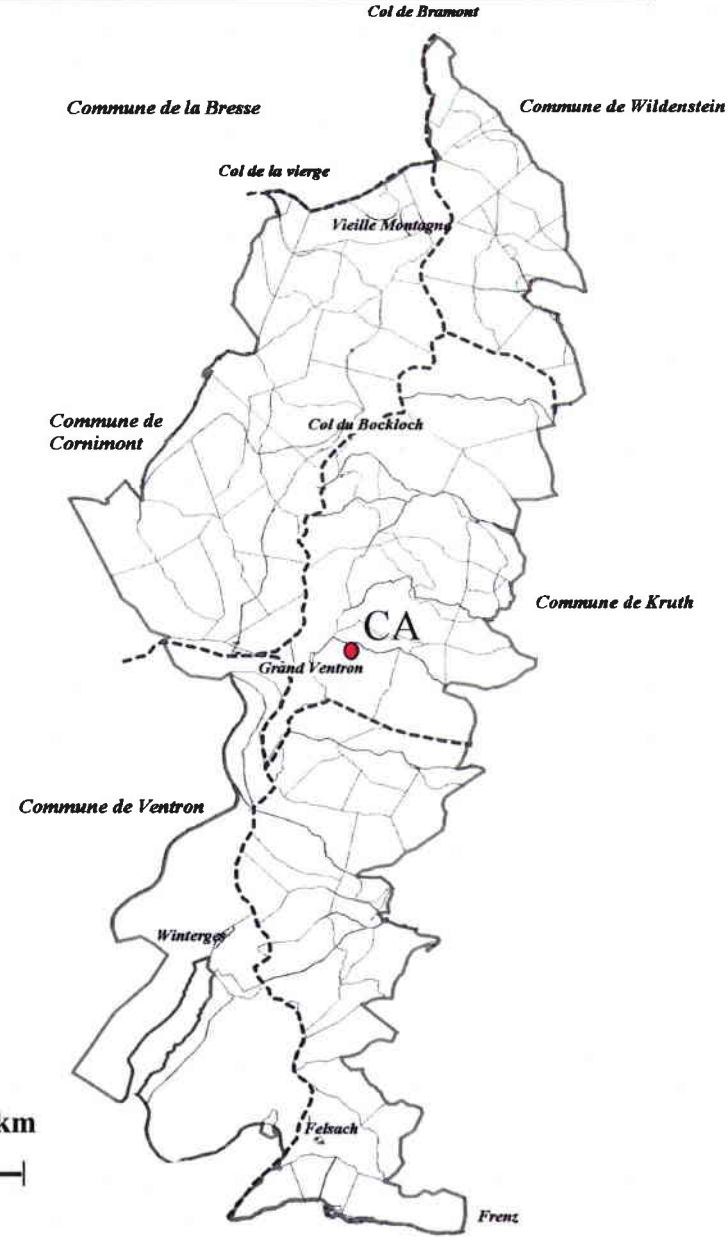
Relevés phytosociologiques de la Réserve du Frankenthal-Missheimle

	F															G														H								I					
Relevés	40	5	7	38	36	9	41	8	32	34	35	43	42	37	39	16	25	6	28	26	29	1	3	2	30	33	31	22	15	10	27	13	12	24	23	14	11	21	19	20	17	18
Exposition	S	E	E	SE	SE	S	S	E	SE	SE	SE	S	S	SE	SE	SE	SE	E	S	S	S	E	E	E	S	SE	S	SE	SE	SE	S	SE	E	SE	SE	SE	E	SE	S	S	SE	S
Altitude (m)	1100	1200	1000	1100	1200	1150	1120	1170	1140	1150	1160	1220	1210	1200	1170	1070	1100	1150	1050	1000	1060	1000	1020	1050	1100	1230	1000	1200	1140	1150	1040	1150	1070	1100	1070	1040	1080	1100	1100	1140	1030	1000
Strate arborescente																																										
Recouvrement	40%	40%	50%	70%	40%	70%	50%	40%	50%	60%	70%	40%	60%	90%	40%	60%	60%	70%	70%	60%	70%	90%	50%	70%	70%	90%	60%	60%	80%	50%	50%	70%	80%	50%	40%	70%	60%	50%	50%	40%	40%	30%
Fagus sylvatica		r	2	2	2	2	2	1	1	2	2	r	2	3	1		2	1	2	2	2	2		2		1	2	2	3	2	2	2	3	1	1		2	r	2	2	2	1
Picea abies	1	1	1	2	1	1	2	1	2	2	2	1	2	2	1	1	1	1	2	2	2	1	1	1	2	2					2	2	1	1		1	r	2	r			
Abies alba						1								r		2	1	2				2	1		r	2	2	2	2	1					2	3					2	2
Acer pseudoplatanus																														r				2	2		2	1	1	2		r
Sorbus acuparia					r																																					
Strate herbacée																																										
Recouvrement	90%	70%	40%	60%	70%	80%	100%	100%	80%	90%	80%	80%	70%	80%	90%	70%	80%	60%	60%	70%	90%	80%	100%	80%	80%	100%	100%	60%	60%	70%	80%	90%	80%	80%	90%	60%	70%	90%	90%	100%	100%	100%
Esp. diff. du groupe F																																										
Rhytidiadelphus loreus	4	2	1	1	2	2	2	3	3	2	2	r	1	1	1																		r	1		r						
Plagiothecium laetum		1		r	r	r				r	r		r			r						r	r		r			r													r	
Hypnum cupressiforme							r		r		1		r	r	1						r					r					1					r	r					r	
Blechnum spicant												1	1	r																												
Galium saxatile										r	r	r																														
Gymnocarpium dryopteris				r											1																						r					
Phegopteris connectilis														r	1																											
Hylocomium splendens	r																										r															
Esp. diff. des groupes F, G																																										
Polytrichum formosum	2	3	2	2	1	2	3	1	3	1	2	2	2	2	2	1	2	r	r	1	2	2		2	2	2	3	1	1	1				1	r				2			
Deschampsia flexuosa	1			4	4	4	2	3	3	4	3	3	3	2	1	1	3	3	2	r	2	3	r	r	2	3	3	2			1			2									
Vaccinium myrtillus	1	2	1	1	1	2	3	4	2	1	r	3	2	3		r	1			r	r	r	2	1	r		1			r													
Luzula sylvatica						2		r			1	1				r	1	1	3	1		2		1				1	2										r				
Esp. diff. des groupes H, I																																										
Rubus fruticosus				r	1					r	r				1														r	2		r	r	1	1	r	1	1		r		
Solidago virga aurea						1														1	r												r		r	r	1	1	2	r	1	2
Dryopteris filix mas															r															4	r	r	r	2		r		2	2	2	r	2
Galeopsis tetrahit																														r			r	1	1	r	1	2	2	2	1	1
Digitalis purpurea				r			r								2																		1		1	1	r	r		r	r	
Milium effusum																													r	1	1	r	2				1	2		1		
Esp. diff. du groupe I																																										
Melandryum rubrum																																				r	r	2	3	2	r	2
Impatiens noli-tangere							1																															1	1	1	r	3
Lamium galeobdolon																														1							r	1		r		r
Galium odoratum							r																																	r	1	1
Lysimachia nemorum																																					2	1	r			
Viola reichenbachiana																																										r
Espèces compagnes																																										
Dryopteris dilatata	2	3	3	3	2		2		1	1	2	1	1	3	2	1		1	r	1	1	2	r	1	2	1	1	1	2	r	3	3	2	2	2	2	2	2	1	2	1	1
Luzula luzuloides	1			r	1	1	1	1	r	1	2	r	1	1	2				1	1	r	2	2	1	1	1	1	1	1		1	1	2	2	2		1	2	2	1	1	
Oxalis acetosella	2	2		1	2		2		1	2	2		r		r			r				1				1	r		1	1	1	2	2	2	3	2	3	3	2	2	3	3
Dicranum scoparium	1	r	r	r		2	r	r	r			r	r	r	1	r	1					1		1	r	r	2	1	1	1	1		r	1	r	r	r					
Prenanthes purpurea						r	r				r	r		r			1	r	1	1	1	r		1	r			r	r		1		1	2	1		1	1	2	1	1	2
Athyrium filix femina	r	r	2	r	r		r				r			r															r		r		r	r		r	2	r	r	r	1	1
Festuca altissima																					r								2	1	3	1	r	2	3	2	1	1	1	r	3	2
Espèces accidentelles																																										
Plagiothecium undulatum	1	1	r											r																												
Adenostyles alliairae	r			1	1																										r											
Polygonatum verticillatum														r																							r				1	
Plagiochila asplenioides						r																													r							
Poa trivialis							r															1																				
Melampyrum sylvaticum						r																																				
Paris quadrifolia																																						r				
Rubus ideus							1																																			

Au travers des résultats de l'approche phytosociologique, les cores areas sont localisées comme suit, dans les deux associations les plus représentées des Vosges: le *Luzulo-Fagetum myrtilletosum*.

Sites	Frankenthal	Ventron
Altitude	900-950 m	1025
Exposition	S-E	S-E
Pente	65%	50%
Latitude	48°30'N	48°27'N
Longitude	7°10'E	6°65'E
Commune	Stosswhir	Kruth
Association	*Luzulo-Fagetum myrtilletosum*	*Luzulo-Fagetum myrtilletosum*





0,5 km

Réserve naturelle du Frankenthal

Réserve naturelle de Ventron

II. Etude architecturale des deux core areas

Les mécanismes de dynamique forestière impliquent la compréhension des liens entre impacts, réponses, architecture et biodiversité. La sylvigenèse est largement guidée par les stratégies des arbres dominants, qui forment la charpente de tout le système. En hêtraie-sapinière, le tempérament proche des deux dominants, hêtre et sapin (deux dryades sciaphiles, longévives, à l'architecture flexible) module le développement des phases sylvigénétiques, de la régénération à la sénescence.

La présente étude compare les différents aspects de la dynamique des communautés forestières des deux core areas selon leur architecture, afin de déduire leur fonctionnalité et stabilité.

DYNAMICS IN NATURAL MIXED-BEECH FOREST OF THE UPPER VOSGES

D.CLOSSET-KOPP, A. SCHNITZLER, D. ARAN
Univeristy of Metz. L.B.F.E., Phytoecology

Soumise à la revue ***Biodiversity and Conservation,*** *sous presse*

SUMMARY

1. Forest dynamics were analysed in the Upper Vosges mountains of north-eastern France in two reserve areas, Frankenthal-Missheimle (FM) and Grand Ventron (GV), located in the Ballons des Vosges Natural Regional Park (Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges). Two plots of 3,000m² each were established in mixed beech woodlands located just below sub-alpine beech forests for long-term monitoring.
2. The main aim of the study was to interpret how the different species populations in mixed-beech woodlands in the Vosges grow and interact over the long term, and to determine the disturbance history.
3. The study combined vegetation description, dendrological and structural data, architectural descriptions and drawings and light distribution and soil analysis. Historical information was also taken into consideration.
4. Soils in the two plots showed available phosphate-P values > 0.14 $g.kg^{-1}$, indicating good levels of phosphorus supply for plants, except for A_1/C horizon (1Va soil) which corresponds to a medium-fertility soil. However, soils were found to be shallow because of the slope, a factor that may limit water availability for adult trees and seedlings.
5. As the canopy (composed of existing trees) consists of shade trees, the growth rates for seedlings and saplings (potential trees) depends on the canopy architecture: when growing in sunlit gaps, saplings reach full daylight (canopy height) in less than 100 years. When developing in shade (suppressed state), saplings may need up to 150 years before reaching full daylight. Alternating periods of rapid and slow growth explain why some trees present a wide range of stem diameters and ages in the area leading up to the canopy (some trees are more than 300 years old), in contrast with the relatively homogeneous height classes distribution, indicating suppression periods.
6. Trees in the FM and GV plots were found to have different growth rates.
7. Both study plots developed with similar past disturbance events, the two most important being at the beginning of the 18th century. In addition, the forests were regularly affected by smaller disturbances until present.
8. Because of the spatial heterogeneity and large range of ages represented, the forest stands within the two natural reserve areas are presently considered to be the best-preserved sites in the upper Vosges, but their situation near the timber line prevents them from becoming models for forest management at lower altitudes.

Key-words: Mixed beech forests, age-structure, architecture, soil, light regime, stand history

INTRODUCTION

Unmanaged forests are the last representatives of the pristine landscapes of Europe. Unfortunately, they have practically disappeared from European forest panels, with a total of only 3 millions hectares (i.e. 1.7 percent of the total forest area, COST Action E4 1999). These forest relics are located primarily in remote, inaccessible areas, in unproductive regions, hunting reserves or along frontier borders (Peterken 1996, COST Action 4 1999, Schnitzler 2002, Motta *et al.* 2002). Apart from Russia, where old-growth forests may reach up to 20,000 km^2 (Sittler *et al.* 2000), they are small patches (a mean range of 20 – 100 ha) within a larger landscape patchwork of managed forests and various land uses. For example, France, with 15 million hectares of metropolitan forest cover, possesses the third largest woody domain in Europe, but only 0.2% (300 km^2) of this total are natural forests (Vallauri and Poncet 2003). Most of these are concentrated in mountain regions (the Vosges, the Jura, the Pyrenees and the Alps). Studies have demonstrated that these vestiges cannot remain completely independent of their managed surroundings, and are unable to preserve their potential biodiversity (Helle and Järvinen 1986).

Pollen diagrams have, however, demonstrated that even small "virgin" forests remain stable in composition over hundred of years (Bradshaw and Holmqvist 1999). The main causes of such stability and resilience are the high complexity in structure and architecture associated with the complexity of biotic interactions, which lead to remarkable resistance to climatological events (White 1979, Franks and McNaughton 1991).

All remaining natural forests urgently need protection in order to preserve their cultural and scientific value, to protect their wildlife and genetic diversity and to ensure sites for basic research in ecology. They also provide the necessary reference data for applied research in forest management and environmental monitoring (Leibendgut 1959, Peterken 1996).

The present study looked at several aspects of the forest dynamics and biodiversity of mixed-beech woodlands of the "Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges" (PNRBV) (Upper Vosges, north-eastern France). The PNRBV has two natural reserves within its boundaries: the Grand Ventron (GV), created in 1995 covering over 1,647 hectares, and the Frankenthal-Missheimle (FM), created in 1989 with over 746 hectares. Their respective elevations (GV: 720-1204 m, FM: 690-1363m) correspond to the submontane (600-800) and montane belts (800-1100 altitude). Both reserves harbour typical, often endangered, plant communities (Schwoehrer and Despert 1999, Schwoehrer 1999, Untereiner *et al.* 2002). The impact of human activity has been significant since the French Revolution and includes

logging, local fires and the planting of non-indigenous spruce since the 1850s (Garnier 1994, 1998). Ungulate densities are also closely linked to human activity and their populations have increased considerably during the 20th century (ONF 2000, Heuzé 2002).

One of the main objectives of the creation of the PNRBV, within the framework of which the present research was carried out, was to contribute to the conservation and sustainable management of the forests through basic and applied research and the development of innovative methodologies. For this reason, our research focused on long-term, forest-monitoring plots situated in strictly protected woodlands of the FM and GV natural reserves which still include small stands of nearly natural woodlands (Gilg 1997).

The aim of the study is:

- to propose and innovate a sampling protocol for long-term studies
- to interpret how different species populations of Vosgian mixed-beech woodlands grow and interact over the long-term in light of their disturbance history
- to propose a diagnostic of forest naturalness

MATERIAL AND METHODS

STUDY SITES

The Vosges form a long ridge with a continuous crest line, linked to the west and to the Rhine valley to the east by steep slopes. In the southern Vosges, the crest oscillates from 1,000 to 1,425m. The climate is oceanic (1,500 to 2,000+ mm rainfall, mean annual temperature of 4°C above 1,000m). The hercynian bedrock is mainly composed of granite and metamorphic rock, partially covered with morainic material. They include biotitic granite rock, locally porphyroid, with acid plagioclase (An10-20), K-Feldspar, quartz and some apatite (Mansuy 1992). Soils range from acidic browns to podzols (Souchier 1971, Bonneau *et al.* 1978).

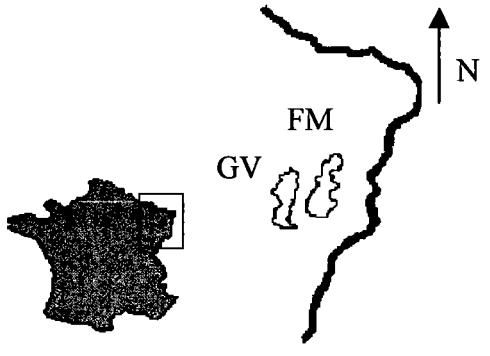
The mixed-beech woods found between 600 and 1,000 m are part of the Fagion alliance. The main plant community is the *Luzulo-Fagetum* (Oberd. 57) typical of Central European mountains and hills north of the Alps (Ellenberg 1988, Oberdorfer 1991, 1992, Bogenrieder 2001).

The three plant communities include the same tree species (*Fagus sylvatica, Abies alba, Acer pseudoplatanus, Sorbus aucuparia*) and shrubs (*Rubus tereticaulis, Rubus idaeus, Lonicera nigra*). Beech (*Fagus sylvatica)* occupies a central position in the ecology of the

Vosgian forests, outcompeting the other tree species. Silver fir (*Abies alba)* is regular but suffers from browsing (Heuzé 2002). *Acer pseudoplatanus* is competitive in shallow soils found in rocky habitats. Spruce (*Picea excelsa)* is rare, despite the importance of neighbouring plantations. Ground-level flora is dominated by *Vaccinium myrtillus, Luzula luzuloides, Deschampsia flexuosa* and *Prenanthes purpurea.*

The GV and FM reserves are 8 kilometers apart (Fig. 1). They are close (8-15 km) to a third natural reserve, the Guebwiller (700 - 950 m), which also includes some stands of nearly-natural woodlands (Renaud *et al.* 2000).

Figure 1: Location of FM and GV natural reserves in the Upper Vosges



PERMANENT PLOTS

Two plots measuring 3,000 m^2 (50 x 60m, i.e. 30 quadrants of 10x10m) each were selected within the less disturbed mixed-beech woodlands of the two reserves. Stand coordinates were referenced by means of a global positioning system (GPS) (GV: latitude 48°27' N, longitude 6°65'E, the plot is situated near the "Grand Ventron" farm, FM: latitude 48°30' N , longitude 7°10'E: the plot is situated below the "Trois-Fours" farm). Metallic boundary markers were buried (forced in the soil) in the ground in order to pursue the study over the very long term.

The FM plot is located between 900 and 950 m while the GV plot is 50 m higher (950 – 1025 m), very close to the multi-stemmed beech forests that form the timber-line (Carbiener 1966). Both plots face East. Plot GV is characterized by a succession of steep slopes (50-60 %), and flatter (5-30%), moister zones while the FM plot exhibits more regular slopes, averaging 65 %. Plot FM is adjacent to a large, permanent gap resulting from the accumulation of boulders of glacial origin.

The fieldwork started in 2000 and ended in 2003.

SOIL DATA

Soil-units were defined according to local topography, regeneration patches and humus type characteristics. For each soil-unit, one representative profile was described (horizons, colour, texture, structure, stoniness, root development). All horizons of the representative profiles were sampled, with special attention to the first few centimeters (A_{11} horizon) where seed germination takes place. In some cases, A_{11} horizons were also sampled within one soil-unit, with regard to different slopes, regeneration or humus characteristics.

In 2002, five soil units were defined in the GV plot. In 2003, three soil-units were identified and sampled in the FM plot.

All samples were air-dried, passed through a 2-mm sieve and then analyzed for chemical characteristics (analysis performed by INRA Laboratory for Soil Analysis, Arras, France): residual moisture content at 105°C, organic carbon and total nitrogen (dry combustion method), "available" phosphorus (extracted by H_2SO_4 and NaOH, Duchaufour and Bonneau, 1959), and exchangeable cations (based on cobalthexamine method, Orsiny and Remy, 1976). Calculations were performed for C/N ratio, cation exchange capacity (CEC: sum of exchangeable cations), base saturation (ration of exchangeable "basic" cations – Ca^{2+}, Mg^{2+}, K^+ and Na^+ - to CEC), and exchangeable Mg/Al and Ca/Al ratios.

STAND CHARACTERISTICS

Ground flora

The ground flora coverage was identified and the coverage of each species estimated, (Braun-Blanquet cover coefficient were converted in percentage cover).

Tree seedling densities (height < 130 cm with D.b.h less than 10 cm) were identified and quantified per 10 x 10 m quadrant (30 per stand).

Size variables and architecture

Tree height, stem diameter and crown area are variables of a tree's architecture, and an expression of its growth strategy (Hallé and Oldeman 1970, Hallé *et al.* 1978, Oldeman 1979, 1990, Oosterhuis *et al.* 1982). Tree height yields information about ecological conditions and growth strategies: the harsher the climate, the shorter the trees. Tree height distribution is also related to regeneration processes: theorically, in continuously regenerating stands, the number of individuals in each height-class is expected to follow an exponential decline in numbers from shorter to taller trees. Curves are modified under shady canopies due to the stagnation in

growth for much of the tree's life cycle. In these cases, stem diameter increases when height progress is nearly at a standstill (Peters 1992).

Clear allometric relationships exist between these variables. The hf/H ratio (k) compares the height of the free trunk (hf) up to the first main fork to the total height (H). The inversion point k, where the architectural tendencies are inverted (the axes become smaller and smaller, terminating at the periphery of the crown), is important in forest stand diagnosis: the higher the inversion point (i.e. the shallower the crown depth), the higher the competition with neighbouring trees.

Growth strategy can also be interpreted using tree architecture. Architecture corresponds to the visible, morphological expression of hereditary growth development. For tree species, orthotropic versus plagiotropic axes, the ability to reiterate (i.e. the capacity to partially or totally repeat hereditary architecture in the same tree, by stimulation of resting meristems, Oldeman 1979) may explain differences in size variables. *Fagus sylvatica* grows according to Troll's model with plagiotropic differenciation in all axes. The flattened and highly organized leaf layers (monolayers), as well as the plagiotropy are necessary for intercepting light over large surfaces. Beech is also very flexible, forming shoots of different lengths in response to environmental conditions (Hallé and Oldeman 1970, Nicolini 1997, Roloff 1999). *Acer pseudoplatanus* follows Rauh's model, characterized by orthotropic axes and faster growth than the beech. However, *Acer pseudoplatanus* is a monolayer, which increases its ability to intercept sunlight (Hallé *et al.*1978). *Abies alba* follows Massart's model, characterized by a specialized plagiotropic organization of the branches that confer them high individual survival in the lower forest storeys (Edelin 1977).

Architectural criteria also allow us to define the different phases of tree development. Oldeman (1990) has defined three main phases ("potential tree", "tree of the present" and "tree of the past"), considered as the principal social states in the forest ecosystem. Potential trees and trees of the present can be seen as two distinct phases in the growth of a tree. In potential trees, the growth in height is relatively more important than growth in stem diameter and crown extension. Potential trees may grow faster under the high light levels found in canopy gaps ("released-growing trees") or be suppressed by shading from canopy trees. After successive intervals of suppression and released growth, many potential trees reach a minimum height above which they cannot be suppressed. In this case, they develop their architecture by reiteration and reach the tree of the present phase. The transition between these two growth phases is gradual, depending on the site and the forest architecture. To distinguish the two steps in our study, an empirical threshold was set at the height of 20 m,

which corresponds to the minimum needed to no longer be suppressed on the steep slopes of the Vosges (suppression is visible when trees present shallow crowns and reiterations along the trunk, and the h/Dbh ration is greater than 100). Tall tree species that have gone beyond this threshold are considered full-grown.

For our purposes, living and dead trees of more than 10 cm D.b.h. and height > 1m30 were identified in the plot and measured (diameter at breast height, total height, height of the main fork. Each (living or dead) tree was carefully drawn according to its exact proportions and morphology. Crown area was defined using four perpendicular directions, including one facing the slope.

Tree architecture was represented visually by vertical (six, 10 x 50 m parallel drawings per stand, oriented towards the slope) and horizontal drawings (one for living and one for dead trees in each plot).

Relationship between size variables and age

The age distribution of the trees depends on the plot history (past and present natural disturbances, impact of historical practices). Stem diameter growth depends on altitude, light intensity, temperature, water and nutrient supply, neighbouring trees, possible pollution as well as the period in the tree's life cycle ("potential" versus "present"). Thus, tree ring analysis is useful for determining the influence of ecological conditions within the particular context of the Upper Vosges.

The ring widths of 156 trees (93 in the GV plot and 63 in FM, including beech, silver fir and *Acer pseudoplatanus* were noted. Two cores were extracted at breast height from each tree, one up-slope and one down-slope. Tree-ring widths were measured using a computer-assisted device (Becker 1989) and cross-dated against previously-existing site chronologies (data from INRA, Champenoux), in order to correct for missing or duplicate rings.

Stem diameter growth was calculated by dividing core length by the total number of ring widths. Growth rate comparisons were done at each site for each state and each species using non-parametric Mann-Whitney U-tests (Statistica software).

CANOPY GEOMETRY AND LIGHT DISTRIBUTION

Since tree growth, architecture and size variables are largely explained by light dynamics (e.g. Chazdon and Pearcy 1986, Denslow *et al.* 1990, Vester 1997), variations in light

distribution at points within the canopy were also studied. Relationships between the tree, the forest and the light level in old-growth forests have been studied by Koop (1989).

The methodology deals with the architectural parameters of the canopy (canopy geometry) that are commonly used in the literature (i.e. gap fraction and foliage area index LAI), and the light variables (i.e. direct and diffuse solar radiation transmitted throughout the canopy). The simultaneous treatment of canopy geometry and distribution of incident light (PAR, understood as QPAR, quantum irradiance, expressed in mol.m-2.d-1, Varlet-Granchet *et al.* 1989) was studied using hemispherical canopy photography. For each plot, 25 canopy photographs were taken in each 100 square meter section, 10 m apart from each other, at 50 cm above the ground, in overcast conditions. Because some photographs were of poor quality, the final raw data included only 21 photographs for GV and 24 for FM. The camera was equipped with a fish-eye lens with a view angle of 180°, carefully levelled and oriented for true North. The raw data from each photograph consisted of a matrix with 18 intervals of 5° zenith angles and 24 sectors of 15°azimuth angles which contained the gap fraction. All values were corrected for latitude, slope, orientation and topographic mask in the GLA model (Frazer 1999). Calculations were performed at hourly intervals, then integrated daily, during the vegetative season (June to September). The radiation intercepted depended upon values calculated for each canopy element involved, over the whole hemisphere and along the solar tracks. Hemispherical photographs therefore present spatial auto-correlations with each other.

Values found in FM and GV will be compared with data obtained using similar methods in the Guebwiller mixed-beech forest. Data concern one plot of 1 ha. chosen in a nearly-natural forest stand growing in deep soil (slope from 20 to 30°)(Renaud *et al.* 2000, Pierrel 2001).

RESULTS

SOIL CHARACTERISTICS

In both plots, soils are dark coloured, stony or gravely, with a fluffy to massive structure and are finely textured (coarser with depth). Soils are shallow. FM soils show less variability in type than those in GV. Soils belong mostly to the Rankosol (Ranker) type, except for 2V soil which belong to Alocrisol and 5V soil which presents hydromorphic features (located in bench slope). Humus type ranges from oligo-mull to hemi-moder (Brethes *et al.* 1992).

Table 1: Chemical characteristics of soils in GV and FM plots

Stand	Soil	Horizon	Depth	Organic carbon	C/N	Available P_2O_5	Exchangeable cations Ca^{2+}	Mg^{2+}	K^+	Na^+	Al^{3+}	Mn^{2+}	H^+	CEC	Base saturation	Mg/ Al	Ca/ Al	pH H_2O
			cm	$g.Kg^{-1}$		$g.Kg^{-1}$	$cmol^+ Kg^{-1}$								%			
GV	1Va	A11	0-2	14.84	17.7	0.386	1.95	0.59	0.49	0.08	3.99	0.068	3.56	10.73	29.0	0.15	0.49	3.6
	1Va	A12	2-7	7.91	17.0	0.195	0.35	0.27	0.24	0.05	4.17	0.013	2.09	7.18	12.6	0.06	0.08	3.6
	1Va	A1/C	7-30	5.79	21.8	0.125	0.04	0.06	0.07	0.03	5.16	0.006	0.33	5.70	3.6	0.01	0.01	4.1
	1Vb	A11	0-2	18.48	15.4	0.35	0.63	0.38	0.42	0.07	7.29	0.117	0.55	9.47	15.9	0.05	0.09	4.3
	1Vc	A11	0-2	15.41	16.4	0.316	1.81	0.57	0.45	0.05	6.54	0.159	1.50	11.09	26.0	0.08	0.28	3.7
	1Vd	A11	0-2	16.23	17.3	0.289	1.33	0.55	0.44	0.08	5.61	0.036	3.58	11.63	20.7	0.09	0.24	3.6
	2V	A11	0-2	18.03	17.0	0.404	2.84	0.65	0.49	0.05	7.23	0.298	1.60	13.17	30.7	0.09	0.393	3.9
	2V	A12	2-10	12.65	15.1	0.3	0.26	0.19	0.20	0.05	7.28	0.042	0.33	8.36	8.4	0.02	0.04	4.0
	2V	Bw	10-25	6.75	15.4	0.184	0.11	0.10	0.11	0.04	4.83	0.027	0.17	5.39	6.9	0.02	0.02	4.3
	2V	C	25-50	6.61	15.5	0.16	0.07	0.08	0.07	0.03	4.10	0.014	-	4.37	5.9	0.02	0.02	4.5
	3V	A11	0-2	29.24	17.2	0.454	0.78	0.28	0.31	0.03	10.65	0.275	0.35	12.67	11.1	0.03	0.07	4.2
	3V	A12	2-12	17.92	16.0	0.365	0.27	0.27	0.31	0.05	8.23	0.092	0.30	9.52	9.4	0.03	0.03	4.3
	3V	C	12-40	6.15	14.6	0.219	0.07	0.09	0.08	0.03	4.06	0.028	0.08	4.45	6.3	0.02	0.02	4.5
	4V	A11	0-2	30.77	17.7	0.503	6.25	1.31	0.75	0.08	6.06	0.168	3.60	18.21	46.0	0.21	1.03	3.7
	4V	A12	2-10	19.51	17.2	0.404	1.81	0.59	0.46	0.06	8.16	0.028	2.66	13.77	21.3	0.07	0.22	3.6
	4V	C	10-33	8.06	21.7	0.197	0.14	0.13	0.11	0.04	6.86	0.006	0.50	7.80	5.6	0.02	0.021	4.0
	5Va	A11	0-2	34.37	17.6	0.54	0.68	0.47	0.49	0.09	11.41	0.140	0.31	13.58	12.7	0.04	0.06	4.5
	5Va	A12	2-20	5.58	15.9	0.254	0.12	0.10	0.08	0.02	3.24	0.011	0.16	3.74	8.7	0.03	0.04	4.6
	5Vb	A11	0-2	18.30	14.9	0.438	0.97	0.40	0.39	0.05	9.12	0.289	0.55	11.77	15.4	0.04	0.11	4.3
FM	1F	A11	0-2	6.66	15.9	0.412	0.82	0.23	0.28	0.02	4.05	0.214	0.31	5.91	22.8	0.06	0.20	4.4
	1F	A12	2-15	4.29	15.4	0.208	0.09	0.08	0.09	0.02	4.18	0.033	-	4.50	6.3	0.02	0.02	4.5
	1F	A1/C	15-25	3.25	17.4	0.286	0.05	0.03	0.04	0.02	2.57	0.010	-	2.72	5.2	0.012	0.02	4.7
	2F	A11	0-2	12.45	16.6	0.388	4.13	0.99	0.49	0.06	1.99	0.362	1.39	9.42	60.2	0.49	2.073	4.2
	2F	A1/C	2-10	8.85	14.9	0.317	0.99	0.33	0.34	0.07	4.40	0.036	1.30	7.46	23.2	0.07	0.225	4.0
	3F	A11	0-2	7.87	16.5	0.46	1.93	0.45	0.32	0.03	3.37	0.263	0.84	7.20	37.9	0.13	0.57	4.2
	3F	A12	2-20	5.29	14.8	0.333	0.33	0.15	0.13	0.05	4.41	0.110	0.31	5.49	12.1	0.03	0.07	4.3

Data in $g.kg^{-1}$ of dry matter, except for available P-phosphate in $g.kg^{-1}$ of air-dried soil. -: below detection limits.

Chemical analysis (Table 1) shows a humose trend, with relatively high organic carbon content, particularly for the 5V soil due to waterlogged conditions. Less organic matter accumulation is observed in FM soils which may be related to better biodegradability of organic materials. In both stands, rather low C/N ratios, from 14.9 to 17.7 in uppermost horizons (A_{11}), accounted for a rapid evolution of plant material added to soil and good nitrogen nutrition for trees. C/N ratios increasing with depth (1Va, 4V and 1F soils) probably indicate a cryptopodzolisation process, morphologically hidden by the humose character of soils.

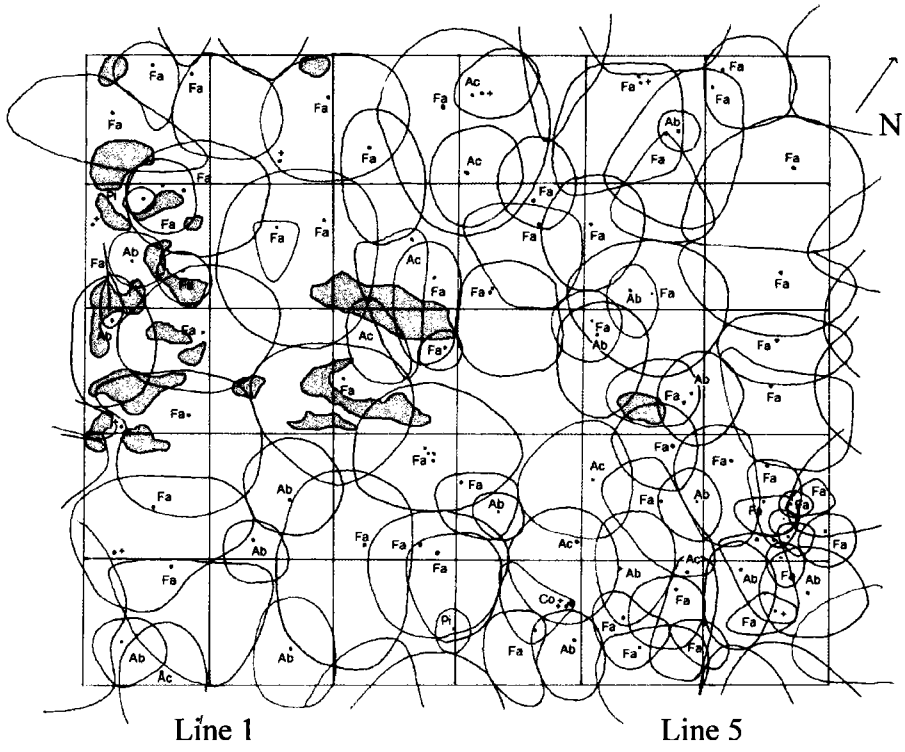
Available phosphorus obtained using the Duchaufour and Bonneau (1959) method is a good indicator of soil fertility. All samples showed available P_2O_5 values > 0.14 $g.Kg^{-1}$, indicating a good phosphorus supply for plants, except for A_1/C horizon (1Va soil) which corresponded to a medium-fertility soil (Bonneau 1995). No notable differences were observed in regeneration spots, or between GV and FM plots.

Soils show a medium cation exchange capacity (CEC), mostly related to organic matter content (organic carbon), decreasing with depth and lower in FM soils. Low base saturation was always observed in depth, while it exceeded 35 % in uppermost horizons in 4V and 3F soils and reached 60 % in 2F soil, due to active nutrient cycling. Among basic exchangeable cations, Ca generally predominates over Mg and K (low Na). Similarly, among acid exchangeable cations, Al largely predominates over H (low Mn), except in 1Va, 1Vd, 4V and 2F soils' uppermost horizons showing a higher H proportion, probably related to cryptopodzolisation. A plentiful supply of Al on exchange sites is known to disturb Mg and Ca supply. The lowest Mg/Al and Ca/Al ratios were found in all deeper horizons (Bw, A_1/C and C) except 2F soil, suggesting a possible Mg and Ca deficiency. On the other hand, all uppermost horizons showed higher ratios, apart from 3V soil (Mg) and 5Va soil (Ca).

On the whole, no pronounced differences in soil property features were observed between the two plots.

STAND CHARACTERISTICS

Figure 2a: Crown projection map (50x60m) in FM (shaded areas represent regeneration), Fa for *Fagus sylvatica*, Ac for *Acer pseudoplatanus*, Ab for *Abies alba*, Pi for *Picea abies*



Density and spatial patterns

Figure 2b: Crown projection map (50x60m) in VN (shaded areas represent regeneration (all species mingled), Fa for *Fagus sylvatica*, Ac for *Acer pseudoplatanus*, Ab for *Abies alba,* Pi for *Picea abies*

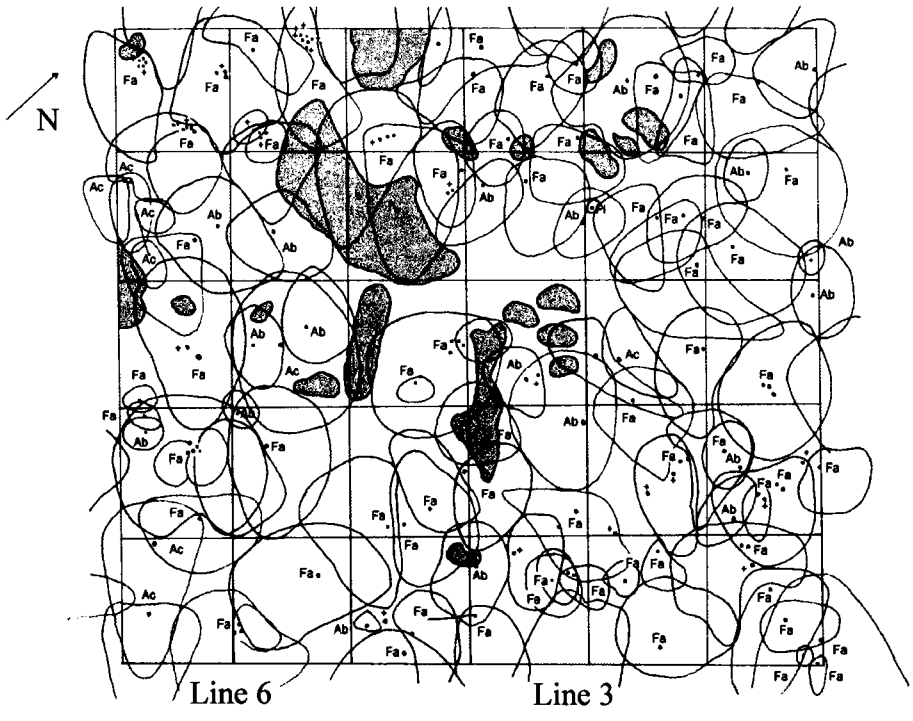


Table 2. Densities and volumes of tree species in FM and GV

	Number saplings (4)	Number *Fagus sylvatica*	Number *Abies alba*	Number *Acer pseudoplatanus*	Number *Picea excelsa*	Number *Sorbus aucuparia*
GV	8983	7184	592	1194	18	18
FM	52300	12395	17049	22122	680	52

(4) stems.ha-1; height < 1m30; d.b.h.< 10 cm

	Number living trees (1)	Number *Fagus sylvatica*	Number *Abies alba*	Number *Picea excelsa*	Total volume living trees (2)	Basal area living trees (3)
GV	322	213	43	6	677,7	22,8
FM	275	193	50	26	949	53,3

	Number dead trees (1)	Number *Fagus sylvatica*	Number *Abies alba*	Total volume dead trees (2,4)
GV	63	16	47	23,3
FM	16	0	16	24,8

(1) stems.ha-1, d.b.h > 4 cm
(2) m3.ha-1 based on the calculation formula of volume used in Renaud *et al*. 2000
(3) m2.ha-1
(4) dead trunks of multi-stemmed beech trees excluded

Plot GV is more crowded (322 stems.ha^{-1}) than FM (275 stems.ha^{-1}), but FM volume values were more important (677.7 m^3.ha^{-1} and 949 m^3.ha^{-1} for GV and FM respectively) (Table 2). The dominant species is beech, which accounts for 66 % in GV and 70 % in FM. Multi-stemmed beech trees were also more important in GV.

Abies alba and *Acer pseudoplatanus* are relatively minor components of the stands, accounting for 18.6 % and 13.3 % respectively in GV, and 18.1 % and 9.4 % in plot FM. *Acer pseudoplatanus* typically occupies rocky, sunnier sites.

Sapling density is higher in FM than in GV. In plot FM, the dominant species is *Acer pseudoplatanus* (42%), followed by *Abies alba* (32.6%) and *Fagus sylvatica* (23.7%). Beech is largely dominant in the GV plot, representing 80% of the total number of saplings. Silver fir development is limited by ungulate predation and its sensitivity to frost and drought. *Picea excelsa* and *Sorbus aucuparia* are rare. Woody regeneration is strongly clumped in several ellipsoid patches at gap margins, extending towards the slope (Fig. 2a, 2b).

The biggest gaps in both plots are caused by rocky areas where tree regeneration is difficult. These gaps are mainly colonized by herbaceous species: *Luzula luzuloides*, ferns in

GV, *Festuca altissima, Oxalis acetosella, Galeopsis tetrahit*, small woody species (*Rubus tereticaulis, Rubus idaeus, Vaccinium myrtillus).*

Tree and forest architecture

Because of the steep slopes, nearly all the trees present asymmetrical shapes: crowns develop marked supplementary axes (reiterations, Oldeman 1974) on trunks, and secondary axes facing the other end of the valley, while there are no secondary, supplementary axes on the opposite side (Fig. 3a, Fig. 3b). Asymmetry is particularly developed in *Fagus sylvatica* and *Acer pseudoplatanus*, very flexible species which reiterate their initial architectural model easily. Trees of the present reiterate more often than potential trees because they have sufficient energy for crown expansion. Asymmetrical shapes are explained by insertion points k which are low (0.32-0.42) on one side of the trunks and high on the opposite side. There is strong inter-penetration of crowns laterally between the middle and upper-third of tree height, while foliage is much less dense above and below.

Potential trees often present triangular crown shapes (suppressed trees growing below healthy, shading trees of the present). To compensate for the small foliar volume, some potential trees have developed small reiterations along the trunk. Firs exhibit many kinds of traumas, including loss of major branches and double forks resulting from loss of apical buds (frost, wind).

In plot GV, 23.4 % of beech trees are multi-stemmed, with 2-14 trunks of different dimensions. Most trunks have reached the canopy, with some big trunks reaching more than 30 m high. Within one type of individual, the range in height varied from 0 to 6 m, with stem diameters varying from 3 to 16 cm. In general, one or two were big and healthy, one to three smaller and the remaining trunks (big or small) dead. The proportion of dead trunks increased as the total number of trunks increased.

Size-distribution, social status and age-distribution

Figure 3a: Examples of vertical profile (10m x 50 m) in FM (tree species and age are represented for potential trees and trees of the present)
(Fa: *Fagus sylvatica* , Ab: *Abies alba* , Ac: *Acer pseudoplatanus,* Pi: *Picea abies*)

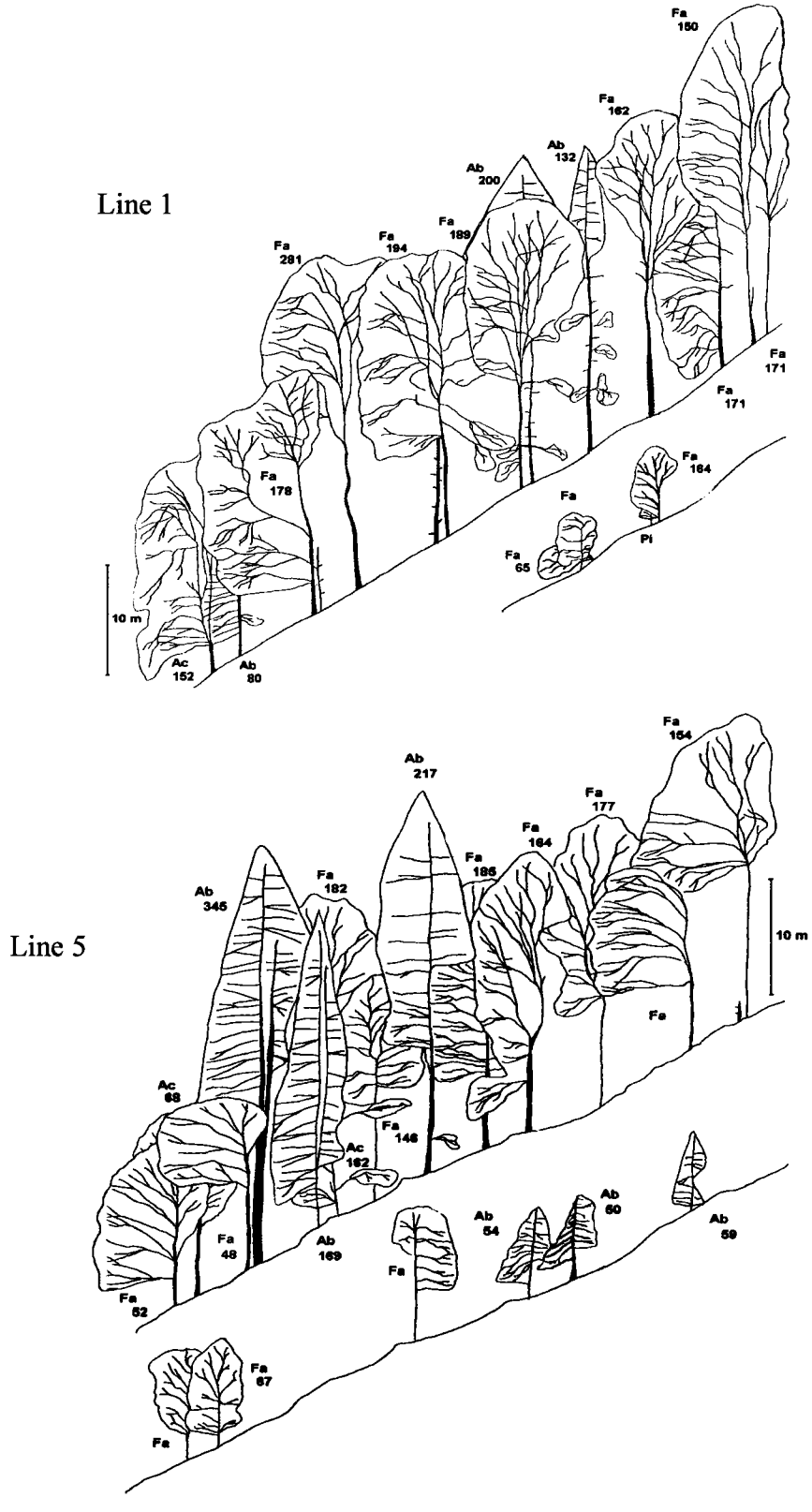
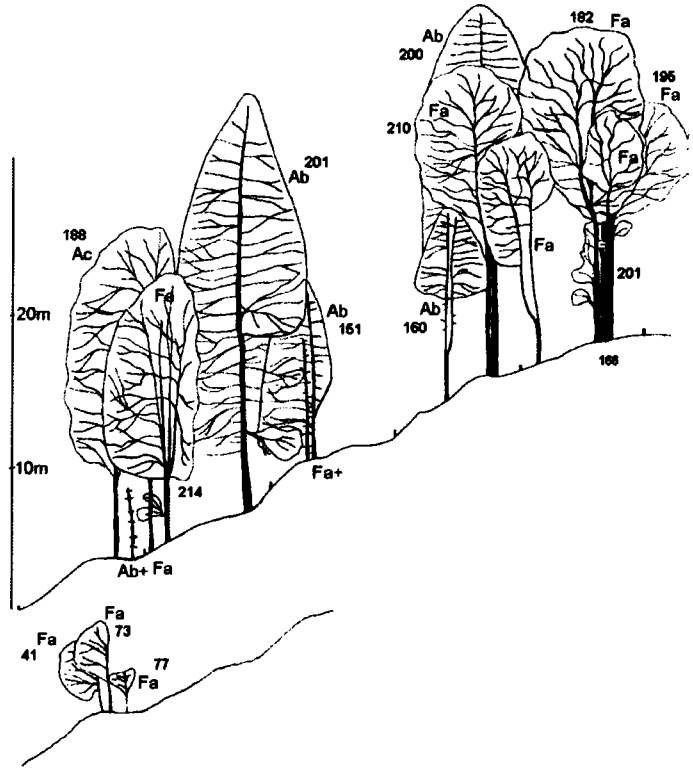
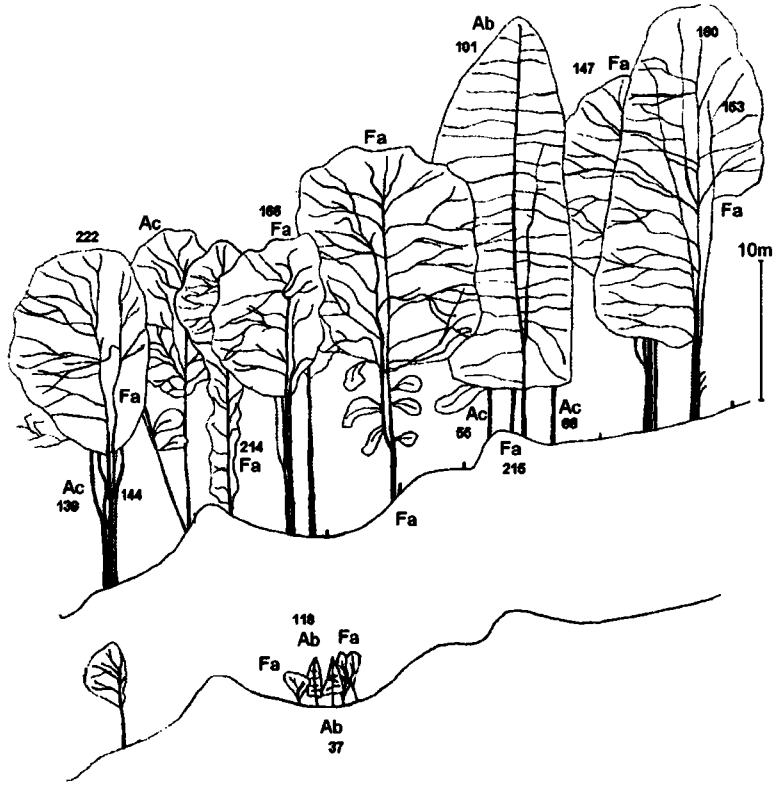


Figure 3b: Examples of vertical profile (10 m x 50 m) in GV (tree species and age are represented for potential trees and trees of the present)
(Fa: *Fagus sylvatica* , Ab: *Abies alba* , Ac: *Acer pseudoplatanus*)



Line 3



Line 6

In both plots, tree height distribution presented a simple, global architecture with foliage concentrated in the canopy: canopy trees (i.e. trees of the present) accounted for 60 % of the registered trees in FM and 68.8 % in GV. In spite of a regular, evenly-spaced distribution of trees of the present, canopy stratification was rather complex, with the imbrication of three main layers: 20-25m, 25-30 m and some emergents between 35 and 40 m. Plot GV had a nearly equal number of trees between 20-25 m and 25-30 m (Fig. 3a), while FM included more trees in the upper canopy (Fig. 3b).

Table 3: Ranges of stem diameter and age for *Fagus sylvatica*, *Abies alba* and *Acer pseudoplatanus* in FM and GV

	FM plot			GV plot		
Potential trees						
< 10 m	n	Range of DBH (cm)	Range of ages (years)	n	Range of DBH (cm)	Range of ages (years)
Fagus sylvatica	6	8 to 11	54 to 102	6	5 to 19	41 to 135
Abies alba	3	11 to 79	30 to 59	2	6	37 to 119
Acer pseudoplatanus	2	5 to 7	21 to 68	1	10	55
10 - 20 m						
Fagus sylvatica	4	13 to 32	35 to 52	5	16 to 32	119 to 160
Abies alba	3	21 to 30	54 to 80	14	14 to 54	149 to 226
Acer pseudoplatanus	1	67	77	1	11	66
Trees of the present						
20 - 30 m						
Fagus sylvatica	13	32 to 76	146 to 193	36	29 to 64	102 to 321
Abies alba	1	45	135	4	48 to 70	107 to 193
Acer pseudoplatanus	5	30 to 73	117 to 162	0		
30 - 40 m						
Fagus sylvatica	18	45 to 83	150 to 281	8	29 to 54	147 to 223
Abies alba	6	57 to 111	132 to 345	2	62 to 64	101 to 200
Acer pseudoplatanus	1	54	154	14	10 to 57	78 to 231

Size-distribution is not related to age-distribution, indicating that shade-tolerant species cohorts can survive for long periods in a suppressed state. Correlations are better for older trees in the upper parts of the canopy, i.e. maximum ages are closer to sizes: 40 m high and 111 cm Dbh for a 345 year-old silver fir, 29 m high and 41 cm Dbh for a 214 year-old beech, 23 m high and 54 cm Dbh for a 231 year-old *Acer pseudoplatanus* (Tab. 3).

Most trees of the present had a rotten heart, particularly the *Acer pseudoplatanus*. However, their foliage and axes were well-developed, without any sign of bark or leaf loss.

Trees can be considered as reaching the stage "of the present" at various ages. In general, potential trees in FM reach the canopy earlier than those in GV: a range of 48-162 years in

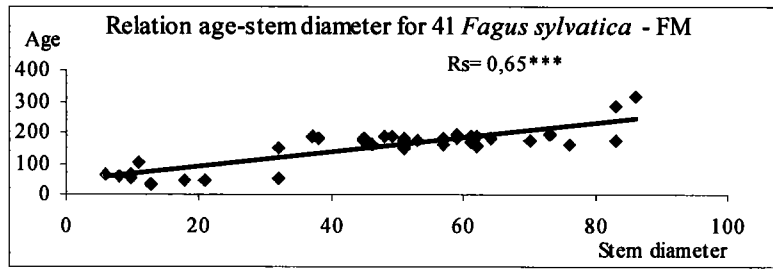
FM compared to a range of 102-223 years (very rare) in GV. Thus, under good light conditions, averages of 2.2 mm growth per year were recorded for three young 45-52 year-old beeches in FM. In this plot, potential trees and trees of the present also had similar growth rates for stem diameter while in GV, trees of the present grew significantly ($p < 0.001$) faster than potential trees (Tab. 4).

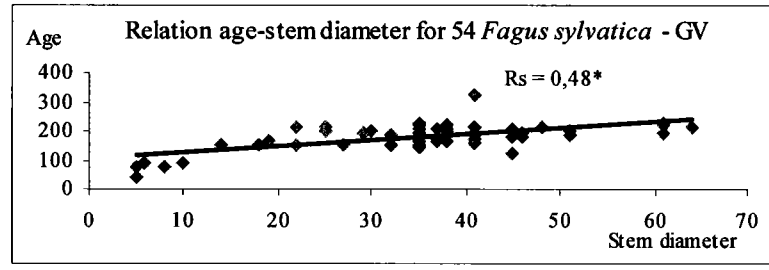
Table 4. Stem diameter growth for *Fagus sylvatica, Abies alba* and *Acer pseudoplatanus* in FM and GV

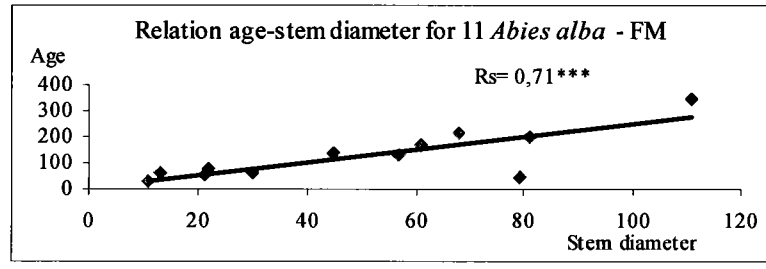
Potential vs present in each plot					
FM	Potential		Present		
	n	Growth rate	n	Growth rate	
Fagus sylvatica	10	1.37	31	1.47	NS
Abies alba	6	1.6	7	1.7	NS
Acer pseudoplatanus	3	1.3	6	1.26	NS
GV	Potential		Present		
	n	Growth rate	n	Growth rate	
Fagus sylvatica	11	0.64	44	0.95	***
Abies alba	16	0.83	6	2.02	***
Acer pseudoplatanus	2	0.59	12	0.96	NS
Potential vs potential per plot					
	FM		GV		
	n	Growth rate	n	Growth rate	
Fagus sylvatica	10	1,37	11	0,64	**
Abies alba	6	1,6	16	0,83	**
Acer pseudoplatanus	3	1,3	2	0,59	NS
Present vs present per plot					
	FM		GV		
	n	Growth rate	n	Growth rate	
Fagus sylvatica	31	1,47	44	0,95	***
Abies alba	7	1,7	6	2,02	NS
Acer pseudoplatanus	6	1,26	12	0,96	NS

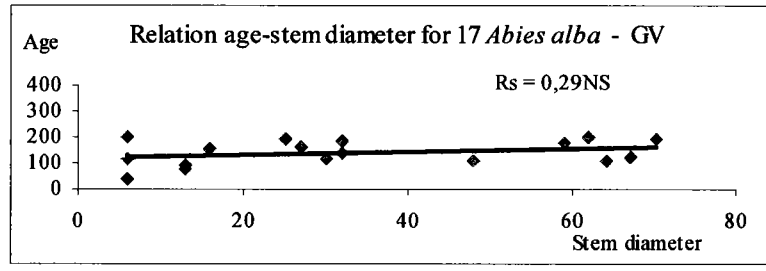
*** $p < 0.001$
** $p < 0.01$
* $p < 0.05$
NS: not significant

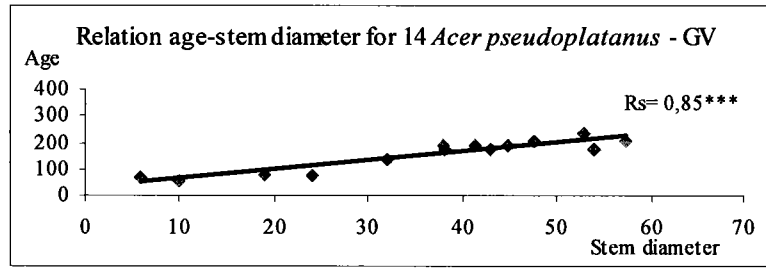
Figure 4: Age-stem diameter distribution for *Fagus sylvatica, Abies alba, Acer pseudoplatanus* in FM and GV











Rs: Spearman correlation coefficient
***: $p<0.001$
**: $p<0.01$
*: $p<0.05$
NS: Not significant

These datas indicate that suppression was more marked in GV, which limits correlations between stem diameter growth and age (Fig. 4). For beech trees, the Spearman correlation coefficient (Rs) is 0.48 while the correlation is above 0.65 in FM. The silver fir presents similar tendencies (Rs= 0.71 in FM, 0.29 in GV). Average growth rates of suppressed beech trees in GV are only 0.3-0.6 mm per year and 0.7 mm for silver fir. This explains why some GV saplings may be rather old: 119 years for a 4.5 m-high silver fir, 135 years for a 7.5m-high beech. One potential beech was still in a suppressed state at 215 year of age.

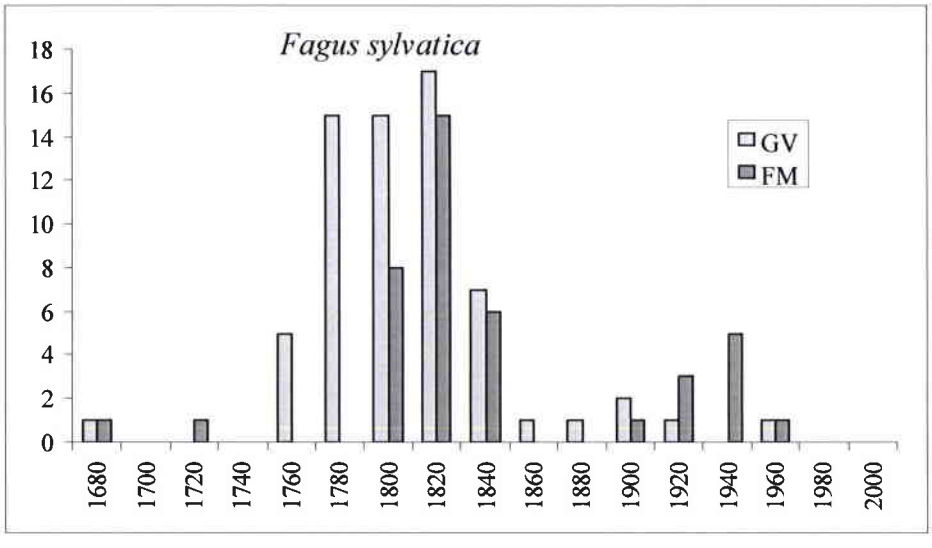
Multi-stemmed beech trees present a broad range of ages (from 20 to 78 years) within one individual. Correlations between stem diameter and age of *Acer pseudoplatanus* trees were significant for GV (0.87). For FM, *Acer pseudoplatanus* trees are too rare to be analyzed.

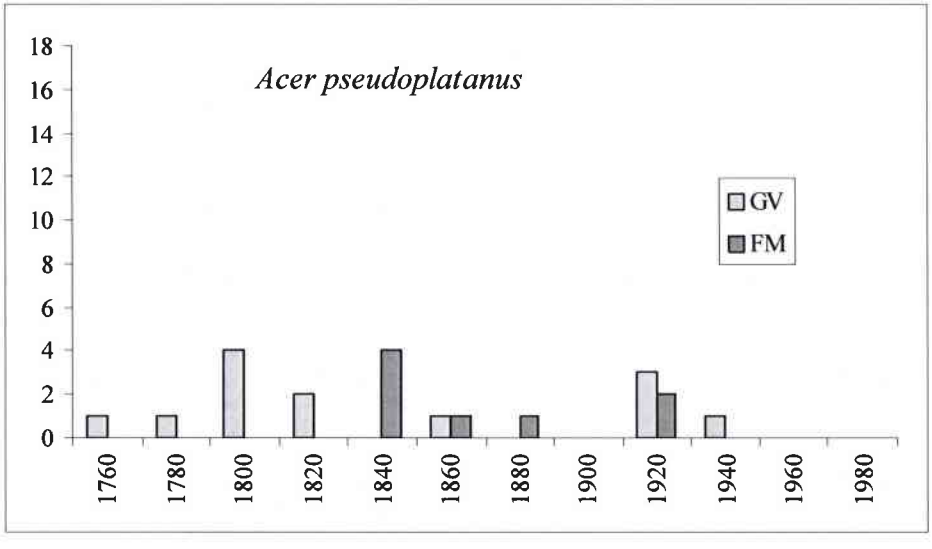
Dead trees

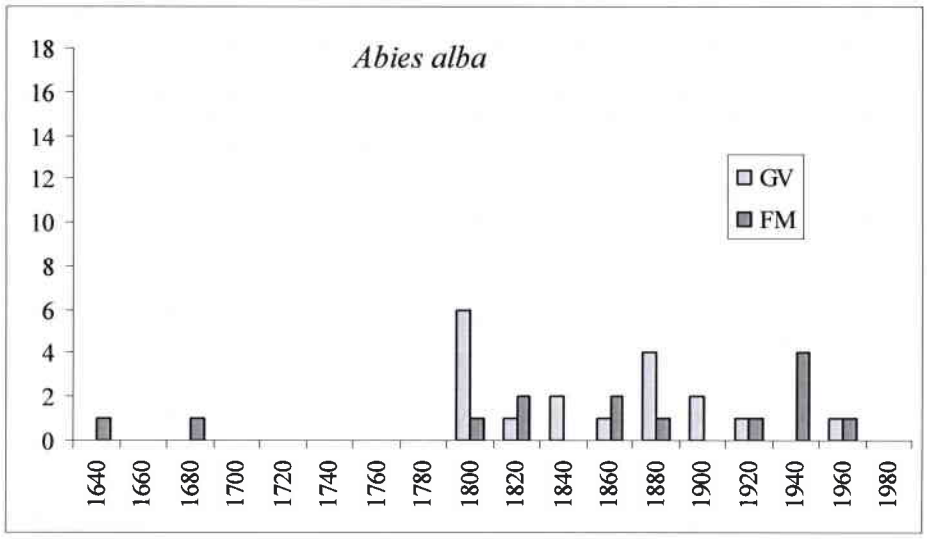
Dead trees (trees of the past) represented 11.2 % and 3.1 % of the total volume of trees in GV and FM, respectively (Tab. 2). Most of them were silver firs. In FM no death was recorded among beech trees. Dead trees generated only very small gaps because they were rarely very large: average stem diameters ranged from 10-80 cm. The three dead silver fir trees analyzed in GV (Dbh of 13, 13.6 and 25 cm) died at 79, 89 and 191 year of age respectively. Two beech trees (Dbh of 25 and 22 cm) died at 145 and 149 years respectively. These trees were either snapped off at different heights (from 2 to 24 m) or uprooted. Dead trees presented different degrees of rot. Standing dead trees had woodpecker holes and were often infected by *Fomes fomentarius.*

Tree establishment

Figure 5: Tree establishment in GV and FM (nb of trees on the core area and ages minima)







Tree distribution by species (*Fagus sylvatica, Abies alba* and *Acer pseudoplatanus*) and age-class (Fig. 5) in FM and GV indicates a pattern of establishment and mortality during the last 350 years. There was a peak in establishment between 1800 and 1840 in FM (a total of 46 trees in 40 years). In GV, the peak occurred 20 years earlier, between 1780 and 1820 (a total of 62 trees). Beech was the colonizing tree in more than 50% of the cases. After 1840, recruitment was continuous but weak (approximately 2-4 trees per 20 year-period exept in 1920-1940 in FM). Before 1780-1800, trees were very sparse (probably most of them have died since that time): two silver firs born respectively in 1640 and 1680, two beech trees born in 1680 and 1720 and one *Acer pseudoplatanus* in 1760.

Figure 6a: Tree age and spatial distribution in FM (50x60m area)

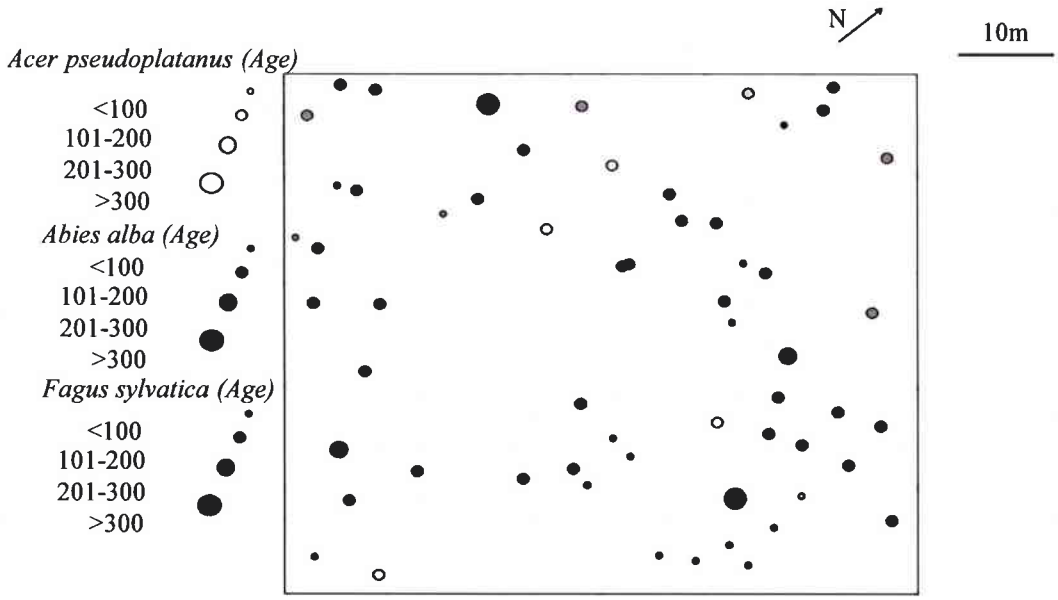
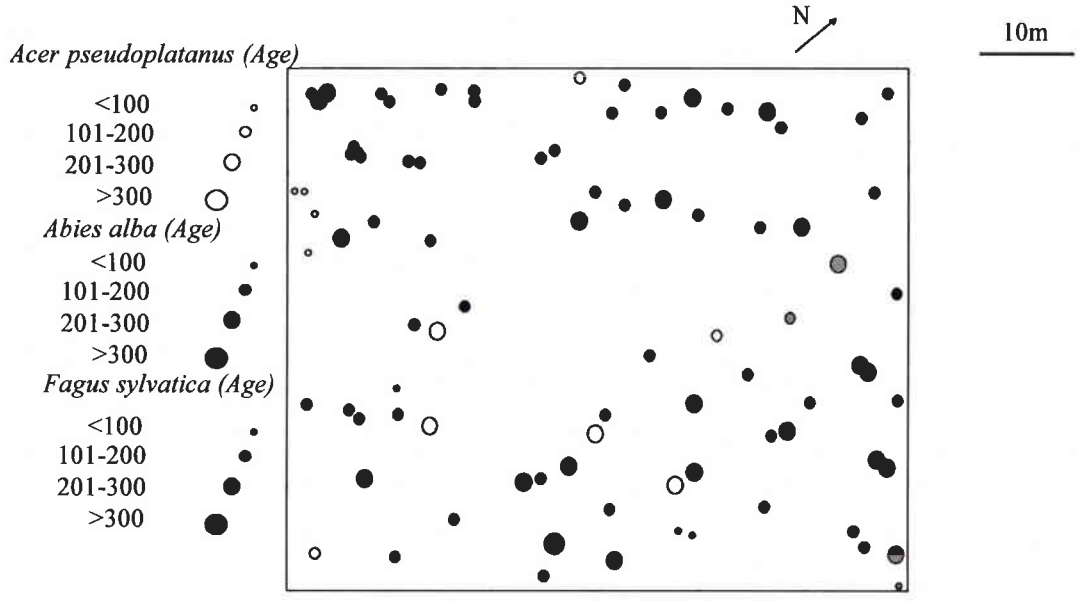


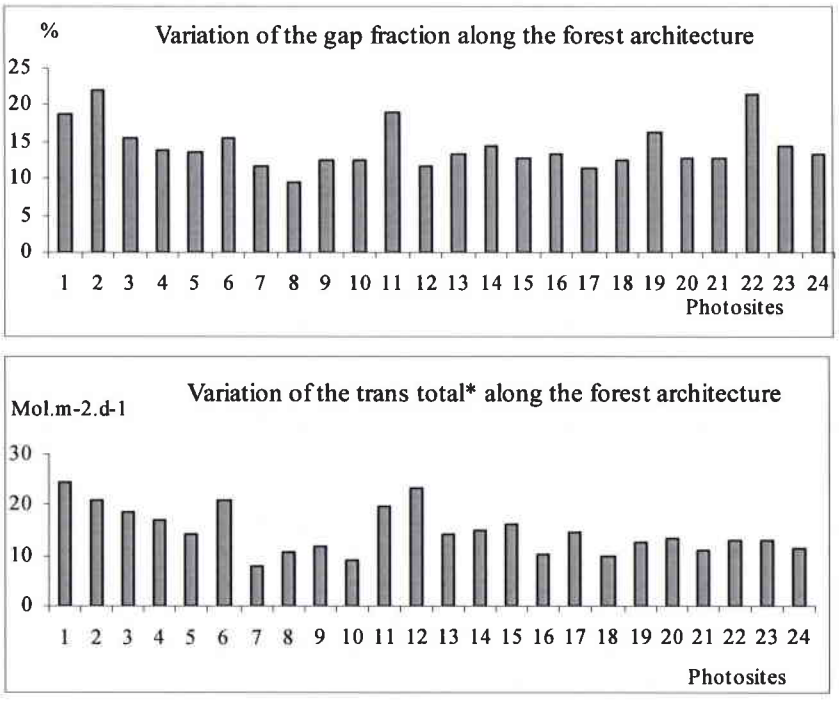
Figure 6b: Tree age and spatial distribution in GV

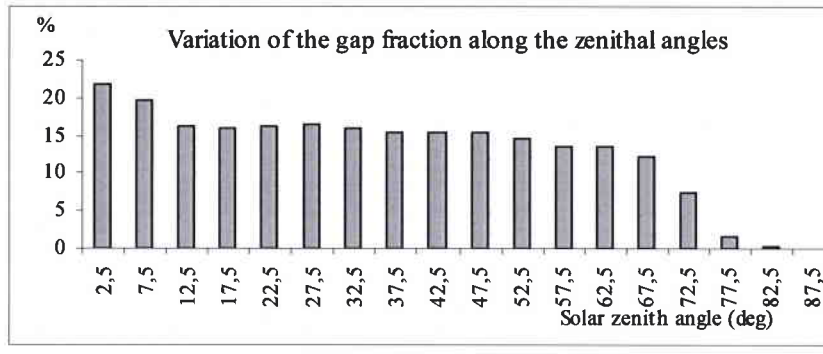


Figures 6a and 6b illustrate age distribution in the two plots. Trees from 100 to 200 years of age were regularly distributed as small groups of similar ages. Trees in the 200-300 year-old category, which had survived stress, pathogens or windstorms, were scattered as relics among these smaller groups. Trees under 100 years of age were clumped around gaps or at the margins of canopy trees.

CANOPY GEOMETRY AND LIGHT PATTERN

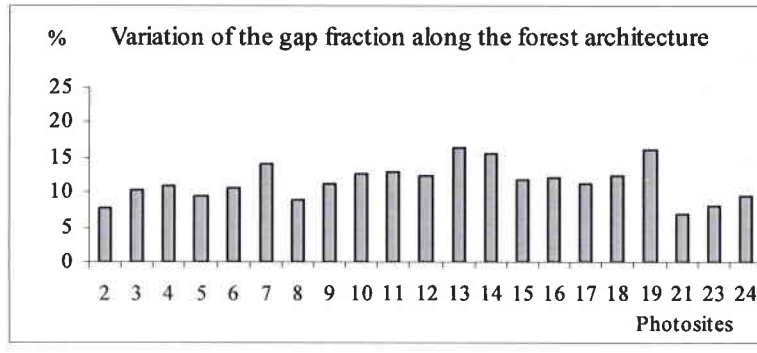
Figure 7a. Variations in canopy geometry and light condition in FM

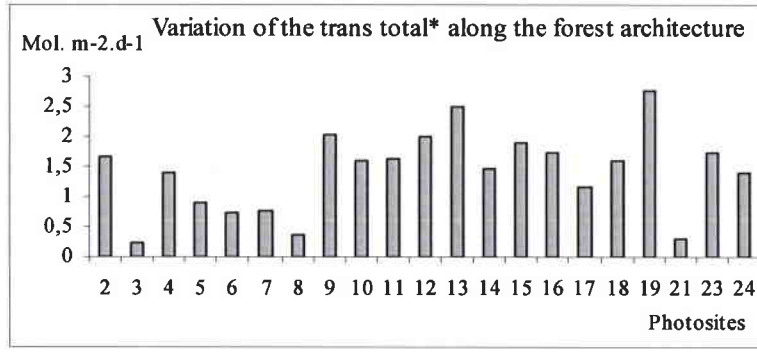


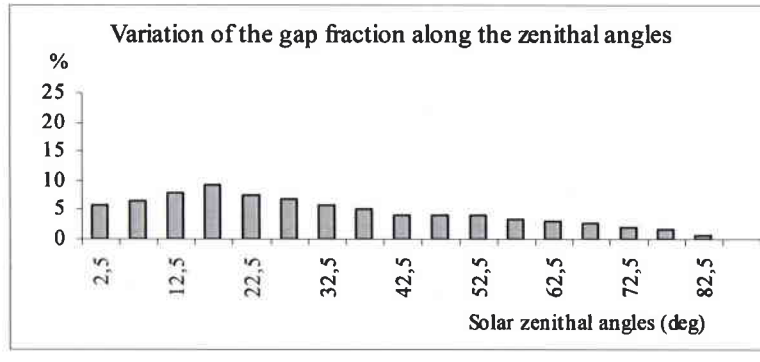


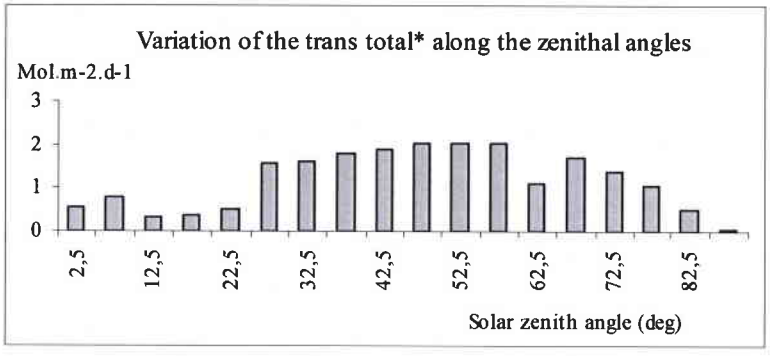
*Trans total is the amount of direct and diffuse solar radiation transmitted by the canopy and topographic mask. Above total mask is the amount of direct and diffuse radiation incident on a surface taking into account the effect of the topographic mask

Figure 7b. Variations in canopy geometry and light condition in GV









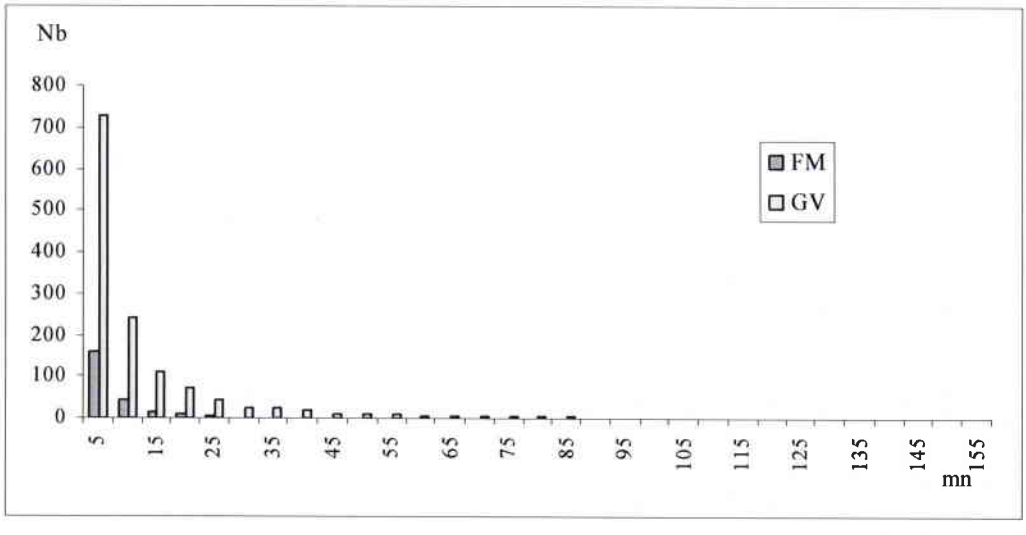
*Trans total is the amount of direct and diffuse solar radiation transmitted by the canopy and topographic mask. Above total mask is the amount of direct and diffuse radiation incident on a surface taking into account the effect of the topographic mask

The two plots presented differences in canopy geometry and light patterns (Fig. 7a, 7b, Tab. 5). Values from FM indicate a more open habitat than that in GV: canopy openness of 14.6 % compared to 11.5 % in GV, percentages of total incident light of 14.5 % compared to 6.7 % in GV. The differences can also be visualized when considering the horizontal variations in the gap fraction and the total incident light (trans total): i) for gap fraction, the highest value in FM reaches 22% compared to 16.5% in GV, ii) for the total incident light, the highest value is 14.5 % compared to 6.7% in GV.

Table 5: Mean and range of values of canopy geometry and of the distribution of light in GV and FM

	n		CO %	LAI m2.m-1	Trans direct mole.m-2.d-1	Trans direct %	Trans diffuse mole.m-2.d-1	Trans diffuse %	Trans total mole.m-2.d-1	Trans total %
GV	21	Mean values	11,5	2,6	0,65	6,1	0,77	7,3	1,42	6,7
		Range of extreme values	7-16,5	1,9-3,8	0,07-1,54	0,67-14,3	0,27-1,65	2,6-15,8	0,36-2,77	1,8-11,8
FM	24	Mean values	14,6	2,5	0,29	14,7	0,89	13,5	1,14	14,5
		Range of extreme values	9,8-22	1,8-3	0,07-0,91	5,3-43,3	0,5-1,84	5,9-28	0,71-1,8	7,7-24,3

Figure 8: Distribution of sun flecks in FM and GV



The sun fleck distribution points to marked differences between FM and GV (Fig. 8). In GV, the distribution is much more patchy, with a high number of small 5-10' sun flecks (970 compared to only 201 in FM) in relation to the higher tree density and more complex forest architecture. There were some very long sun flecks in GV (reaching 155') which were not observed in FM (maximum: 65'). These long sun flecks, that originated from the horizon, occurred in only one photo site near the border of the plot.

Canopy geometry and PAR values vary according to the solar zenith angles. In GV, gap fraction values ranged from 22.5 to 32.5 degrees, while in FM the angles where gap fractions were highest ranged from 2.5 to 22.5 degrees. The zenithal angles where incident light was highest was, in both cases, between 32.5 and 72.5 degrees, corresponding to the slope and the topographic mask.

DISCUSSION

FOREST DYNAMICS NEAR THE TIMBER LINE

The examples given in plots FM and GV indicate that mixed-beech forests are spatially and temporally heterogeneous. Both plots show wide variations in stem density, size-class distribution and age distribution that are ecological traits of woodlands in a nearly natural state.

Despite a higher stem density, the GV site exhibited a lower volume of stem wood than the FM site.

The importance of deadwood and discontinuities in the distribution of saplings and seedlings are also ecological features regularly observed in natural, shady woodlands in Europe and North America (Jones 1945, Lemée 1978, Mayer and Neumann 1981, Peterken 1996, Schnitzler 2002). These stand characteristics, combined with the remarkable resistance of mixed-beech forests in the FM and GV reserves (as compared to trees in the surrounding managed forest stands) to the historical december 1999 storm (Schwoehrer personal observation) indicate that forest stands in the two reserves have retained a relatively high degree of "naturalness" (for a detailed discussion of the word "naturalness", see Peterken 1996). This finding is of interest for the interpretation of forest dynamics.

The mechanism of gap formation and development is linked to the scale of disturbance events and biotic processes (pathogens, predation, mast years). In the two reserves, mixed-beech forests near the timber-line included chronic, small-scale gap creation associated with

the death of single, large trees or small groups of trees. The causes of death among relatively young trees were unknown, but no doubt multiple and thought to have resulted from either natural causes (windbreaks, pathogens, stem exclusion, severe drought) or anthropogenic influences (logging, air pollution).

Natural and anthropogenic causes can also have a combined effect. Significant impacts were felt from the severe growth declines of silver fir in 1917-1923, 1943-1951 and 1976-1983 due to a combination of reduced rainfall (particularly in 1976) and increased air pollution (Becker 1985, 1989, Ulrich and Williot 1994). The air pollution is worst on the eastern slopes of the Upper Vosges near the timber line, coming from Eastern Europe (Becker 1985). These events explain the large numbers of dead silver firs in the two plots. Fir decline may be due to direct acid deposition on leaves, as well as acidification processes and nutrient deficiencies in soils with low buffering capacity. In GV and FM stands, however, soils derive from biotitic granite rock, the weathering of which is supposed to partially compensate for Ca and Mg losses. In both plots, soils should thus be less sensitive to acidification than in other parts of the Vosges mountains, like those with base-poor sandstone and acid granite catchments.

Some small-scale gaps have probably expanded and coalesced in the past, thus explaining the succession of trees close in age. But there is also evidence of large-scale disturbance events during the period from 1780 to 1840 which might be of anthropogenic origin: there is historical evidence of frequent logging in forests just below summit pastures at the beginning of the 19th century (Garnier 1994, 1998)

The deep shade cast by the beech and silver fir canopy explains why potential trees and regeneration are largely confined to gap margins. The tendency for regeneration and ground flora to form ellipsoid patches below canopy trees is typical of forest stands growing on very steep slopes into which sun flecks penetrate obliquely through foliage, thus displaying a multitude of sun flecks far from the gap (Pierrel 2001).

Steep slopes play a role in the mutual influences seen between the light regime in understoreys and the canopy architecture. The steeper the slope, the shallower the soil and the lower the stem density (also related to altitude), the higher the canopy openness and penetration of incident light. In the Guebwiller mixed-beech forest canopy, openness averages 9.7 % and only 2 - 15.7 % of the total incident light is transmitted within the plot (Pierrel 2001). Light values are more important in GV and still more in FM. In the latter, the proximity of a permanent gap further increases the lateral penetration of incident light. This explains why seedling densities are higher in FM and *Acer pseudoplatanus* can regenerate

more easily there than in GV. Presence of that specie in FM have a retroactively impact and directly influences light arrival in the underlayer. A lot of *Acer pseudoplatanus* seeds is probably coming from outside, and thus *Acer pseudoplatanus* is probably invading the woodlands plots.

Better light conditions also explain why potential trees and trees of the present have similar growth rates in FM: potential trees reach the canopy in 100 years, and their growth continues thereafter in the canopy at the same rhythm. In GV many potential trees have grown in shade, and growth rates are lower: the duration of the potential state lasts 200 years or more. When potential trees arrive at full light, stem growth increases with the development of axes and foliage. Beech trees of the present however, grow less rapidly in GV than in FM which suggests less favorable growth conditions, probably due to the higher altitude.

The present-day, large range of ages and sizes recorded between trees of the present in both plots can be interpreted as differences in growth patterns during tree development: (i.e. alternating suppressed and released-growing periods). Such growth processes have been recorded in all forests composed of shade trees (Lemée 1978, Koop and Hilgen 1987, Peters 1992, Korpel 1995, Peterken 1996).

Acer pseudoplatanus presents a different strategy based on its rather low tolerance for shade. Young *Acer pseudoplatanus* trees are numerous in open, rocky areas or at margins, where there is no suppression phase.

Harsher conditions near the summits (for example, only 3 months of year at 900-1000m) explain why canopy trees are smaller than in forests at lower altitudes: only 40 m high for 300 year-old silver firs near the crests as compared to 52 - 55 m for 180 year-old silver firs in the Guebwiller natural reserve (Renaud *et al.* 2000). In managed stands in the Vosges, some beech trees have been known to reach 42 m in 120 years (a 2-3 mm annual growth rate between ages 20 -70 according to Seynave 1999) compared to only 29 m in height for a 214 year-old beech in plots of similar density. In the virgin forest of Dobroc (720-1000 m altitude, granite), Slovakia, there are 45-meter beeches that are 230 years old (Korpel 1995).

Multi-stemmed beech shape is a particularity of forests growing near the timber line. Such architecture only occurs under conditions of stress (Carbiener 1966, Peters 1992, Closset and Schnitzler 2000a, 2000b). These trees are not lower in stature than single-stemmed trunks as suggested by Givnish (1984), but they are more slender than single tree trunk of similar age. Actually, competition between genetically identical trees has an impact of the lower volume of stem wood.

They form large, very stable individuals in the canopy because a multi-stemmed growth form ensures better mechanical stability for the tree (Closset and Schnitzler 2000b), thus improving resistance to windthrow. Multi-stemmed individuals form clusters of genetically similar stems, with the potential for separate existence. This explains why stems may have different sizes and growth rates as related to age and social state.

At the present stage in the evolution of the two plots, old trees are very rare. The three trees which are more than 300 years-old discovered in the plots are the only ones recorded in the upper Vosges to date, but clearly more studies could be done on this subject. The absence of very old trees differentiates forests of the Upper Vosges from other virgin mixed-beech forests in Europe where there are silver fir trees more than 400 years old, and many more beech trees above the age of 350 (Mayer and Neumann 1981, Korpel 1995, Cenusa 2001, Schnitzler 2002).

Given the present day composition of potential tree, we can predict that beech will dominate the canopy.

OBJECTIVES AND PRIORITIES OF WOODLAND NATURE CONSERVATION IN THE UPPER VOSGES

Forest stands in the two reserves represent lesser-managed stands in the Upper Vosges, but human impacts have nonetheless been multiple, and often irreversible. Remnants of more natural forest stands are located near the summits and on steeper slopes, an inaccessibility which limits the data needed for a comprehensive analysis of forest dynamics. The present-day surface of strictly protected forests is also too small and too intermixed with managed forests and open landscapes to serve as reference points for management principles, because they are not representative enough of a completely pristine landscape. Given their rarity in Western Europe, these small areas must however be regarded as of utmost importance as a class of woodlands for nature conservation, research and education. A worthy objective of long-term conservation efforts would be to re-create more substantial examples of missing types of mixed-beech forests in the upper Vosges, and in the meantime, to leave unmanaged the remaining forests located in natural reserves.

Aknoledgment

The authors gratefully acknowledge the Parc Naturel Regional des Ballons des Vosges for financial support through the study project from C. Schwoehrer.

They are also much indebted to J.L. Dupouey for his invaluable assistance in dendrology and the logistical support of his laboratory (INRA Champenoux). The authors also wish to express their gratitude to Y. Despert, L. Domergue, C. Kieffer and P. Behr who have contributed to core and data sampling.

III. Etude de la banque de graines et des ouvertures de la canopée

Les résultats obtenus dans les deux core areas soulignent l'hétérogénéité spatio-temporelle de l'architecture forestière dans certaines portions forestières des Hautes Vosges. La large palette de diamètres et de hauteurs, la distribution des âges et des espèces attestent de l'évolution spontanée de ces forêts, l'importance du bois mort sur pied et au sol, de l'absence de prélèvement de bois.

Le rôle de l'homme n'est cependant pas négligeable dans l'évolution temporelle des deux core areas. Ces forêts ont été plus ou moins perturbées par les activités humaines (pratiques de déforestation par les habitants au 18ème siècle)(Garnier 1998).
L'Homme présente encore actuellement, un impact très fort sur ces deux réserves, notamment par l'afflux important des touristes, qui multiplient les chemins de randonnées (212 personnes par heure sont recensées sur le sommet du Hohneck en période estivale) (Bonne 2001).
Cette pression touristique perturbe les propagations et germinations de graines (piétinement) et favorise les ouvertures artificielles.

Cet impact semble cependant être moins marqué sur le site de Ventron comme en témoignent les aménagements forestiers (consultation personnelle) et la moindre distribution des sentiers de randonnées.
Cette naturalité se traduit également par la résistance de la forêt à la tempête Lothar et l'absence de chablis à cette altitude malgré des vents violents de la crête. La communauté forestière semble être stable et donc bien adaptée aux conditions environnementales.
Il nous a donc semblé intéressant d'étudier de manière plus précise, l'intégrité écologique du site de Ventron.

L'étude de la banque de graines constitue un outil approprié à l'étude de cette stabilité: plus le peuplement est en équilibre avec le milieu (c'est-à-dire qu'il n'a pas subi de perturbations majeures d'origine humaine), plus la composition de sa banque de graines se rapproche de celle des arbres porte-graines et de la végétation herbacée actuelle.
Il s'agit donc d'étudier: i) la composition de la banque de graines, ii) d'observer les différences entre la végétation *in situ* et les espèces de la banque de graines.

SOIL SEED BANK, VEGETATION AND ANTHROPIC GAP DYNAMICS IN A MIXED BEECH-SILVER FIR FOREST IN THE VOSGES

D.CLOSSET-KOPP, A. SCHNITZLER and D. ARAN
University of Metz, LBFE Laboratory.

SUMMARY

Degree and consequences of historical natural and human forest disturbances are still poorly understood. Consequently we try to assess the role of environmental attributes, past forest gap dynamics and their interaction with the seed bank structuring in a beech-fir forest in France.

Study was carried on the forest reserve of the massif du Grand Ventron, that has been allowed to evolve without human intervention since 1989. The forest had been regularly cut down during the 19th century, followed by extensive management during the major part of the 20th century. Inside the reserve, a 3000 m² long-term monitoring plot was established at the level of beech-silver fir forests (1000 m).

The seed bank had a density of 1183 seeds.m-² and counted 22 species. Seed bank is mainly composed by wind-dispersed and light-demanding species. Theses species have been favored by human trees saplings according the tree ring analyze. Actually, dendrological studies attempted gaps occurred in 1791, 1802, 1814, 182,9 1843, 1858, 1877 and 1980.

Our study provided 1) information on the persistence of light-demanding seeds, arising from heath-grasslands in the soil. In fact, our study confirmed that some light-demanding seeds can live up to 200 years, 2) evidence of a poor correspondence between species present in the flora and in the seed bank, bound to the past forest management. Consequently the combination of seed-bank analysis and dendrological datas can be used to identify the degree of naturalness reached in recent natural reserves, and to determine if they can be used as reference points for scientific studies on second-growth forests.

Key-words: Seed, seed-bank, aboveground vegetation, dendrology, natural forest

INTRODUCTION

In ancient forest dominated by shade tolerant tree species, regeneration is widely confined to gaps (Connel and Slatyer 1977, Peterken 1996). Its composition and timing depend on gap size, the coincidence between gap formation and mast years, the composition of the seed rain, and the importance of local factors such as radiations, pH, nitrate rate, root interactions, allelopathic substances, and seed predation (Tubbs 1973, Fox 1977, Woods 1979, Nilson 1985, Grime 1989, Ashtom and Harris 1998, Yoshida and Ohsawa 1999, Bustamante and Simonetti 2000, Ammer *et al.* 2002, Kollman and Buschor 2002). When gaps are small, seedlings are essentially disseminated from the native species and the advanced regeneration, with a relatively poor contribution from the exogenous seeds transported by the seed rain (Hopkins and Graham 1984). In fact, forest canopy filtrated seed rain and light arrival permitting seed germination wasn't sufficient. In large gaps, the contribution of the seed rain increases (Moles and Drake 1999) providing opportunities for light-demanding seeds coming from open spaces (wasteland, pasture...). Germination is enhanced by deep soil changes, resulting in more suitable soil conditions: disappearance of the thick litter, high radiations, increase in pH and nitrates (Peterken 1996, Honnay *et al.* 2002).

Seeds have different development strategies. They may germinate short time after seed dispersion on the forest soil because they weren't subject to seed senescence (*transient seed bank*). Most shade-tolerant, heavy seeds issued from canopy trees by barochory or zoochory form the elements of the transient seed bank for two main reasons: i) because of their volume, they are unable to insert deeply in the soil, ii) because of their intrinsic properties like richness in sugar, proteins or lipids, or their vulnerability to predation or to pathogens (Grime 1989, Bekker *et al.* 1998). In undisturbed forests regenerating by small gaps, the seed bank is thus poor in seeds and very close to the composition of the recruits and the vegetation of the different strata (Hermy *et al.* 1999, Honnay *et al.* 2002).

After canopy opening, light-demanding seeds appeared and germinated on the forest floor, they are the result of an increasing seed rain from outside the gap, and from the increased population growth and subsequent seed production of species in the gap which might be present in the soil as seeds long before the gap was established. Exogenous seeds were also integrated in the soil from the large gaps. New generation of seeds may also germinate rapidly if local conditions are optimal. After canopy closure, most of them, subject to seed senescence, become dormant and insert more or less deeply in the soil, in function of their weight and the date of arrival (the lighter the seeds, the longer the period of insertion, the

deeper the insertion and the oldest seeds were deeper found in the soil) (Thompson *et al.* 1997, Bekker *et al.* 1998). Such seeds form the *persistent seed bank.* Their accumulation in deep soil layers, sometimes for decades or centuries if the canopy remains close, may be considered as the memories of important events that happened in the past. When forests are regularly disturbed by man and fragmented among open spaces of anthropogenic origin (local wood cutting comparable to natural gaps with no agricultural practices) the seed density of the persistent seed is high in all soil horizons. If human disturbances decrease in intensity and frequency (this may be the case after strict protections), the persistent seed bank slowly decreases, for finally becoming very close to the vegetation *in situ.* Characteristics of the seed bank in woodlands would consequently help to diagnose their level of naturalness (Bossuyt *et al.* 2002, Honnay *et al.* 1998) i.e. "the vegetation owes its features strictly to natural factors alone, and not to the actions of people" (Peterken 1996).

These aspects have been studied in the Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges (East of France), which includes some interesting strictly protected mountain forests (Schwoehrer and Despert 1999). Forests of the natural reserve of the "Massif du Grand Ventron" are mainly composed by two shade tolerant species, *Fagus sylvatica* and *Abies alba.* Beech-silver fir forest corresponds to the climacic formation between 800 and 1100m. The strict protection is relatively recent (1989). The influence on man is double: i) extensive cuttings in the past, particularly at the beginning of the 19th century (Garnier 1994, 1998, Closset-Kopp and Schnitzler 2004a), and ii) the proximity of pastures, which are sources of light demanding seeds through the seed rain.

The main objective of the study was i) to compare the composition of the different vegetation compartment ii) to assess the effect of environmental parameters and land management on them, iii) to evaluate the degree of naturalness of the supposed highly natural stands of the reserve.

For these purposes, two aspects have been inspected: i) a comparison of density and species composition between the seed bank and the vegetation in a mature beech-silver fir forest plot, ii) the spatial seed-bank pattern to be linked with the environmental conditions of the present (present-day canopy architecture, radiations, soil characteristics) and of the past (gap dynamics over the last two centuries with the help of dendrological studies). The study follows previous research looking at several aspects of the structure, composition, architecture, and history reconstruction of the beech-silver fir forests of the Massif du Grand Ventron (Closset-Kopp and Schnitzler 2004a, Closset-Kopp *et al.* accepted).

MATERIAL AND METHODS

DESCRIPTION OF THE STUDY SITE

The study was carried out in woodlands of the Parc Naturel Régional des Vosges (East of France), in the natural reserve of the Grand Ventron, in summer 2002. The climate of the Vosges is suboceanic with continental tendencies (annual rainfall of 2 m and a annual temperature of 8.5°C). Climate also presented certain polar characters i.e. snow usually covers the ground from November to May. Such harsh conditions (with regard to the latitude) explain the fact that the vegetation period is short (5 months at the sub-mountain level and 3 months only on the mountain ridge). The vegetation of the Vosges summit experiences the alpine climate more than it would be expected from the altitude, which explains why the natural tree timber line is relatively low (1100-1200 m according to Carbiener (1966).

Between 800 and 1100 meters, forests are mainly composed of *Fagus sylvatica* and *Abies alba.* The natural vegetation belongs to the *Luzulo-Fagetum* (Ellenberg 1988, Oberdorfer 1982, 1992). Heath-grasslands form a continuous ecosystem on the summits, between 1200 and 1400 m. Most of them are from anthropogenic origin. Most of them slowly evolve towards beech forests since 1945.

In the Grand Ventron natural reserve, in which the study was carried out, some forest stands display old-growth characteristics, namely high tree maturity, presence of all diameter, height, age wood classes (Gilg 1997, Schwoehrer and Despert 1999a), high stability (the forests have resisted to the big storms of 1987 and 1999). A few trees are older than 300 years (Closset-Kopp and Schnitzler 2004b).

Stand coordinates of the study site, covering 3000 m^2 (50 x 60 m) were referenced by means of a global positioning system (GPS) (48°27'N and 6°65'E) at an altitude of 1025 meters. The study area was divided in 30 subquadrats of 10 x 10 meters. The bedrock is the granite (Mansuy 1992), and the slope has a steep inclination of 30 to 65 degrees and the area has a S-E exposition.

TARGET COMMUNITY AND VEGETATION DESCRIPTION

Ground vegetation of the study area was surveyed in June 2002. Abundance dominance coefficient using the Braun-Blanquet scale (Braun-Blanquet 1964) was assigned to each species of the vegetation cover at each subquadrat (10x10 m).

SOIL SEED BANK SAMPLING

The seed-bank was sampled in September 2002. At each 10 x 10 m subplot, 4 replicates were taken with an 8 cm diameter drill. Each sample was collected at three depths: litter, 0-5 cm and 5-10 cm, taking the precaution not to contaminate deeper soil layers with seeds from higher up in profile. Samples were subsequently stored 2 months at 4°C until they were analysed further. The sample was treated according to the seed bank sampling method from Ter Heert *et al.* (1996). Seeds were concentrated by washing the soil over a fine sieve (mesh width 0.212 mm) before being spread out in a very thin layer (less than 3 mm) on trays filled with sterile soil that had been kept in an oven maintained at 70° for 48 hours. The trays were then placed in a greenhouse at the University of Metz while being exposed to 16 hours of daylight watered once daily at a temperature of 20-30°C. Control trays with only sterilized soil were set alongside the experiment to detect contamination by wind-dispersed seeds. Seedlings were counted and recorded as soon they could be identified. The germination trays were monitored until no germination occurred. Seedling densities were calculated by square meter of sampled soil. *Taraxacum* and *Juncus* not identified to species were lumped as *Taraxacum* sp. and *Juncus* sp.

SEED BANK, VEGETATION and ANCIENT FOREST PLANT SPECIES

Ancient forest plant species were defined by studies of Honnay *et al.* (1998) and Bossuyt and Hermy (2001). Consequently, an evaluation for nature conservation of the Grand Ventron forest made on the basis of the defined forest could be assessed.

SOIL ANALYSES

Soil sampling was described in previous studies (Closset-Kopp and Schnitzler 2004a, Closset-Kopp *et al.* accepted). Only data bound to this study were developed here.

All samples were air-dried, passed through a 2-mm sieve and then analysed for chemical characteristics (analysis performed by INRA Laboratory for Soil Analysis, Arras, France): residual moisture content at 105°C, and exchangeable cations (based on cobaltihexamine method) (Orsini and Remy 1976). Calculations were performed for cation exchange capacity (CEC: sum of exchangeable cations) and pH.

LIGHT DISTRIBUTION

The simultaneous treatment of the canopy geometry and the distribution of incident light (PAR, understood as QPAR, quantum irradiance, expressed in mol.m-2.d-1) (Varlet-Granchet *et al.*1989) were collected using hemispherical canopy photographies. For each subplot, a set of canopy photographs was taken at 50 cm above the ground, in overcast conditions.
The camera was equipped with a fish-eye lens and a view angle of 180°, carefully levelled and oriented for true North. The raw data from each photograph consisted of a matrix with 18 intervals of 5° zenith angles and 24 sectors of 15° azimuth angles which contained the gap fraction. All values were corrected for latitude, slope, orientation and topographic mask in the GLA model (Frazer 1999).

DENDROLOGICAL ANALYSES

The influence of past events of forest architecture was analyzed through dendrological analysis. Cores were extracted from each tree of the study area. Trees were bored to the pith with a 5 mm Pressler borer at breast height (1.3m). Ring widths were measured with a binocular microscope fitted to a digitizing tablet and computer. Measurements were made in the INRA laboratory of Champenoux. Rings were then crossdated using signature years (Fritts 1976) to find missing rings and to avoid measurement errors.

In order to help identify past disturbances that affected the canopy, we examined the ring pattern of all individuals for evidence of release which was defined as an abrupt doubling of ring width sustained for a period of at least 3 years, because canopy cover closed rapidly in that forest (Closset-Kopp and Schnitzler 2004b). Trees presenting growth increment on same ring (defined by a year of formation), localized in the same area, were considered as being adjacent to the same past gap. It was consequently able to localize the formation of past gaps.

DATA ANALYSIS AND STATISTICS

We analyzed two different aspects of the seed bank: i) species composition and ii) properties characterizing the seed bank as a whole and according to depth. We calculated species richness, seed density and the proportion of taxa defined by life form status, as alien or native and potential way of dispersal.

In order to compare the seed bank and the aboveground vegetation, we conducted paired U-Mann Withney-tests using Statistica software. Shannon diversity index (1949) (H'= - sum (pi)(ln(p)i) where pi is the relative cover value, values '+' to '5' (Braun-Blanquet scale) transformed into '1' to '6', and equitability (H'/H'max; H'max = ln (n) where n is the number of species) were also calculated for the above ground vegetation, and in case of the seed bank, the diversity index (H', H'max) was calculated using the relative abundance of each species. Similarities between the *in situ* vegetation and the seed bank were expressed with the Sørensen (1948) index: S=2c/(a+b+2c), where a is the number of species present only in the seed bank, b the number of species only in the above ground vegetation, and c the number of species present on both samples. Values of Sørensen index range between 0, for no species shared in common, and 1, for complete concurrence.

ECOLOGICAL FACTORS

The following ecological factors were analyzed in relation to species distribution in the soil. For all 10x10m subplot we referenced the rock coverage, the soil characteristics (nitrogen and carbon concentrations, cation exchange capacity, pH, soil moisture), the light values, the vegetation abundance and the number of seeds in the soil.

Soils were only analyzed on 9 heterogeneous places. Subplots presenting same characteristics (slope, rock depth) were consequently grouped.

A non-parametric correlation coefficient (Spearman correlation coefficient) was calculated for each data arranged in pairs. Only significant coefficients ($p<0.05$) were cited and explained in this study.

RESULTS

COMPOSITION OF THE ABOVE-GROUND VEGETATION

Herbs and forbs covered nearly 40% of the forest floor, whereas 15 herbaceous and woody species were recorded in the vegetation (Tab. 1). The following species were very abundant: *Vaccinium myrtillus* (present in 90% subplots), *Luzula luzuloides* (80% of the subplots), *Oxallis acetosella* (57%), *Prenanthes purpurea* and *Deschampsia flexuosa* (53%). The species with highest cover (cover percentage between 25-50%) were *Luzula luzuloides* and *Vaccinium myrtillus* (Tab. 1).

Table 1: Species abundance dominance coefficient (Braun-Blanquet) of the 10x10 subplots ix

Species / subplots	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Picea abies														+			+			+	+		+	+					+	
Abies alba	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+
Fagus sylvatica	+	+	1	1	+	+	+	+	1	1	+	1	1	1	2	2	+	+	+	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1
Acer pseudoplatanus	+	+	1	+	+	+	1	+	+	+		1	1	+	+	+	+		+		+	+	1	1	2	1	+	+	+	+
Sorbus aucuparia												+	+	+						+			+		+					
Vaccinium myrtillus			2	2	+	1	1	+		1	1	2	3	+	2	+	2	+	2	2	+		3	3	2	2	1	+	5	3
Poa trivialis	1										1	2	2								+			2				1		
Deschampsia flexuosa	1	2		+	+	1	+	1				+	+			1	1		2	2	1								2	+
Festuca sylvatica	2	2	+	+						1	1				2	2						2								
Luzula luzuloides		1	2	2	+		2	2	1	1		2			2		1	1	2	2	3	2	2	2	1	2	2	3	2	2
Carex pilulifera													1																	
Prenanthes purpurea			+	1						+			1		1		+	+	1			+	+	+	+	1	+	1	1	
Galium odoratum						+																								
Solidago virgaurea													1	+										1						
Oxalis acetosella	1	1			+				1	2	1	+	+	1		1	1	+					1	+	1	2		1		
Polygonatum verticillatum													1								1				+			+		
Anemone nemorosa										+				+	1	+						+		+						
Digitalis purpurea																	+			+	+	+								
Polytrichum commune													1																	

COMPOSITION AND FEATURES OF THE SEED BANK

Composition of the soil seed bank

A total of 710 seedlings emerged, representing 19 generas and 22 species. Total seed density on the whole study area was 1183 seeds. m^{-2} (Tab. 2).

Table 2: Seed bank composition Appendix

Species	Seeds	Litter	0-5 cm	5-10 cm
Betula pubescens	4	1	2	1
Acer pseudoplatanus	3	2	1	0
Fagus sylvatica	7	7	0	0
Sambucus racemosa	3	0	1	2
Calluna vulgaris	6	3	1	2
Poa trivialis	2	0	1	1
Deschampsia flexuosa	5	5	0	0
Deschampsia caespitosa	2	0	2	0
Festuca altissima	2	2	0	0
Luzula luzuloides	190	7	58	125
Anthoxantum odoratum	4	3	1	0
Carex pilulifera.	50	0	12	38
Juncus sp.	112	1	37	74
Digitalis purpurea	267	1	108	157
Rubus fruticosus	27	0	8	19
Lysimachia nummularia	12	0	3	9
Silene dioica	1	0	0	1

Epilobium obscurum	5	1	3	1
Epilobium hirsutum	1	0	0	1
Taraxacum sp.	1	0	1	0
Veronica montana	5	0	0	5
Trifolium sp	1	0	1	0

The germination of the seeds started 15 days after the beginning of the test and finished 152 days later. Once seedling was identified, we took them out of the trays. No seedling dead unidentified.

The seed bank was dominated by herbaceous, light-demanding species (Tab. 2) representing 97.6% of the total emergent plants: *Digitalis purpurea* (37.6% of the emergent plants corresponding to 267 seedlings), *Luzula luzuloides* (26.76%-190 seeds), *Juncus* sp. (15.77%-112 seeds) and *Carex pilulifera.* (7.04%-50 seeds). Some other species were only present with one or two seedlings such as *Poa trivialis*, *Silene dioica*, *Epilobium hirsutum* or *Taraxacum* sp.

Only 4 tree and shrub species were registered in 12 trays: *Sambucus nigra, Fagus sylvatica, Betula pubescens, Acer pseudoplatanus.* They represented a total of 17 seedlings, and all belong to the *Luzulo-Fagetum.*

Depth and seed weight distribution

Total seed density was higher in the 5-10 cm layer than in the 0-5cm layer: a total of 35 individuals emerged from the litter, 239 from the 0-5 cm soil depth fraction and 436 from the 5-10 cm fraction (Tab.2). Paired U tests showed significant differences between the litter seed number and the first 5 cm ($p<0.05$) and differences between 0-5cm and 5-10 cm ($p<0.001$). The Shannon and the regularity indexes (Tab. 3) gave both evidence of a pronounced unbalance of the individual repartition in the seed bank. In fact, *Juncus* sp. seeds occurred twice more frequently in the 5-10 cm layer, *Luzula luzuloides* 2.6 times more, *Digitalis purpurea* 1.5 times, *Rubus fruticosus* 2 times, and *Carex pilulifera.* 3.2 times as important as seeds in the 0-5cm depth.

Table 3: Equitability, species richness and diversity index of seed bank and vegetation

	Seed bank	Vegetation
Species richness	22	19
H'	1.765	2.523
H'/H'max	0.571	0.842

Most light seeds were found in the deeper soil layers with an increasing number of seeds in the 5-10 cm (Tab. 4). As expected, the number of heavy seeds (> 10 mg) was less important (index 6) and was found on litter layer. They correspond to *Fagus sylvatica* and *Acer pseudoplatanus* species.

Table 4: Seed weight distribution

Seed weight	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**Undef.**
Litter	8	8	8	0	2	9	0
0-5 cm	152	4	58	12	9	1	3
5-10 cm	237	5	126	38	19	0	11

1: <= 0.2 mg; 2: 0.21-0.50 mg; 3: 0.51-1 mg; 4: 1.01-2 mg; 5: 2.01-10 mg; 6 > 10 mg.
Seeds for which we had indication on weight, were refered to undefined.

Ecological characteristics of the 30 subplots (Tab. 5)

pH and cationic exchange capacity fluctuate very little (respectively 3.7-4.0% and 13-18%). The rocky coverage varies considerably from one subplot to another (from 0 to 80%) as well as moist percentage (from 44 to 98%), or light values: PAR (0.2 to 3.6 mol.m-2.d-1).

Rock coverage interfered greatly with the vegetation cover (R= -0.7, p<0.001) and the seed bank distribution (R= -0.41, p<0.05). The pattern of tree seeds varies according to the species: beech seeds were mainly located near gaps (R=0.45, p<0.05), *Acer pseudoplatanus* and *Sorbus aucuparia* were less light-dependant but more sensitive to soil characteristics. Seeds were located in the less acid plots (respectively R=0.40 and R=0.46 and p<0.05). These affinities were also expressed by some herbaceous species: *Oxalis acetosella* and *Solidago virga aurea*, others preferred moister areas: *Vaccinium myrtillus* (R= 0.32, p<0.05). *Digitalis purpurea*, strictly present in gaps, was equally characterized by his light sensibility on this area (R=0.46, p>0.05).

Table 5: Subplots ecological datas

Subplot	PAR	CEC	pH	Moisture %	Rock cover %
1	0.22	13.17	4	44	70
2	0.20	13.17	4	40	80
3	1.70	13.17	4	44	20
4	1.67	13.17	4	44	40
5	0.25	13.17	4	44	50
6	1.41	18.21	3.7	67	60
7	0.9	18.21	3.7	67	20
8	0.74	18.21	3.7	67	50
9	0.76	18.21	3.7	67	50
10	0.36	12.67	4.3	86	20
11	2.02	12.67	4.3	86	70

12	1.61	13.58	4.5	98	50
13	1.64	13.58	4.5	98	20
14	1.99	12.67	4.3	86	40
15	2.51	12.67	4.3	86	10
16	1.47	12.67	4.3	86	30
17	1.89	18.21	3.7	67	60
18	1.74	18.21	3.7	67	40
19	1.16	11.63	3.9	38	30
20	1.61	11.63	3.9	38	50
21	2.77	10.73	3.6	33	40
22	3.6	11.09	3.7	42	0
23	0.29	11.09	3.7	42	30
24	0.25	11.77	4.3	58	10
25	1.75	9.47	4.3	62	10
26	1.41	9.47	4.3	62	10
27	1.38	9.47	4.3	62	15
28	1.20	10.73	3.6	33	10
29	0.8	10.73	3.6	33	10
30	0.6	11.63	3.9	38	0

CEC: Cation exchange capacity, PAR i.e. Photosynthetically active radiation that is directly assimilated by trees. These radiations were separated in direct beam radiation and diffuse radiation.

COMPARISON SEED BANK/RECRUITMENT

Sørensen index

Table 6: Sørensen index

Common species	8
In situ vegetation species	19
Seed bank species	22
Sorensen index	0.281

Values of Sørensen index of subplot communities ranged from 0 to 0.286. The index, calculated for the total area was 0.281 (Tab. 6).

With 19 species registered in the above-ground vegetation, 22 in the seed bank on trays, the specific richness was approximately the same, but species of both sites were different. There were only 8 out of a total of 33 species in common between seed bank and field layer vegetation (representing only 24.2% of the total species): *Fagus sylvatica, Acer pseudoplatanus, Deschampsia flexuosa, Festuca sylvatica, Luzula luzuloides, Poa trivialis, Digitalis purpurea, Carex pilulifera.*

Juncus sp., *Rubus fruticosus* reached high densities in the seed bank and had no vegetal representative in the above ground population, while *Vaccinium myrtillus* or *Deschampsia flexuosa* were abundantly present in the vegetation and absent or really absent in the seed bank (Tab. 1, Tab. 2).

Differences in ecological and morphological characteristics

The taxa composition differed by all the criteria that were analysed (Tab. 7 and Tab. 8): seed persistence, light tolerance, dispersal strategies, seed bank type and the phytosociological belonging to the silver fir – beech forest. Seeds forming the bank species might be defined as being persistent in the soil throughout the years, light demanding, wind dispersed and more competitive and stress tolerant (CS). Above ground vegetation species were more shade-tolerant, less persistent in the soil, and principally animal dispersed.

Table 7: Description on species of seed bank and aboveground vegetation (Grime 1989)

	Species	**Seed Bank**	**Dispersion**	**Strategy**	**Seed weight**
Vegetation species	*Abies alba*	?	W	SC	?
	Picea abies		W	SC	?
	Prenanthes purpurea	?	?	?	?
	Solidago virga aurea	1	W	S	0,52
	Polygonatum verticillatum	?	?	?	?
	Vaccinium myrtillus	1-4	A	SC	0,26
	Asperula odorata	2	A	S	0,99
	Luzula sylvatica	4	A	SC	0,51 - 1
	Sorbus aucuparia	2	A	SC	2,01 - 10
	Oxalis acetosella	?	A	CSR	1,01
	Anemone nemorosa	2	A	S	0.99
Seed bank species	*Lysimachia numularia*	?	?	CSR	?
	Silene dioica	3	W	CSR	0,69
	Anthoxanthum odoratum	3	A	SR	0,45
	Deschampsia caespitosa	3	A	CSR	0,31
	Epilobium hirsutum	3	W	C	0,05
	Epilobium obscurum	3	W	CSR	0,05
	Taraxacum sp	1	W	R	0,64
	Sambucus racemosa	2	A	C	3,4
	Juncus sp	4	A	?	0,02
	Betula pubescens	3	W	CSR	0,12
	Trifolium sp	3 or 4	A	SC	0,56
	Calluna vulgaris	4	W	SC	0,03
	Veronica montana	4	?	S	0,34
	Rubus fruticosus	4	A	SC	2,49

The following intermediate strategy types were interpreted as follows C/CR=C; C/CSR= C; C/SC=C; CR/CSR=CR; R/CR=R; R/CSR=R ; R/SR=R; S/CSR=S; S/SC=S; S/SR=S; SC/CSR=SC; SR/CSR=SR
Seed bank type distribution: 1: Most of seed germinating shortly after being shed, 2: Most seed persistent only until start of next growing season ; 3: A small amount of seed persists in the soil but concentration of the seeds in the soil are only high after seed have just been shed ; 4 there is a large bank of persistent seeds in the soil throughout the year.
Dispersion is noted as W for wind dispersion and A, animals dispersion, seed weight is expressed in mg.

Table 8: Ecology of seeds and vegetation species. Percentages of taxa apparition in the seed bank (SB) and in the above-ground vegetation (V)

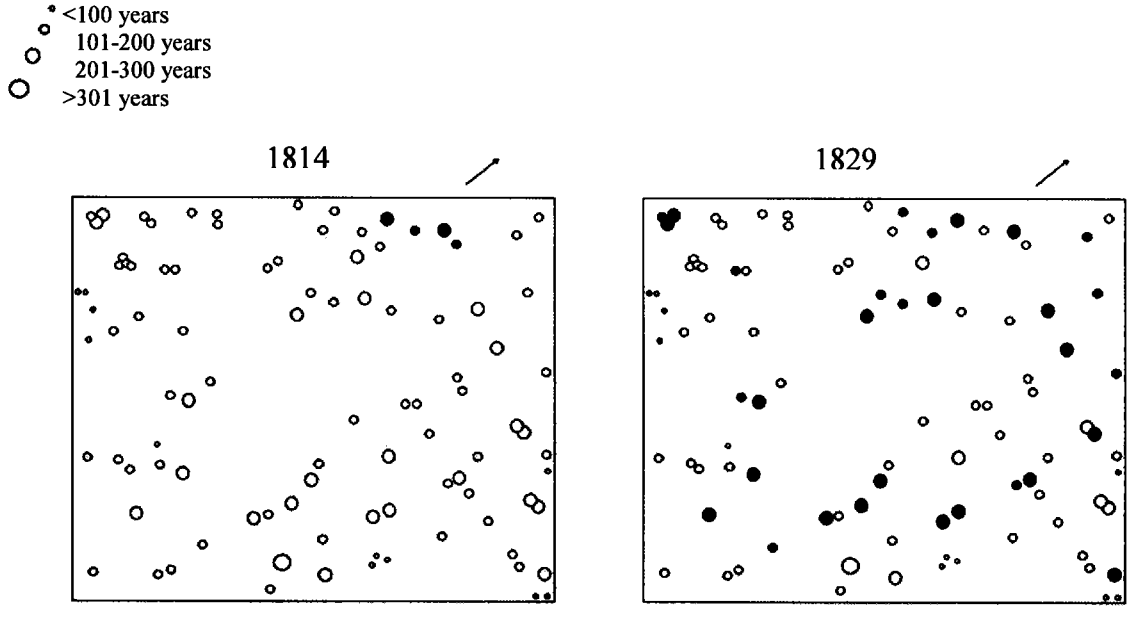
	V	SB
Light tolerance	0,42	0,77
Shadow tolerance	0,58	0,23
Persistent seed bank	0,32	0,68
Non persistent seed bank	0,42	0,27
Forest Native species	0,95	0,63
Gaps Native species	0,05	0,37
Animal dispersion	0,58	0,5
Wind dispersion	0,05	0,45

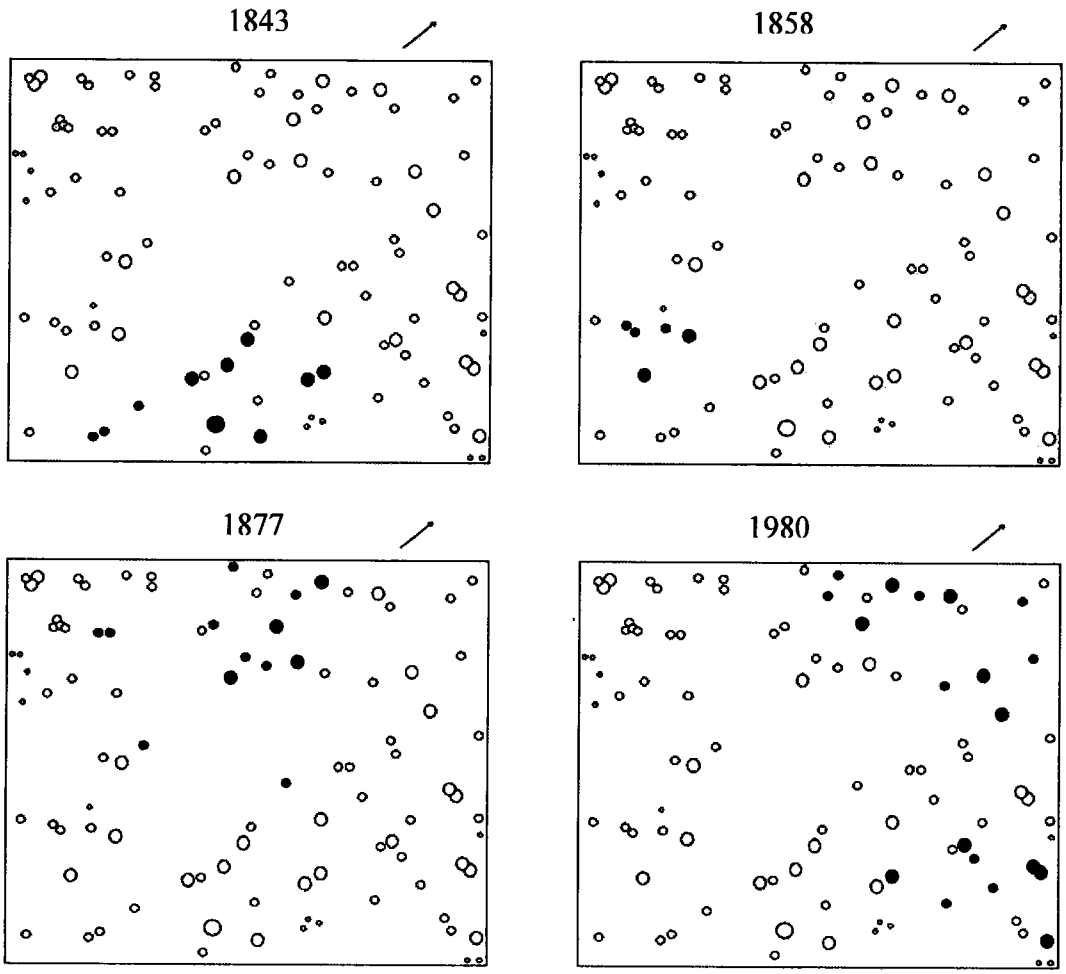
GAP DYNAMICS

Gaps occur from the 18th to 20th century, more precisely in 1791, 1802, 1814, 1829, 1843, 1858, 1877 and 1980 (Fig. 9). The exact position of the oldest gaps (1791 and 1802) was not visualized, because it was considered that the majority of trees concerned by these openings had totally disappeared.

Most of the other gaps were generally small, concerning a mean number of 6 trees. The 1829 gap was much more extended with more than the half of the total number of trees. But it was impossible to determine if the opening corresponded to one unique large gap or several close smaller gaps.

Figure 9: Gap map covering 50x60m(trees presenting an important ring width corresponding to canopy opening were coloured)

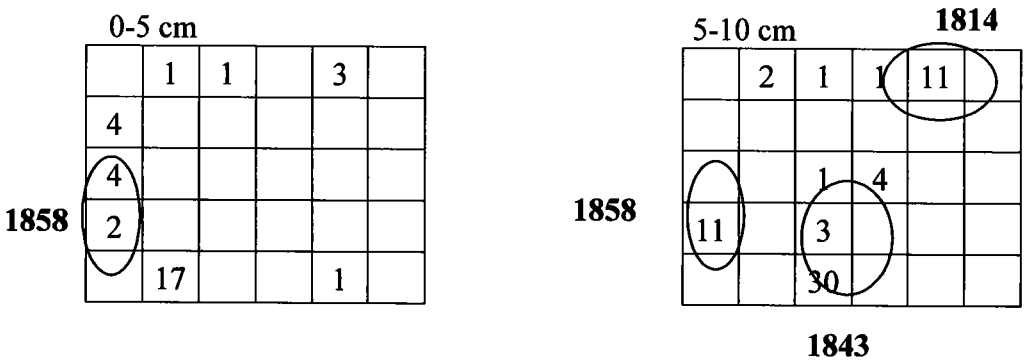




Canopy openings and seed distribution

Juncus sp., *Digitalis purpurea, Carex pilulifera, Luzula luzuloides* presented significant distributions in relation with past disturbance events.

Figure 10: *Juncus* sp.repartition



Juncus sp. seeds have benefited from the 1814's canopy openness (particularly visible for the 5-10 cm layer for the uppers part of the area) 1843 and 1858 (Fig. 10). Migration of these very light (0.03 mg) and small (0.6x0.4mm) seeds would probably explain the important seed quantity in the deepest layers, particularly for subplots whereon gaps permitted the seed integration in the deepest layers.

Figure 11: *Carex pilulifera*

0-5 cm

2					
	2	2			
		5			
	1				

1877

5-10 cm

1	1	1	5	2	2
8	8	4			
		1			
1		1			
		1			

Carex sp mainly settled down in the 1877 gap (Fig.11) . Seeds were mainly registered in the deepest layers (5-10 cm). Seeds of *Carex* that were found in 0-5 cm have no relation with gap formation. The seeds would come from parents that were developed in the 1877 gap and that continued to produce seeds, until canopy closure.

Figure 12: *Digitalis purpurea*

0-5 cm

3			5	2	3
5		8	1	16	
	2	4	20		
			2		
		3	9		

1877

5-10 cm

1814

1829

4	2		6	6	
3	1	13			
		4	24		
1			6	5	2
		4	37	39	

Many gaps permitted the integration of fox-gloves (*Digitalis purpurea*) seeds. There was a significant relation with 1814 gap (for the 5-10 cm layer) and 1877 gap for a part of the 0-5 cm (Fig. 12).

But one particular year, in 1829, was more propitious to the development of fox-gloves and the accumulation of seeds in the soil, with an important seed concentration within both soil layers. It might be that fox-gloves developed and produced many seeds during many years until they disappeared after the canopy closure.

Figure 13: *Luzula luzuloides*

0-5 cm

	1	3	1	11	
	3	5	4	7	4
1		6	2		
3					32
					2

1980

5-10 cm

1877

1		8	9	11	3
1	4	3	24		15
		8	5		2
1		2		7	11
		2	1	1	6

Vertical distribution of *Luzula luzuloides* was directly bound to the 1877 gap for 5-10 cm layer and the 1980 gap for the 0-5 cm layer (Fig. 13).

DISCUSSION

Seed density

The seed bank of ancient woodlands is well known to be poor in species and to fluctuate widely from one year to another (Piroznikov 1983, Leckie *et al.* 2000, Marquis 1975, Shiffman and Johnson 1992, Bossuyt and Hermy 2001). Our data are relevant with such observations: i) the richness of the seed bank of beech silver-fir forests of the study area (22 species, 1183 seeds.m-2) is close to other data collected in forests of Europe. 8-51 species were reported in the seed bank of mature, temperate forests (Jankowska-Blaszczuk and Grubb 1997, Jankowska-Blaszczuk *et al.* 1998), ii) the seed density of the study area (1183 seeds/m²) is also close to data collected in other subnatural forests of Europe: 1108-2412 seeds/m² in the primeval forest of Bialowiezia (oak forest and hornbeam forest) (Jankowska-Blaszczuk *et al.* 1998), 218-2514 seeds/m² in old-growth north temperate forests (reported in Leckie *et al.* 2000) or 1391-2514 seeds/m² in mountain beech forests in South Sweden (Staaf *et al.* 1987).

One factor which could explain the poor number of seeds in the litter could be the delay in dissemination of seeds (Baskin and Baskin 1998). In the Vosges, beech seeds were only falling in winter, as proved the number of seeds found on the snow in January (personal observation in winter 2003).

Seed bank and vegetation

Comparisons between the composition of the aboveground vegetation and the seed bank have shown significant differences. The aboveground vegetation is composed of shade

tolerant species typical of the beech-silver fir forests, while species of the deeper soil layers are mostly light-demanding species of the adjacent heath-grasslands, analyzed in Schnitzler and Muller (1998).

Seeds from the transient bank germinate after a short period in the litter, as observed in the plot: *Fagus sylvatica, Acer pseudoplatanus, Deschampsia flexuosa, Festuca altissima,* were only found in the superficial part of the soil.

The richness in light-demanding, wind-dispersed seeds (*Taraxacum* sp., *Trifolium* sp.) within the deep (5-10 cm) seed bank indicate that gaps were probably many in the past. Even if these species were belonged to gaps, which were a part of natural situation, seeing that gaps were resulting from human activity (Garnier 1994), the plot is therefore far from the expected high level of naturalness.

The influence of past and present ecological conditions

In the plot, gaps formed each 10-20 years during the 19th century (recorded periods: 1814, 1829, 1843, 1858 1877), while no significant opening occurred before 1980 the following century. This suggests a strong influence of man during the 19th century (in accordance with the higher densities of human populations on the Vosges pastures, Garnier 1994, 1998). This promoted germination of ruderal and competitive seeds, particularly when gaps were large (in 1829, the cutting corresponds to about 1500 m^2 !).

After a period of relatively intense management, timber was less collected, in consequences of the two world wars, that permitted the closure of the canopy plot. This explains that no light-demanding species was registered in the aboveground vegetation in 2002, and very few in the upper soil horizons.

In spite of the importance of gaps in the past, the seed bank includes many indicators of ancient forests, i.e. *Digitalis purpurea, Lysimachia nemorum, Carex sylvatica,* C. *remota, Poa trivialis, Deschampsia flexuosa* and *Betula* sp (Bossuyt and Hermy 2001). The minority presence of shade-tolerant species in the seed bank (*Festuca altissima, Luzula luzuloides, Veronica montanum, Silene dioica*) are also indicative for a long and mostly continuous forest history.

Because the present-day persistent seed bank corresponds to past events, it seems logical that no relationships were found between the present-day canopy openness and the distribution of seeds in the soil. The only significant relationships with the present-day ecological conditions concerned i) the rocky coverage (rocks form a barrier of the seed

insertion in the soil and to the *in situ* vegetation extension) and ii) some pedological and light characteristics, in relation with the situation of adults that supplied the local seed rain.

Longevity

During the sixty years of cuttings, the seed rain coming from heath-grasslands could easily reach the forest floor through canopy gaps. Some of them may have germinated and input their seeds into the soil seed bank before the closure of the canopy, others had probably never germinated, but have remained dormant in the seed bank. *Juncus, Digitalis purpurea* and *Carex pilulifera* appear to be the most long-lived of them.

In the Vosges, *Carex* seeds live approximately 130-150 years (no seeds alive from gaps anterior to 1877) whereas *Digitalis purpurea* and *Juncus* sp seeds stayed viable for more than 200 years (there are many correspondences with the 1814 gap for both species). *Luzula luzuloides* seeds seem to be less long-lived, the oldest seeds being only found in the 1877 and 1980 gaps.

The viability of the most abundant species found in the deepest soil layers (*Luzula luzuloides*, *Rubus fruticosus*, *Juncus, Digitalis purpurea* and *Carex pilulifera)* are relevant to previous published studies on the subject, which estimate the life span of *Carex* and *Juncus* sp to 100 -200 years (Kjellson 1992, Thompson *et al.* 1997). No data was found in the literature about the longevity of *Digitalis purpurea* and *Luzula luzuloides.*

The long life span of these seeds explains their accumulation and their high frequency in seed banks of temperate forests (Leckie *et al.* 2000, Onaindia and Amezoga 2000, Brown and Osterhuis 1981, Warr *et al.* 1994, Milberg 1995, Drake 1998). Colonisation ability is another factor explaining abundance of light-demanding seeds in the soil (Kostel *et al.* 1998, Bossuyt et Hermy 2001). *Digitalis purpurea* is particularly mentioned for its strong colonisation abilities: fruits of fox-gloves contained more than 1000 seeds (Grime 1989).

CONCLUSION

The study provides evidence that effects of management and fragmentation among open spaces affect the seed bank of beech-silver fir forests of the Vosges for a very long time. After decades without any cutting, and a progressive closure of the forest canopy, species coming from adjacent open spaces had decreased in the soil, indicating the beginning of depletion. Their composition is however far from this the above ground vegetation, for two main

reasons: the high longevity of light-demanding seeds in the soil, and the increasing importance of tourist pathways favorable to seed dispersion, which compensate the closure of heath-grasslands.

On the basis of our results, it can be expected that restoration of beech-silver fir forests in strictly protected reserves will finally reduce the number of light-demanding species, thanks to both the high resistance of the forest to large disturbance events, and the increasing disappearance of traditional pastures in some parts of the Vosges. The site of the Grand Ventron is in the way to become a site of ultimate reference point against which to compare managed forest lands.

Acknowledgements

The authors thank F. Gérémia, P. Behr, C. Kieffer and V. Badeau for their help during core sampling and for analyses support.

IV. Etude comparée d'une forêt à caractère naturel et d'une forêt primaire

L'âge des arbres ainsi que les dates d'ouvertures de la canopée attestent d'une histoire forestière ininterrompue et de longue date pour la communauté forestière de Ventron. Malgré une forte influence des milieux ouverts environnants, la banque de graines du site évolue vers celle d'une forêt plus naturelle.

Il nous a par conséquent semblé intéressant de comparer les données architecturales recueillies sur cette core area avec les données d'une étude, basée sur les mêmes protocoles, menée dans une forêt primaire de Roumanie dans les Carpates orientales (Slatioara), également protégée par le statut des réserves intégrales. Cette forêt est infiniment plus naturelle, puisqu'elle n'a subi aucune gestion anthropique et a conservé des réseaux trophiques équilibrés (loup, ours).
La forêt primaire, nous l'avons vu en introduction constitue la référence en termes de naturalité. Ainsi, l'étude comparative de ces deux sites, permet de visualiser l'éloignement en termes de caractères de naturalité entre une forêt à caractères naturels des Vosges et entre celle qui représente un optimum de naturalité dans les Carpates.
L'équivalent de la hêtraie-sapinière à 1000m d'altitude, dans la réserve de Slatioara, correspond à la pessière en raison de la continentalité du climat. C'est l'épicéa qui domine au détriment du hêtre.
Nous avons donc décidé de choisir un site d'étude, d'altitude moins élevée, afin de retrouver une composition ligneuse identique. La composition herbacée en est cependant modifiée.

Les données recueillies concernent la structure des populations de ligneux (hêtre, sapin, épicéa, érable sycomore) et l'organisation architecturale des mosaïques forestières.

Ces données sont exploitées sous l'angle de la dynamique des populations ligneuses.

DYNAMIQUE DES POPULATIONS ET MOSAÏQUE FORESTIERE EN HETRAIE-SAPINIERE NATURELLE PRESERVEE. UNE COMPARAISON ENTRE VOSGES ET CARPATES

SCHNITZLER A., CLOSSET D., GAFTA D., (2), CRISTEA V. (2), SCHWOEHRER C. (3)

(1) Equipe de Phytoécologie, Laboratoire EBSE, UFR Sci.F.A., Université de Metz, rue du Général Delestraint, 57070 Metz, France.

(2) Deparment of Plant Biology, Babes-Bolyai University, 42 Republicii Street, 3400 Cluj-Napoça, Roumanie

(3) Parc Naturel Régional des Ballons desVosges. France

Etude publiée dans la revue ***Terre et Vie*** 2004. 59: 213-227.

SUMMARY

A comparison of population dynamics and forest architecture has been carried in two well preserved beech-fir forests of Europe, in the Carpates and in the Vosges. The two reserves present marked differences in climate, soils and local environment. We show that beech dominates all the strata. In a situation of valley bottom (Carpates), its shady canopy explains growth patterns of understorey. Beech and fir present alternating phases of suppression and re-growth. Seedlings and saplings grow preferentially at the edges of adult canopies and in gaps. In the Vosges, slope induces imbricated crowns, and lateral light inputs are higher than in the Carpates. However regeneration is less dense because of less favourable soils and climate, and located preferentially in the neighbour of gaps. Both forests present a fine-grained architecture of eco-units, which increase resistance to disturbances.

Key-words: Preservation, architecture, dynamics, light, regeneration

INTRODUCTION

La préservation intégrale de la biodiversité forestière est certainement l'une des plus difficiles à concrétiser en raison des surfaces considérables que cela nécessite. Les forêts boréales, relativement simplifiées par rapport aux forêts des latitudes tempérées, nécessitent déjà un minimum de 20 000 ha pour un fonctionnement naturel (Essen *et al.* 992). Pour les forêts d'Europe moyenne, les surfaces minimales sont donc bien supérieures: la fourchette de 500 000 à 1 million d'ha est avancée dans Schnitzler (2002) pour la préservation d'une partie seulement de leur biodiversité. De telles surfaces ne se trouvent que dans certains pays d'Europe centrale, comme la Russie (COST Action E4 1999).

En France, les surfaces dévolues aux forêts en protection stricte oscillent entre 50 et 100 ha en moyenne, sauf quelques cas rares où elles atteignent 400 ha (voire 1000, pour des projets en cours). Ces surfaces sont bien trop petites pour assurer un fonctionnement sylvigénétiques indépendant des influences humaines. Elles ne sont toutefois pas sans intérêt, loin de là. Leur mise en place signe tout d'abord un début d'action concrète pour la préservation des dernières forêts anciennes de France, suite logique à une lente prise de conscience de leur valeur patrimoniale (Revue Forestière Française 2001). En attendant des initiatives de plus grande envergure (soit la création de réserves de 10000 à 20000 ha), qui se justifient dans ce grand pays riche de 15 millions d'hectares boisés, ces petites réserves assureront un certain nombre de rôles fort utiles à notre société: leur niveau de naturalité étant supérieur aux forêts gérées, elles pourront servir de base à l'éducation du public et des usagers des forêts, si l'information est intelligemment faite. Ces reliquats sont également fort utiles aux recherches forestières fondamentales et appliquées en tant sites de référence (Zukrigl *et al.* 1963, Mayer 1980, Leibengut 1982, Korpel 1982, 1995, Peterken 1996).

Nous nous proposons, dans cet article, de développer quelques aspects de la sylvigenèse en hêtraie-sapinière primaire de l'étage montagnard (entre 900 et 1000 m), dans deux réserves naturelles les Carpates et les Vosges. Les hêtraies-sapinières ont été beaucoup étudiées (citons les synthèses écologiques et phytosociologiques d'Ellenberg 1988 et Oberforder 1992, Korpel 1995). Les hêtraies-sapinières sont exploitées depuis des siècles, ce qui explique la rareté des sites à haute naturalité (Cost Action E4 1999).

La présente étude s'aidera des concepts développés par l'école architecturale (Hallé et Oldeman 1970, Oldeman 1974, Hallé *et al.* 1978, Oldeman 1990, Edelin 1991). L'école architecturale s'appuie sur la connaissance du comportement morphologique des espèces en fonction de leurs potentialités de croissance héréditaire (23 modèles héréditaires ont ainsi été décrits dans le monde pour les ligneux, par Hallé *et al.* 1978), et de leurs capacités

morphologiques et physiologiques à s'adapter à leur milieu. L'évolution des volumes dans le temps et l'espace aide en effet à mieux comprendre les stratégies de l'espèce et sa place dans les cycles sylvigénétiques (Edelin 1986, Oldeman 1990, Nicolini 1997).

L'analyse des processus sylvigénétiques se fait, selon Oldeman (1990), à différents niveaux d'organisation de l'écosystème, de l'organisme (l'arbre), et la mosaïque forestière. Au niveau de l'organisme, sont analysés au travers d'un profil architectural, les traits architecturaux des individus. Quelques paramètres, tels que la hauteur, le diamètre à hauteur de poitrine (Dbh) et la projection de la couronne, Reliés par des relations allométriques simples et fiables, ces paramètres permettent d'avoir une claire idée du statut écologique de l'arbre au sein de la communauté forestière. Au niveau de l'écosystème, l'analyse s'aide de deux autres niveaux hiérarchiques emboîtés et interactifs, l'éco-unité et l'éco-mosaïque. L'éco-unité est définie comme l'unité hiérarchique de base de l'écosystème forestier. La définition de l'éco-unité est proche de celle de trouée, mais il inclut deux données essentielles: une durée de vie et un volume. En d'autres termes, l'éco-unité naît après la chute d'arbres dominants (phase d'innovation), elle évolue (phase d'agradation), elle mûrit (phase de maturité) et elle disparaît (phase de sénescence). L'évolution de ces phases est en interaction constante avec les éco-unités voisines. L'architecture des éco-unités est visualisée par le profil architectural, qui dessine la morphologie des arbres.

L'éco-mosaïque constitue le niveau hiérarchique supérieur. Une éco-mosaïque inclut un nombre fini d'éco-unités en relation avec les conditions écologiques. Une forêt primaire comporte une palette variée d'éco-unités différentes, différant par les dimensions, la composition spécifique et les interactions qui se créent avec ses voisines, et en relation avec le macroclimat et les sols.

L'objectif de l'étude est d'améliorer la connaissance du fonctionnement des hêtraies sapinières à deux niveaux, la population des dominants (hêtre et sapin pour l'essentiel), et la mosaïque forestière (soit l'organisation spatio-temporelle des éco-unités). Une telle optique s'aide de comparaisons entre différents types écologiques (Peters 1992), ce qui explique le choix des deux réserves.

SITES D'ETUDE

La réserve séculaire de Slatioara se situe dans les montagnes Rarau (47°27' N de latitude, 25°27' E de longitude) dans les Carpates orientales (Roumanie). Les altitudes de la réserve s'échelonnent de 700 à 1350 m. Le climat est tempéré continental avec une température

annuelle moyenne de 5°C. Les précipitations annuelles sont de 800 mm. Les sols issus de dolomite, grès et conglomérat sont de type mull-moder, modérément profonds et bien drainés dans les fonds de vallons. Hêtre et sapin dominent la canopée, formant des sous-bois relativement sombres et fermés. L'épicéa y est moins fréquent, mais régulièrement représenté. Il ne devient dominant qu'à l'étage sommital. On trouve encore quelques belles populations d'ifs sur les versants peu accessibles.

La réserve inclut 330 ha de forêts intactes, n'ayant jamais été exploitées et protégées intégralement depuis 1950. Cette zone est entourée d'une zone tampon de 754 ha, où les coupes sont actuellement prohibées. Cette réserve recèle certains animaux devenus rares dans les montagnes d'Europe: le grand tétras, la chouette de Tengmalm, le hibou grand duc, le faucon pèlerin, la gélinotte, le pic tridactyle. Les densités des ongulés sont régulées par l'ours et le lynx.

La réserve du Ventron se situe dans le Massif du Grand Ventron (48°27' de latitude N, 6°65' de longitude E), dans la partie sud des Vosges (France). Les altitudes de la réserve s'échelonnent de 720 à 1204 m. Le climat général de ce massif est tempéré océanique, avec une moyenne des températures moyennes de 8,5°C à 400 m et 4°C à 1200 m. Les précipitations annuelles sont de 1500 à 2000 mm. Les sols, issus de granites à biotite, sont de type mull-moder acide à neutrophile. L'influence maritime très marquée assure la prédominance du hêtre jusqu'à l'étage subalpin, qui apparaît vers 1200 m. L'épicéa est naturellement rare, arrivant en limite d'aire dans la Forêt Noire, sauf quelques poches locales dans les Vosges.

La réserve naturelle du Ventron, créée en 1989 occupe sur 1647 ha, en grande partie sur l'épine dorsale du massif, parallèlement à la chaîne principale des Vosges. Une réserve intégrale de 400 ha englobe une bonne partie de la hêtraie-sapinière et quelques tourbières. Le niveau de naturalité y est moins élevé que dans les Carpates, en raison des nombreuses activités qui y ont eu lieu pendant des siècles: pastoralisme, charbonniers, coupes de bois de chauffe, chasse, qui a fait disparaître les grands prédateurs depuis trois siècles pour l'ours, deux siècles pour le lynx (actuellement réintroduit) et un siècle pour le loup. Les ongulés, dont le chamois réintroduit, sont considérés comme surabondants. On trouve encore quelques populations de grand tétras, de chouette de Tengmalm, de gélinotte.

METHODES

Deux profils architecturaux de 2400 m^2 (60 x 40 m pour Slatioara, 50 x 60 m pour le Ventron) ont été effectués dans chacune des deux réserves. A Slatioara, la placette est située sur une pente relativement douce (25 %), sur sol humide (deux sources entourent la placette) et profond, à mull. Au Ventron, la placette est vers 1000 m d'altitude, dans un vallon secondaire exposé à l'est sur une pente de 50 % sur sol humide riche en arène granitique et à moder. Quelques roches parsèment le profil.

Sur les deux placettes et autour des deux placettes, 3 relevés phytosociologiques ont été effectués pour situer l'association forestière et les indices de biodiversité.

Tous les ligneux morts et vivants à partir de 1,50 m de hauteur ont été cartographiés et mesurés (hauteur totale, hauteur de la première grande fourche, diamètre à hauteur de poitrine (Dbh), projection de la couronne). Les semis (hauteurs inférieures à 1m50) sont comptés. Les arbres et arbustes sont dessinés en tenant compte de leurs caractéristiques architecturales majeures. Les dessins présentés dans cet article seront sélectionnés en fonction de leur intérêt pour la comparaison Ventron/Slatioara.

Les données permettent de calculer le rapport entre hauteur du tronc sur hauteur totale (k), utile pour déterminer le niveau de compétition de l'arbre (plus le rapport est élevé, plus l'arbre croit en compétition). La relation hauteur totale H et diamètre Dbh permet de déterminer le statut social des individus. Si H est supérieur à 100 fois le diamètre, l'arbre est en phase de colonisation de l'espace forestier, et son houppier n'est pas pleinement développé. Il s'agit d'un arbre potentiel. Arrivé à une hauteur donnée, l'arbre commence à multiplier ses réitérations (Oldeman 1974) qui sont des reproductions du modèle héréditaire. Ces processus de maturité nécessitent une augmentation des flux de sève et donc du diamètre, ce qui explique que H devienne inférieur à 100 fois le diamètre. L'arbre atteint le statut social dit du présent, qui peut perdurer plusieurs décennies à plusieurs siècles. Durant leur sénescence et après leur mort, ils forment les arbres du passé.

Le statut social des arbres est une indication essentielle du degré de maturité de l'éco-unité: lorsque les arbres qui la constituent sont en majorité en situation de colonisation de la voûte, l'éco-unité est en phase de croissance. Lorsque les arbres atteignent le statut du présent, la stabilité à long terme de leur architecture leur permet de stratifier durablement l'éco-unité, qui atteint la phase de pleine maturité. Ils forment des ensembles structuraux à différentes hauteurs. Les arbres potentiels, souvent opprimés par les arbres du présent, occupent le plus

souvent les espaces vides entre les ensembles structuraux. La phase de sénescence est atteinte lorsque dominent les arbres du passé.

Ces données seront exploitées 1) sous l'angle de la dynamique des populations ligneuses, par une discussion basée sur l'analyse des distributions de hauteur en fonction des statuts sociaux. Ces données, comparées au niveau intraspécifique entre les deux réserves, et interspécifiques dans le même profil, donnent des indications sur les caractéristiques de croissance des espèces dans les deux associations forestières, en fonction de leur tempérament (notamment en relation avec leur degré de tolérance à l'ombre), et de l'architecture forestière. 2) sous l'angle de l'architecture forestière (au niveau de l'arbre, de l'éco-unité et de la mosaïque forestière). La définition des caractéristiques de répartition spatiale des éco-unités, de leur degré de maturité et de leurs dimensions, déduite des données obtenues, permettra d'évaluer les conditions de succès de la régénération des dominants. Une analyse bivariée reliant la localisation des arbustes potentiels (entre 1m50 et 10 m) à celle des couronnes de la canopée, sera effectuée dans la réserve de Slatioara, selon une méthodologie définie dans Barot *et al.* (1999). Cette recherche a été considérée comme peu informative au Ventron, car les arbustes sont très nettement agrégés.

RESULTAT ET DISCUSSION

COMPARAISON ENTRE LES DEUX TYPES DE HETRAIES-SAPINIERES

Tableau 1: Comparaison floristique et structurale des deux profils

Nom de la réserve	Slatioara	Ventron
Association végétale	*Pulmonario rubrae-Abieti fagetum* (Knapp 42)	*Luzulo-Fagetum* (Ober.57)
Nombre total d'herbacées	63	18
Nombre total de ligneux	9	6
Densité totale de ligneux	2940 pieds.ha-1	1053 pieds.ha-1
Proportion de hêtres	48%	89,3%
Proportion de sapins	30%	6%
Proportion d'épicéas	32%	0,3%
Proportion d'érables sycomores	0%	4 ,4%
Surface terrière	52,1 m^2.ha-1	13,7m^2.ha-1
Volume total	1007 m^3.ha-1	667m^3.ha-1

Les relevés phytosociologiques situent le profil de Slatioara dans le *Pulmonario rubrae-Abieti fagetum* (Knapp 42), typique des hêtraies-sapinières continentales à épicéa sur sol profond et riche en bases, et celui du Ventron dans le *Luzulo-Fagetum* (Oberd. 57), typique des hêtraies-sapinières d'Europe de l'Ouest à sol plus superficiel et pauvre en bases. Ces caractéristiques stationnelles expliquent les différences de densités végétales, de surface terrière et de biovolume.

LA RESERVE DE SLATIOARA

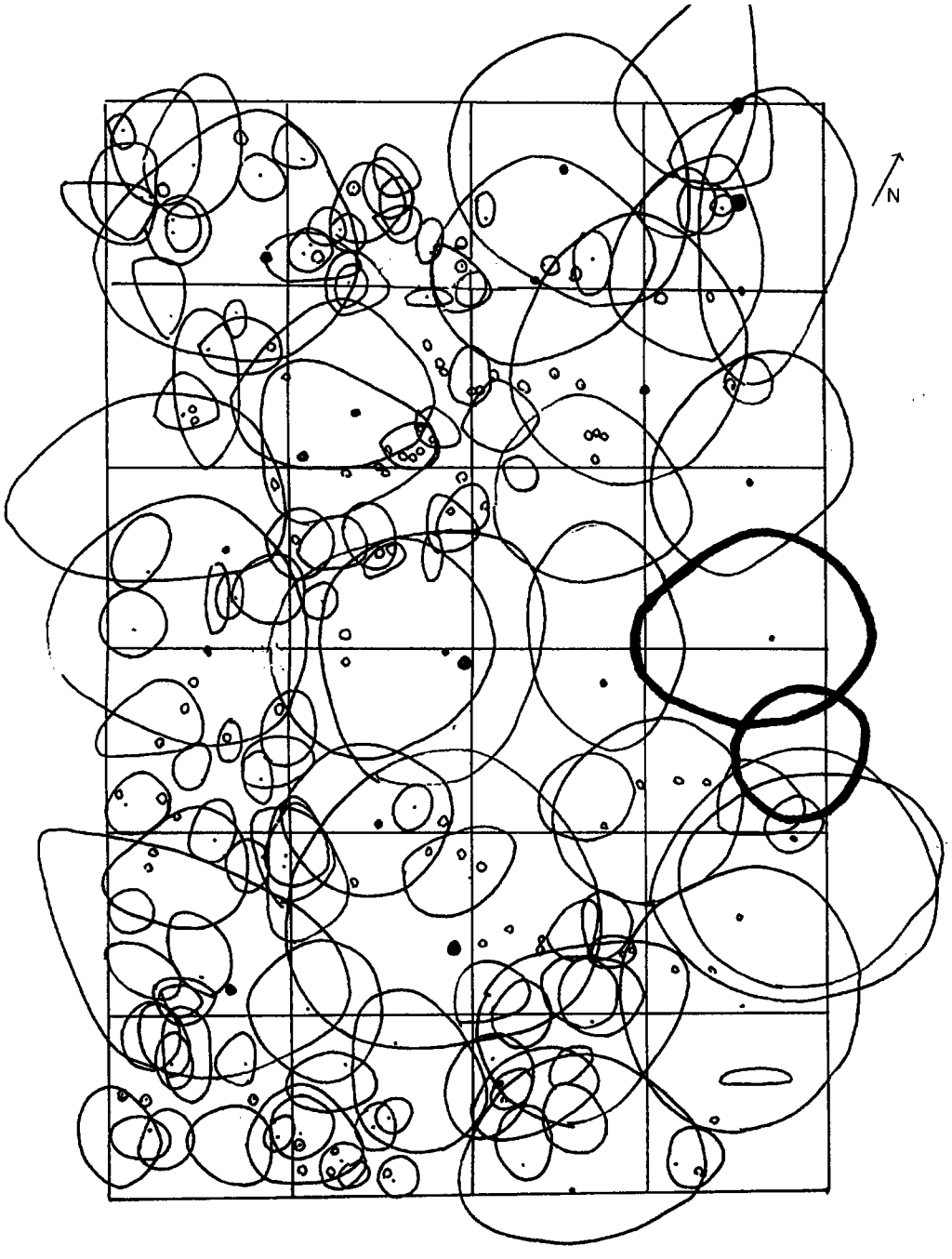
Dynamique des populations ligneuses

Le hêtre

Cette espèce occupe la quasi totalité du profil (Fig. 1), à plusieurs hauteurs, ce qui évite une trop forte concurrence des houppiers.

La proportion des arbres du présent, sur la totalité des hêtres hormis les semis, est de 3 %. 45 % se concentrent entre 27 et 31m (55 à 78 cm Dbh), ce qui pourrait constituer un ensemble structural (II). Quelques hêtres occupent la strate entre 23 et 25 m (ensemble III) et d'autres entre 34 et 38 m (ensemble I). Les arbres les plus remarquables sont deux hêtres de 38 m (Dbh de 72 et 79 cm).

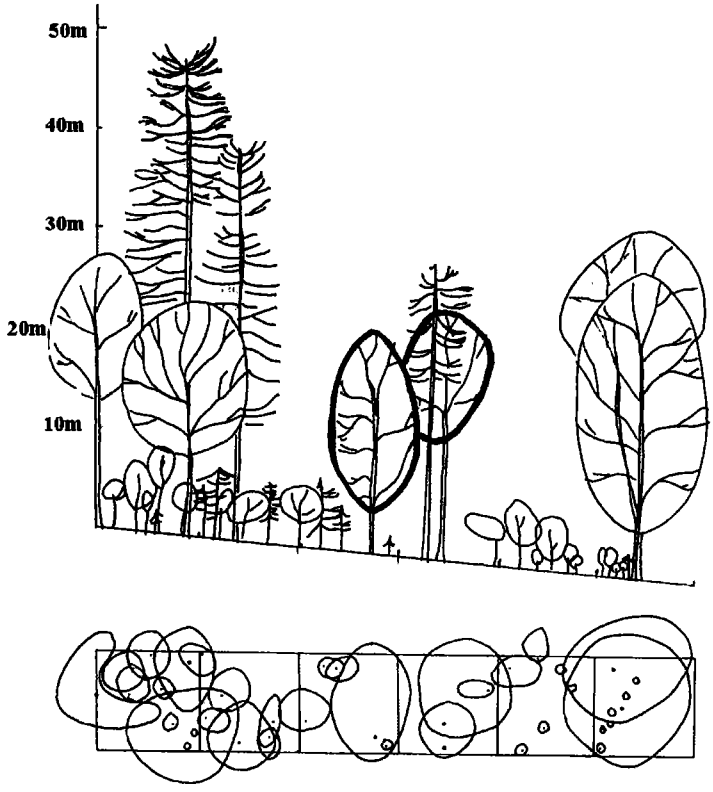
Figure 1: Projection en plan des couronnes de hêtres dans le profil de Slatioara (60x40m). Pour des raisons de clarté, seuls les arbres potentiels atteignant les ensembles structuraux III et II ont été surlignés afin de les distinguer des arbres du présent. Toutes les petites couronnes appartiennent au statut du potentiel.



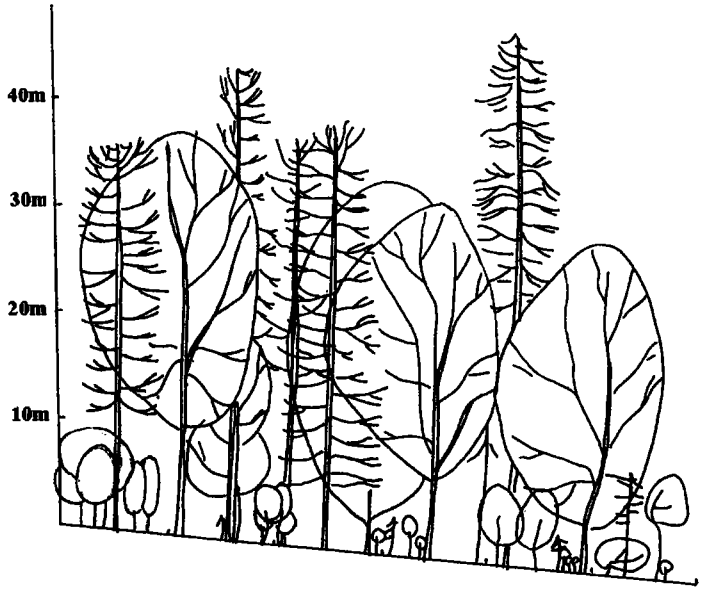
Ces grands hêtres montrent un tronc puissant portant un large houppier, descendant largement vers la base du tronc, et constitué d'un nombre important d'axes charpentiers, qui suivent, totalement ou partiellement, le modèle initial de Troll, soit une nette tendance à la plagiotropie (Roloff 1986, Nicolini 1996). Certaines fourches débutent dès le premier tiers de

la hauteur totale, ce qui explique les valeurs très basses de k (une moyenne de 0,22, certains descendant à 0,10).

Figure 2: Deux exemples de représentation verticale (60x10m) du profil de Slatioara. (a) (en haut) illustre le cas de 4 éco-unités à différentes phases de maturité (de gauche à droite: maturité, innovation, agradation, innovation, jeune maturité). Les arbres potentiels sont ceux qui n'atteignent pas 10 m, plus un surligné. Les trois grands conifères sont des sapins. (b) (en bas) illustre l'architecture de plusieurs éco-unités en phase de maturité, incluant quelques très grands conifères (le plus grand d'entre eux est un épicéa, les autres sont des sapins).



a)



b)

99 % des hêtres occupent les hauteurs entre 2 et 10 m. Tous sont des arbres potentiels (Fig. 1 et 2). Ils présentent des signes de suppression marqués: leurs couronnes sont étroites et horizontales, et souvent asymétriques. L'état de suppression est confirmé par la mortalité des semis, qui représente 29 % de la totalité du nombre de hêtres potentiels.

Des hêtres potentiels ont atteint deux autres paliers: 10-13 m et 22-28 m, rejoignant l'ensemble structural III, voire II (Fig. 2a).

Aucun arbre sénescent n'a été répertorié dans le profil. Il y a en revanche plusieurs arbres morts non reconnaissables. L'absence des arbres entre 10 et 20 m, conjointement avec l'architecture en suppression des arbustes potentiels et le large étalement de la canopée suggèrent une croissance en situation d'ombre prolongé, induisant une forte compétition dans la jeunesse et une mortalité conséquente (confortée par les densités faibles de semis: 464 par ha).

Le sapin

Les sapins sont surtout présents dans les strates élevées, entre 32 et 48 m (41 % du nombre total de sapins), mais ils sont peu abondants par rapport aux hêtres. 23 % des sapins se mêlent aux ensembles structuraux I et II définis par les hêtres, 23 % d'entre eux dépassent l'ensemble structural I de 5 à 10 m, atteignant les dimensions rarement atteintes dans les hêtraies-sapinières de 48m pour 80 cm Dbh. Ces arbres de la canopée présentent une architecture conforme à leur modèle (entre Massart et Rauh), une couronne effilée, pauvre en réitérations de type traumatique, ce qui suggère des conditions environnementales hospitalières.

En dessous des ensembles structuraux II se trouvent quelques sapins potentiels mêlés à l'ensemble structural III. En dessous- de 10 m, les jeunes sapins ont une forte dispersion par rapport aux hêtres (due à une faculté de dispersion bien moindre), et une mortalité de 14,2 %.

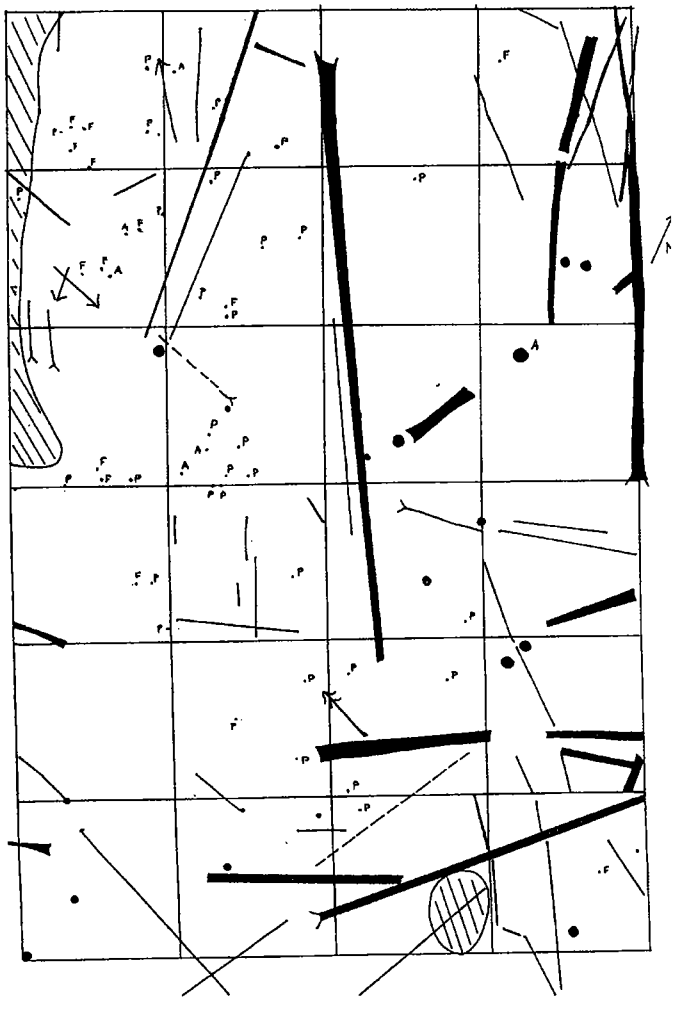
L'épicéa

Cette espèce présente une faculté de dispersion naturelle très importante, ce qui explique les densités importantes de semis et d'arbustes de moins de 10 m (les arbustes contribuent à 92 % du total des individus). En dépit de cette stratégie, l'épicéa reste rare dans les strates élevées: Un seul atteint 15m, l'autre s'intègre dans l'ensemble structural II et deux dépassent l'ensemble structural I, atteignant les dimensions impressionnantes de 47 et 51 m de hauteur et respectivement 80 à 116 cm de diamètre. La rareté dans les strates élevées est due à sa tolérance très moyenne à l'ombre (l'épicéa suit en effet le modèle de Rauh, à croissance

orthotrope, typique des espèces cherchant la lumière dans leur jeunesse). Ceci explique la mortalité des arbres: 53 % parmi ceux de moins de 10m.

Les arbres morts sont très volumineux (quelques gros arbres morts ont 32 m pour 58 cm de diamètre, et 42 m pour 64 cm de diamètre)(Fig. 3). La mortalité est due à des cassures ou des déracinements. Ils sont très riches en bryophytes (un total de 19 espèces). Le volume total de cette nécromasse est de 177 m^3 par ha, soit un peu moins du cinquième du volume total.

Figure 3. Projection au sol des arbres morts (Slatioara). Les lettres indiquent les espèces: P-*Picea*, A-*Abies*, F-*Fagus*. La partie hachurée représente une zone humide.



Architecture forestière

Deux profils verticaux, donnés à titre d'illustration (Fig. 2a et b), indiquent une répartition hétérogène des arbres du présent. Dans la Figure 2a en effet, coexistent deux petites éco-unités dominées par des arbres potentiels de 6 à 10 m. Ces éco-unités ont atteint la phase

d'agradation, caractérisée par la fermeture de la voûte forestière par la croissance des arbustes et l'allongement des branches latérales des arbres des bordures (ici peu visible car cet allongement se fait dans le sens perpendiculaire à la pente).

L'ensemble du profil est toutefois dominé par les arbres du présent et les éco-unités en phase mature (Fig. 2b). L'importance des phases matures s'explique par la longue vie des dominants, qui, après environ 100 ans à l'état d'arbre potentiel, se maintiennent dans le statut du présent pour près de 150 ans pour le hêtre, et jusqu'à 250 ans pour le sapin. La longévité des phases matures confère aux sous-bois un microclimat d'une exceptionnelle stabilité, et un niveau d'ombrage important, exerçant une forte sélectivité sur les jeunes générations, comme on l'a vu.

L'analyse bivariée entre les deux groupes de points (semis versus adultes) indique les résultats suivants: 1) une distribution agrégative des arbres potentiels dans les éco-unités en phase d'adolescence ou en bordure des éco-unités matures. 2) au niveau des relations conspécifiques, on note que les jeunes sapins poussent préférentiellement à la périphérie des couronnes des grands épicéas, alors que leur distribution est due au hasard sous les hêtres et les sapins. Les jeunes hêtres s'établissent de préférence à la périphérie des houppiers de sapins. Leur distribution est plus dispersée sous leurs propres parents, sans pour autant être totalement due au hasard. Les jeunes épicéas sont particulièrement nombreux sous les hêtres, notamment à une distance de 1,5 m du tronc. Ces résultats démontrent donc une tendance nette à l'alternance des essences

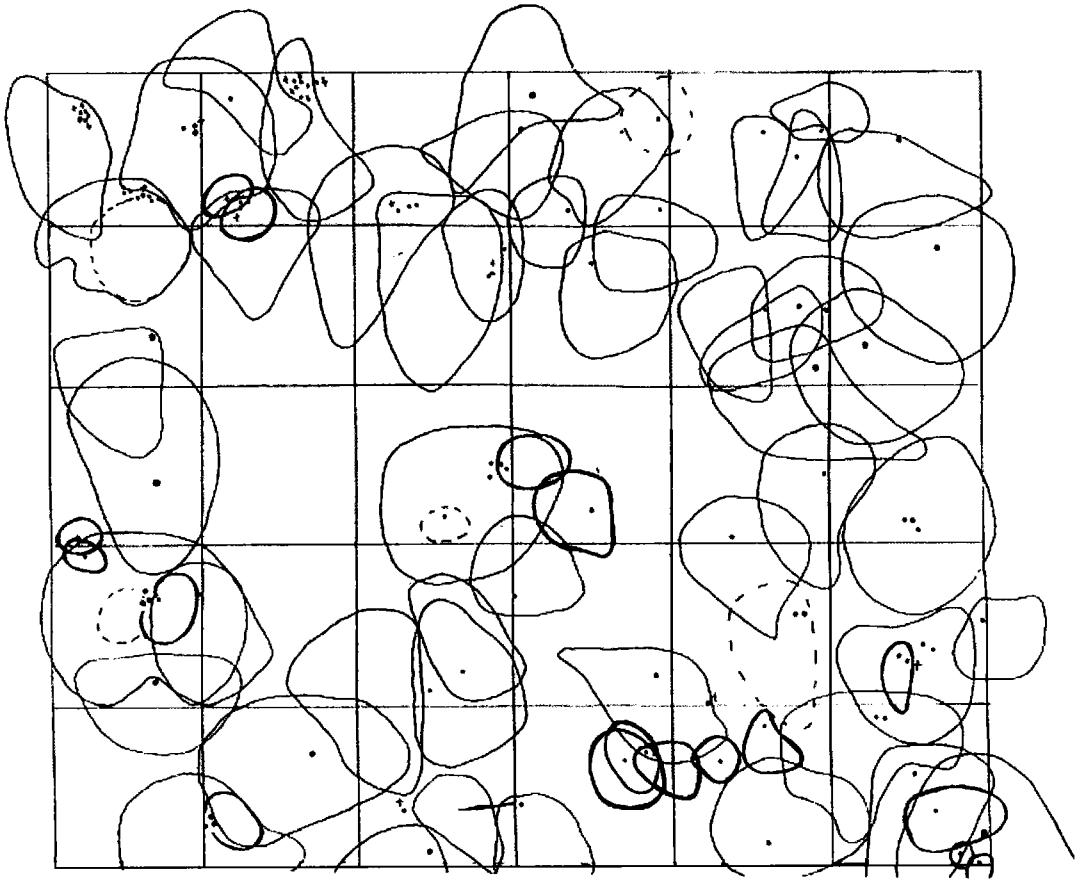
LA RESERVE DU VENTRON

Dynamique des populations

Le hêtre

Cette espèce occupe largement le profil, sans atteindre un recouvrement total comme à Slatioara (Fig. 4). 71 % sont des arbres du présent, 22% sont des arbres potentiels, et 7 % des arbres du passé.

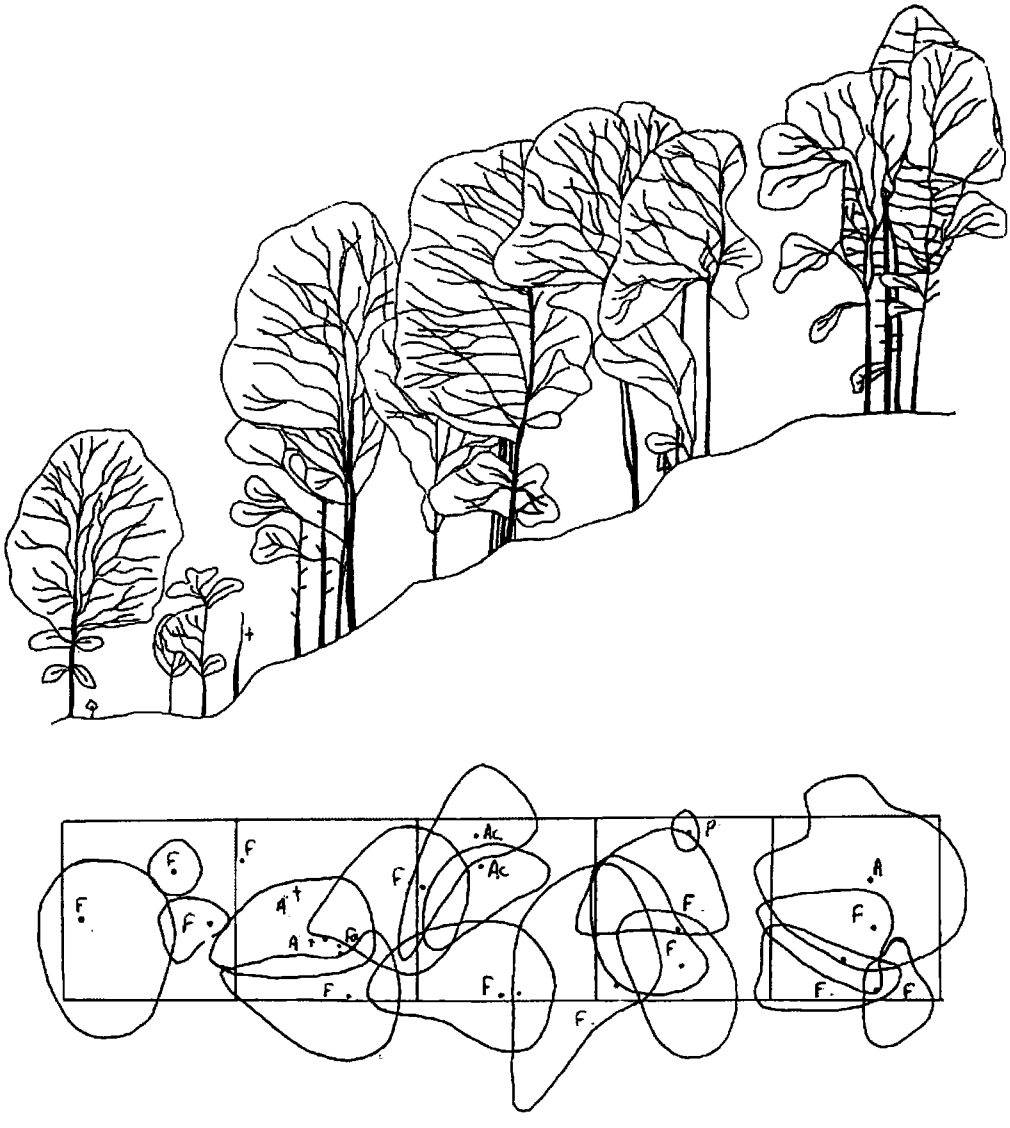
Figure 4: Projection en plan des couronnes de hêtre dans le profil de Ventron (60x50). Les arbres potentiels sont surlignés, les arbres du passé en pointillé.



La zone ouverte du centre du profil correspond à une éco-unité en phase de d'innovation créée après la chute de deux gros sapins. La distribution globale des hauteurs des hêtres est plus homogène, s'étageant entre 5 et 35 m, ce qui suggère, par rapport à Slatioara, un climat plus lumineux, où l'état de suppression est moindre Les arbres du présent constituent à 55 % de la population totale de hêtres, la plupart se concentrent autour de 25-27 m (ensemble structural II). Deux autres ensembles structuraux se distinguent: entre 29 et 35 m (ensemble structural I) et entre 15 et 20 m (ensemble structural III). La présence de ce troisième ensemble structural est un deuxième indice de bonne luminosité des sous-bois, et de croissance sans étape marquée de suppression. Le hêtre le plus imposant atteint 35,5 m pour un diamètre de 48 cm, ce qui est nettement moins qu'à Slatioara. Ces dominants ont des houppiers moins profonds qu'à Slatioara, (moyenne de k=0,4). Ces houppiers sont très asymétriques, avec développement maximal des axes dans le sens de la pente. L'asymétrie des axes et le k relativement élevé s'expliquent par la pente, qui, en favorisant le cumul des

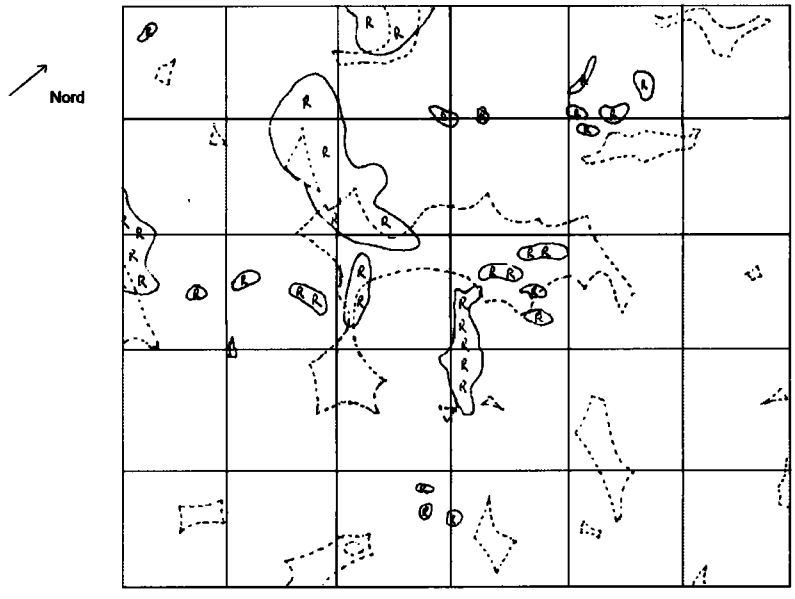
houppiers des arbres plus petits, gêne la croissance des axes des dominants. Cette architecture en pile d'assiette se visualise bien sur la Figure 5.

Figure 5: Exemple de représentation verticale (50x10m) du profil du Ventron. La projection au sol donne le nom des espèces: F=*Fagus*, P=*Picea*, A=*Abies*, Ac=*Acer*



Les hêtres potentiels ont souvent plusieurs troncs, ce qui est fréquent à ces altitudes (Closset 2000). Ils ne dépassent pas les 15 m et montrent la même tendance à se regrouper autour des couronnes des adultes (Fig. 6). Les semis se concentrent en amont des zones ouvertes, ce qui correspond au tempérament du jeune hêtre, qui craint la pleine lumière.

Figure 6: Position des semis (R pour régénération) par rapport aux trouées (contours en traits interrompus) dans le profil du Ventron



Le sapin

Les arbres du présent (47 %) et du passé (21 %) se retrouvent essentiellement dans l'ensemble structural I. Les sapins potentiels (32 %) se situent dans l'ensemble structural III. Deux sapins morts sont à l'origine de la trouée centrale.

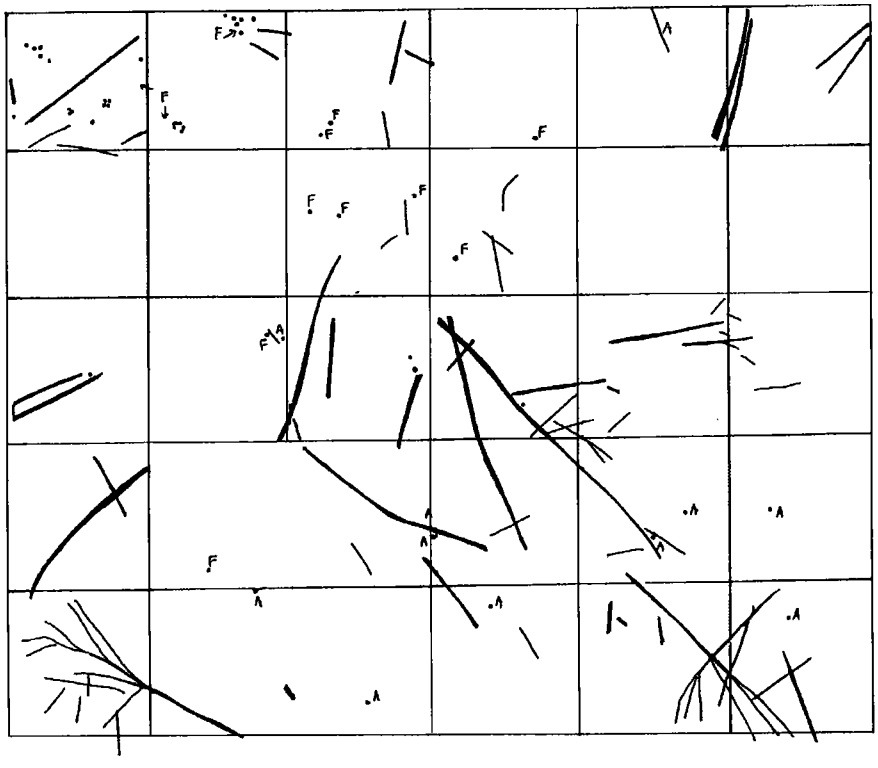
Les houppiers des sapins sont moins asymétriques que ceux du hêtre et de l'érable, indiquant une flexibilité écologique moindre vis-à-vis de l'exploitation de la lumière latérale par des réitérations dans le sens horizontal. En revanche, les réitérations de type traumatique du sapin, après cassure ou gélivure, sont plus nombreuses que celles du hêtre, indiquant que l'espèce souffre de l'altitude. Dans l'ensemble, le sapin régénère moins vigoureusement, car ses semis sont nettement moins abondants que ceux du hêtre.

L'érable sycomore

83 % du présent, 17 % sont potentiels. Tous sont concentrés dans l'ensemble structural II, favorisés dans le profil par les zones rocheuses, où la compétition avec le hêtre est moindre. Leurs houppiers sont peu profonds et asymétriques, comme le hêtre.

Les arbres morts représentent se concentrent au centre du profil, dans l'éco-unité en phase d'innovation. Les arbres sont déracinés ou brisés, et tombent dans le sens de la pente. Les volumes sont moindres qu'à Slatioara (100 m^3. ha-)(Fig. 7).

Figure 7: Projection au sol des arbres morts (Ventron). Les lettres indiquent les espèces: P-*Picea*, A-*Abies*, F-*Fagus*.



Architecture forestière

Malgré les analogies avec Slatioara (maturité des éco-unités, et dominance du hêtre), l'architecture du profil est cependant très différente: une canopée avec houppiers très asymétriques et moins profonds, malgré des sources lumineuses plus importantes, des dimensions moindres. Ceci est lié à une productivité primaire moins grande (climat océanique, stress climatique dans une zone proche de la crête, sol moins favorable). Ces faits jouent probablement aussi sur les temps nécessaires à la fermeture des trouées par croissance latérale des branches des arbres des bordures, ce qui diminue l'attente en suppression. Malgré ces apports lumineux, les semis et arbustes y sont moins nombreux qu'à Slatioara, ce qui suggère d'autres facteurs de mortalité (herbivorie entre autres, du moins pour le sapin).

La réserve du Ventron fournit cependant de nombreux autres types d'architecture forestière, en fonction de l'altitude et de l'exposition. Il existe tout comme à Slatioara, des

situations d'ombrage dense provoquées par le hêtre n'autorisant au sol qu'un nombre très réduit de semis, et une attente à l'ombre très longue.

CONCLUSION

La comparaison Slatioara/Ventron met en exergue les points suivants:

1) la vaste amplitude écologique du hêtre, qui explique sa dominance dans une grande partie des associations végétales de l'Europe, est ici illustrée par sa dominance dans deux situations écologiques très différentes. Le succès écologique du hêtre dans le monde, souligné dans l'étude de Peters (1992) et Peters and Poulson (1994) sur le genre *Fagus,* est du à plusieurs facteurs: sa grande tolérance à l'ombre (la plus importante des dryades d'arbres décidus dans les parties septentrionales de l'hémisphère nord et centrale), sa flexibilité morphologique grâce à une croissance essentiellement plagiotrope (Nicolini 1997). Le genre *Fagus* comprend en effet les valeurs moyennes de k les plus basses des arbres décidus dans le monde, et une capacité d'extension du houppier très importante. En cas de stress, le hêtre multiplie ses troncs, ce qui s'observe dans le profil du Ventron. Il reste ainsi plus longtemps à l'état potentiel, mais survit davantage.

2) Le sapin, quoique toujours présent dans les différentes mosaïques forestières des deux réserves, présente en général des densités moindres, sauf en milieu tourbeux ou très acide. A Slatioara, le sapin souffre tout particulièrement de la concurrence avec le hêtre, particulièrement dynamique en fond de vallon à sol profond. Au Ventron, deux autres facteurs peuvent jouer: le premier, le plus important, est l'action du gel, le deuxième est peut-être l'herbivorie, importante dans cette réserve sans prédateurs. Mais cette moindre compétitivité des Conifères par rapport aux Angiospermes arborescents est une règle générale dans le monde. Pour Edelin (1976, 1986), la stratégie réitérative, moins développée chez les Conifères, pourrait en être l'un des éléments déterminants.

3) Les différences de dimensions et d'âges entre les petites éco-unités matures à conifères et à hêtre sont importantes: plus de 10 m, et plus d'un siècle (celles construites par les conifères pouvant durer deux fois plus longtemps que celles constituées par le hêtre). Ceci confère une architecture très finement tissée, typique des hêtraies-sapinières naturelles (Korpel 1992, Oldeman 1990). Ce type d'architecture implique un ombrage dense (sauf en situation écologique de pente) et un remplacement des générations très lent, du à une croissance par

paliers, avec longues attentes en suppression. Ces données ne sont pas celles des forêts gérées, dont la canopée est régulièrement ouverte pour exploiter le bois et stimuler les semis (100 ans de révolution dans les futaies régulières). La répartition des semis et des arbustes potentiels est donc très différente entre hêtraies-sapinières primaires et gérées. En milieu primaire, les meilleurs taux de survie à la périphérie des couronnes peut être imputée autant aux conditions de meilleure luminosité et de minéralisation des sols qu'à des interactions infra et interspécifiques difficiles à mettre en évidence: apport de pluviolessivats par l'extrémité des branches, mycorhizations, moindre contact avec les pathogènes parentaux (Fox, 1977).

4) L'architecture très fine des mosaïques forestières permet l'installation de conditions microclimatiques stables dans les sous-bois, ainsi qu'une grande stabilité temporelle, qui explique la résistance de ces forêts aux perturbations climatiques, qu'on ne retrouve pas dans les forêts gérées en futaie régulière, à architecture plus grossièrement tissée.

V. Etude des conditions de croissance près de la crête

De nombreuses différences architecturales entre les deux forêts de référence sont inhérentes aux conditions stationnelles et particulièrement au climat.

Les arbres de Ventron sont soumis à des conditions climatiques nettement différentes de celles des Carpates ou du Frankenthal. En effet, la core area du site de Ventron est localisée à 1025 m d'altitude, c'est à dire 100 mètres plus haut que le core area du Frankenthal-Missheimle et 100 mètres en-dessous de la crête.

Cette proximité de la crête induit des conditions de croissance différentes pour les arbres de Ventron, puisque soumis à des vents plus violents, et des écarts de températures plus importants (Carbiener 1966).

Les arbres de la core area de Ventron expriment cette variation climatique au niveau de leur architecture. Les arbres adoptent une architecture à plusieurs troncs qu'on retrouve systématiquement en altitude.

Ce type d'adaptation architecturale constitue une réponse au stress qui permet aux arbres des crêtes du massif vosgien d'acquérir une grande stabilité dans les conditions extrêmes (Closset et Schnitzler 2000a, 2000b), une meilleure occupation de l'espace chlorophyllien, et racinaire.

Il nous a donc semblé intéressant d'étudier les conditions de développement des arbres soumis à ces variations climatiques. Pour ce faire, l'approche dendrologique est employée.

Elle constitue un outil approprié à l'analyse des périodes de croissance, et à l'étude climatique du site en comparaison avec les données régionales de l'ensemble du massif (INRA Champenoux).

TREE-RING GROWTH VARIABLILTY AND SYLVIGENETIC PROCESS IN A PRESERVED MIXED STAND OF THE VOSGES MOUNTAINS (FRANCE).

D.CLOSSET-KOPP, A. SCHNITZLER
Univeristy of Metz. L.B.F.E., Phytoecology

SUMMARY

We characterized a 200 years pattern of canopy recruitment and suppression phenomenons from the tree ring record from two species: *Abies alba* and *Fagus sylvatica* in a uneven-aged forest.
The studied area was localised in the integral natural reserve of "le Massif du Grand Ventron" (48°27'N and 6°65'E). The present age structure indicates that the oldest Fagus sylvatica established in 1790 (supposed to be 226 years old) and the oldest *Abies alba* in 1801 (supposed to be 206 years old).
Peak recruitment of *Fagus sylvatica* and *Abies alba* occurred between 1790 and 1890.
Trees dominance was changing during 1880-1960, as firs dominated canopy. The tree ring chronology exhibited many similarities with the regional curve, but almost dissemblances. Main differences were correlated to altitude effects on drought or severe winter (such as growth reduction severity or shifted pointer years, individual growth increment, or growth differences on pointer years) but few of them were bound to microclimatic variations, to specific study sites geographical characteristics.
At 1100 m altitude, the Vosges forest presented same characteristics as most elevated forests of the Alps, and attested that the Vosges climate is most alpine than it would be expected from the altitude.
That protected forest in altitude suffered from human management (19th) but rapidly regained his sylvigenetic process (beech dominance and fir accompaniment) but was yet submitted to pollution disturbances, that interfered with growth.

Key-words: Dendrological study, ring width, recruitment, altitude, mixed forest, Vosges

INTRODUCTION

Natural development of European temperate forests dominated by shade-tolerant tree species has been studied for many decades (Leibendgut 1959, Lemée 1978, Bormans and Linkens 1979, Fanta 1981, Korpel 1982, 1987, 1995, Kramer 1982, Faille *et al.* 1984, Mayer 1984a, 1984b, Roloff 1986, Koop and Hilgen 1987, Ellenberg 1988, Koop 1989, Peters 1992, Peters and Poulson 1994).

In such closed canopied forests, tree growth and regeneration strategies are mainly dependent on competition for light, and trees underwent an alternation between periods of suppression and released growth (Cleaveland 1980, Philipps 1982, Bossuyt and Hermy 2001, Peters 1992, Korpel 1995, Cao and Ohkubo 1999). In lack of sufficient light conditions, trees could therefore spend a long time in the forest understorey (100-200 years for beech according to Peters 1992, Closset-Kopp *et al.* 2004, Closset-Kopp and Schnitzler 2004).
Dendroecological studies represent one of the best ways to acquire long-term, high resolution data on individual and stand-wide tree-growth as well as quantitative information on tree reaction threshold (Cahnam 1985, 1990, Schweingruber 1988, 1993, Fritts and Swetnam 1989, Lorimer and Frelich 1989, Payette *et al.* 1990, Dynesius and Jonsson 1991, Cook and Kairiukstis 1992, Abrams *et al.* 1995, Parshall 1995, Abrams and Orwing 1996, Abrams and Copenheaver 1999). They are also suitable for detecting long-term growth variations resulting in site dependent and especially elevation interferences on growth, as proved in studies on beech or fir forests of Europe (Dittmar *et al.* 2003, Desplanque *et al.* 1999, 1998, Rolland *et al.* 1999). Many authors observe a negative relation between altitudes and trees development: altitude modifies cambial activity (Dittmar *et al.* 2003), thus tree height and diameter (Mark and Sanderson 1962, Gutiérrez et al 1991, Cuevas 2003), favours multi-stem development for some species (*Fagus sylvatica*) (Peters 1992, Closset 2000), interacts with ring width (Müller 1981, Peters 1992, Dittmar *et al.* 2003), influences on pointer year (Desplanque *et al.*1998, 1999), (= year with an important radial growth reduction or increase according to Schweingruber *et al.* 1990), may increase the proportion of missing rings (Picard 1995). Tree-ring series from trees near the timberline are also exceptionally valuable for both climate reconstruction and investigations of the consequences of climate change to ecosystems (Tessier and Guibal 1997).

In the present study, we used dendroecology tools for investigating conditions of intra and interspecific growth in an unlogged 0.3 ha beech-fir forest in the Vosges mountains (East of France). The present paper is part of a larger study on forest dynamics near the timber line (1100 m)(Closset 2000, Closset-Kopp *et al.* 2004a and b, Schnitzler *et al.* 2004).

The aims of the study were: first, to analyze radial growth variation of beech and fir on the long-term (200 years) in relation with past periods of suppression and release, second, to examine the extent to which elevation and microclimate are related to the pattern species development.(mean tree species growth, pointer years, crisis amplitude). For this purpose, we have compared our data with regional curves collected at different elevations in the Vosges on the same species (data from the INRA of Champenoux).

MATERIAL AND METHODS

STUDY SITE

The climate of the Vosges is oceanic. Mean annual precipitation is about 2000 mm. Near the timber line mean annual temperature is about 8.5°C and the mean daily maximum and minimum during the hottest/coldest months (July/January) respectively reach +20°C and –3°C with an amplitude of 17°C. Snow covers the soil up to 2 m between late November to late April. Wind may blow respectively until 58 km/h and 83 km/h in summer and winter. Vegetation period at 1100 m is very short (3 months against 5 months at 500-800 m). Forests found between 600 and 1000 m are mixed beech-fir woods (*Luzulo-Fagetum*, Fagion alliance). The forest is upper relayed by the *Aceri-Fagetum* and heathlands over mountains summits. The highest culminated at 1425m in the Vosges.

The study was carried out in the natural forest reserve of The Grand Ventron (48°27'N ; 6°65'E). The Grand Ventron, strictly protected since 1995, extends on 1647 ha from a range of elevation of 720-1204m. Some portions of forests still present large trees of a variety of diameters, height and ages, abundant woody debris, snags and canopy gaps. Forests of the Grand Ventron have been under strict protection since the creation of the reserve in 1995.

A core area of 0.3 ha was selected in the most preserved part of the reserve, i.e. 50 meters under the timberline (1025 m of elevation). The steep slope was sunny south-exposed. The inclination of the slope reached 35% to 40%. The bedrock was the granite (Mansuy 1992) and soil belonged mostly to the Rankosol and had a maximum depth of 60 cm (Closset-Kopp *et al.* 2004). Humus type ranges from oligo-mull to hemi-moder.

CORES SAMPLING

Wood cores for dendrochronology analysis were taken on 82 dominant and co-dominant trees (22 fir trees and 60 beech trees) at 1.30m Dbh.

Trees were bored to the pith with a 5 mm Pressler borer, at right angles to the slope in order to avoid tension wood. Any geometrical abnormalities of the trunk were avoided as well. 2 cores were extracted, one on tree level and one on stand level.
Cores surfaces were prepared with a sharp knife. Cores were sanded and each ring measured to the nearest 0.01 mm using an electronic traducer and binocular scope fixed over a moving. For the tree ring width measurement, we used the software program elaborated by Becker (1987, INRA of Champenoux). All resulting ring-width series from each measurement were visually inspected, plotted and cross-dated (Stokes and Smiley 1968) and analysed with the INTERDAT program. Cross dating was performed to insure accuracy in the assignment of annual growth rings to the year each was formed.
For cores that only just by-passed the pith, the missing part and missing years were estimated based on the early ring curvature and growth rate of the 10 last rings.
After interdatation, we retained the cores of 58 dominant and co-dominant trees (17 fir trees and 41 beech trees).

Datas series from Picard (1995 and datas unpublished) and Becker (1989, 1987) were sampled in heavy forestry conditions (monospecific stands of even-aged structure). Picard prospected and cored the beech trees at a mean altitude of 642 m (from 320 to 1100 m altitude) on the Alsatian slope. Only 4% cores were extracted over an altitude of 900 m. Firs were also studied in the Vosges by Becker (1987, 1989). He prospected and cored the trees on the two sides of the Vosges. The mean altitude was 640 m (comprise between 240 to 1020 m) on the Alsatian slope and 585 m (280 to 1070) on the Lorrain slope.

MEAN RADIAL GROWTH OF TREES ACCORDING TO CAMBIAL AGE

We constructed the general mean curve of annual radial growth according to the current ring age (i.e. cambial age). On each current year of the graphics corresponded fates of rings elaboration. This representation had the particularity to analyze the tree growth according to age and not to the date of ring elaboration. The results will be compared with data from the INRA of Champenoux.

MEAN TREE SPECIES GROWTH

Each ring width measured on a particular cambial age (a), given co(a) was transformed in an growth index I (a) (McLaughlin *et al.* 1983, Serre-Bachet 1982, Becker 1987). This permitted

to compare each obtained value, in independence with the age of ring elaboration:

$$I(a) = 100 \,.\, co\,(a) \,/\, cm\,(a)$$

in which cm corresponded to the mean ring value on the cambial age of the tree (see below). The index permitted the chronology evolution of tree growth during the two last centuries. Ring widths indices were averaged to obtain a mean growth chronology of the different tree species, and were compared with regional curves (data from the INRA of Champenoux).

SUPPRESSION AND RELEASE

We investigated the periods of sudden growth changes on core widths which corresponded to periods of suppression and release in the core area. These informations helped to understand canopy recruitment and shade tolerance of trees.

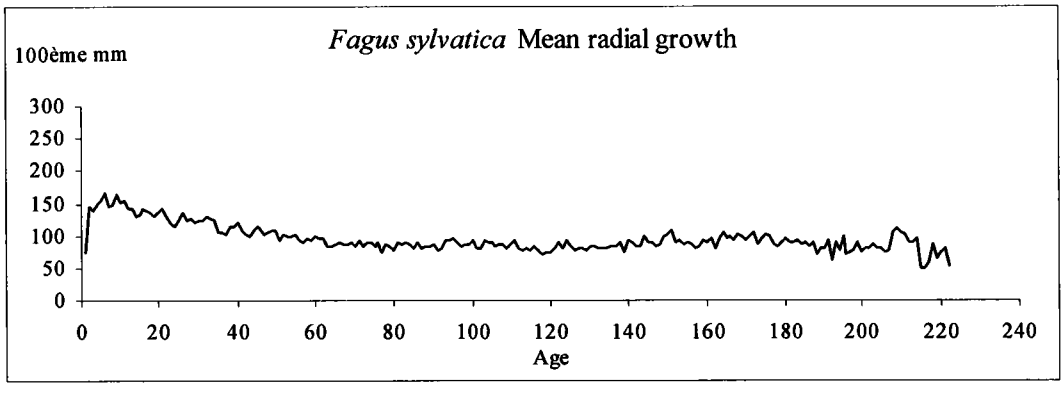
A period of suppression was defined as an interval in which there were five or more consecutive years of radial growth below 1 mm. yr-1 (Fritts 1976, Cao and Ohkubo 1999) and more particularly, we used a threshold of 0.35 mm.yr-1 as indication of release for beeches, according to Peters *et al.* (1992). That reference was arbitrarily used for fir growth analyses.

For a single tree, a release period was defined by a large ring width showing a growth increment that exceeded 50% compared to the mean of the five previous width.

RESULTS

MEAN RADIAL GROWTH OF TREE SPECIES

Figure 1: Mean radial growth of Common beech according to cambial age.

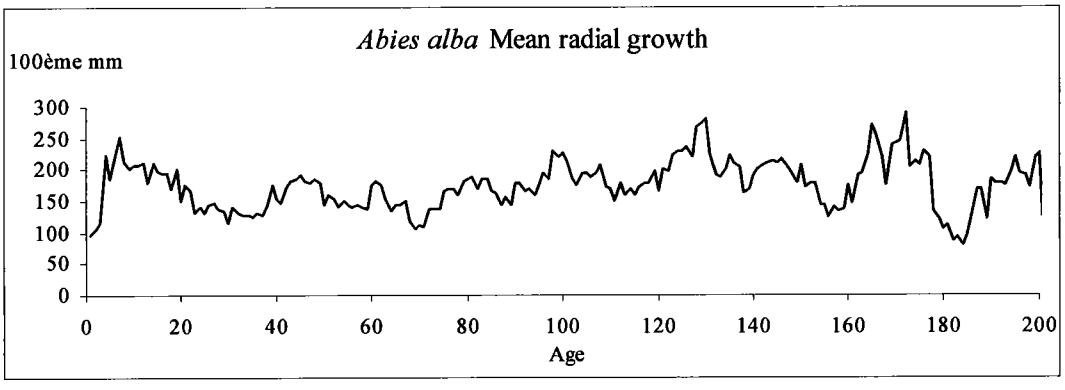


Fir ring widths on the Ventron site were smaller than those observed by Picard (1995). He noted that they attained 2 mm width at 10 years and 1.4 mm at 100 years whereas they respectively attained 1.53 mm and 0.92 mm in our case (Fig.1). Picard noted that growth

optimum was observed at 40 years (2 mm), whereas on our study site, the widest tree ring was observed at 11 years, and measured only 1.53 mm.

Growth increment seemed to start again after 160 years for 77% of the trees. Picard observed the same tendency for the rare old trees that he found in the Vosges.

Figure 2: Mean radial growth of silver fir according to cambial age



Cores were not numerous enough to permit the curve smoothing with regard to the species mixing and the frequency of hearth-rotten trees. It nevertheless informs about the global tendencies of the fir growth in the Vosges.

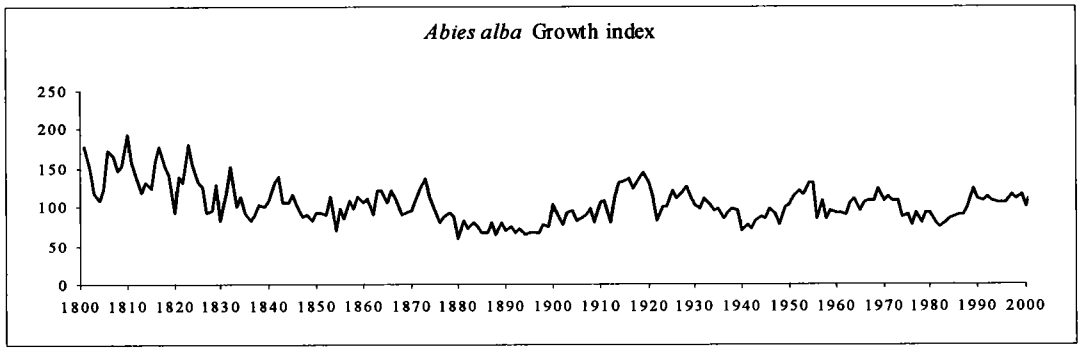
The ring width of Ventron firs were wider than that observed by Becker. He observed that the ring width attained 2.3 mm at 100 years (against 0.8 mm) (Fig. 2).

Growth rate peaked at 7 years on our study site against 10 years on Becker's study. That growth optimum was followed by a rapidly ring width decrease from the age of 20 years to 70 years too. Such as for the beech growth increment seemed to start again after 160 years.

DENDROLOGICAL DATAS ON THE VENTRON SITE

Fir growth characteristics

Figure 3: Firs mean growth index curve



The fir chronology covered the period from 1800 to 2002 (Fig. 3)
We observed a growth optimum from 1800 to 1820 followed by a strong decrease until 1897 (Fig. 3). Three important crises were observed: 1919-1928 and 1946–1955, 1973 to 1980 with a growth reestablishment in 1988.

Many differences were observed on comparison between the Ventron cores and Becker's datas namely on missing rings, growth crises and pointer years:

1. On the Ventron site, 45% of the fir cores presented a false ring and 36% presented at least one missing. Becker observed 31% missing rings.

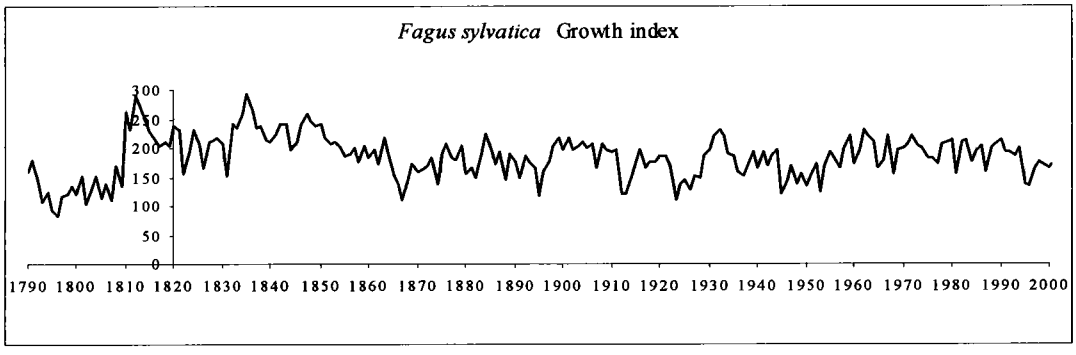
2. The two first growth reduction periods differed from Becker's description. They were comparable to their extend but not to their severity or dates. In fact, the crises on the Ventron cores were shifted: Becker observed these crises 3 years earlier: periods 1916-1925 (centred in 1922) and 1943-1951 (centred in 1948).
Growth reestablishment observed from 1988 on the Ventron cores was also shifted because Becker observed it in 1981-1983.
After such growth increment, we observed a slight growth reduction from 1988 to 1990.

3. Comparison of pointer years between both studies revealed a discordance of 7 observations, of a total of 30 years. The years of 1870, 1889, 1900, 1907, 1935, 1944, 1958 differed greatly: they were observed as growth losses on the regional curves while we observed growth increment on the Ventron site.
Among common pointer years, we noted differences in intensity of growth of the 1965, 1934, 1948, 1976 and 1988. For examples, the 1976 growth loss, generally represented by a growth reduction of more than 60% corresponded only to a decrease of 16% (compared to the preceding ring width), and the 1948 growth depression was less important than the 1940 loss, whereas on Becker (1987) and Becker *et al.* (1989) studies it was fully inverse.

Beech growth characteristics

The beech chronology covered the period 1789 to 2002 (Fig. 4)

Figure 4: Beeches mean growth index curve



The Y-axis cuts across the X-axe in 1820, which is the age of the oldest rings detected by Picard.

From 1810 to 1835, beech trees of Ventron showed an important growth increment and then, growth gain of beech trees was approximately constant from 1850 to 1960 (Fig. 4) (except some particular crises). We observed the beginning of slight growth depression from 1960 onwards, which was more accentuated after 1990.

2 major crises were observed in 1863-1879 (with a paroxysm in 1873) and 1935-1955 (with a paroxysm in 1945 on both studies). Other crises (less important in amplitude and duration than the previous enunciated crises) were also observed on both studies in 1884-1889 (with a minimum in 1888) and 1916-1924 (with a minimum in 1922) and 1975-1980 (minimum in 1976).

1. On our study site, 9 % of the beech cores presented at least one false ring and 20% at least one missing ring. Picard noted 4% of missing rings.

2. Comparisons with datas from Picard showed no differences on growth reduction periods limits but on reduction paroxysm (it was attained in 1970 during the 1863-1879 period against 1973) but also on growth reduction amplitude. Actually, the ring width reduction during the previous crisis were less important than those observed by Picard (for example, growth reduction of 65% was observed during the 1863-1879 on Picard study against 50 % on our study). In the same way, Picard rather noted an important ring growth (70 %) during the period 1850-1989 (70%), which was not observed on the Ventron cores.

3. Concerning pointer years, the Ventron datas presented 83% similarities with the datas of the regional curve's observations.

Some years growth were different than those registered on the beech regional curve or were shifted. It concerned the years of 1832, 1835, 1910, 1958, 1962, 1977, 1983. Some years corresponding to growth increment on the regional curve were observed as growth decrement on the Ventron curve (1958, 1977) and inversely for the years of 1832, 1835, 1910, 1962 and 1983.

SUPPRESSION AND RELEASE PHENOMENONS

35.3% of *Fagus sylvatica* trees and 65.2% of *Abies alba* trees showed period of suppression. For both species, some rings presented very small widths, less than 0.05 mm.yr-1!

Figure 5: Frequency of suppression periods per decade from 1830 to 2000

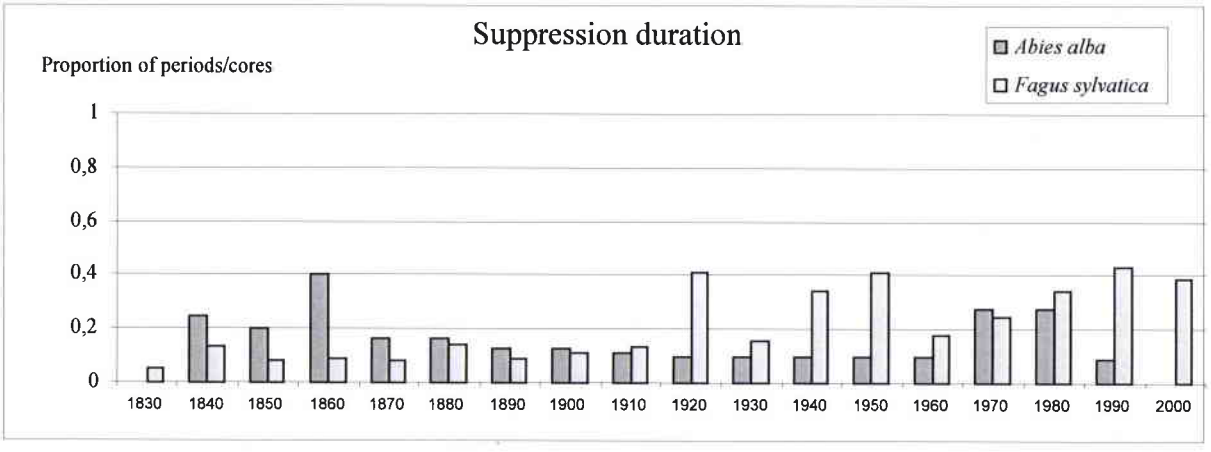
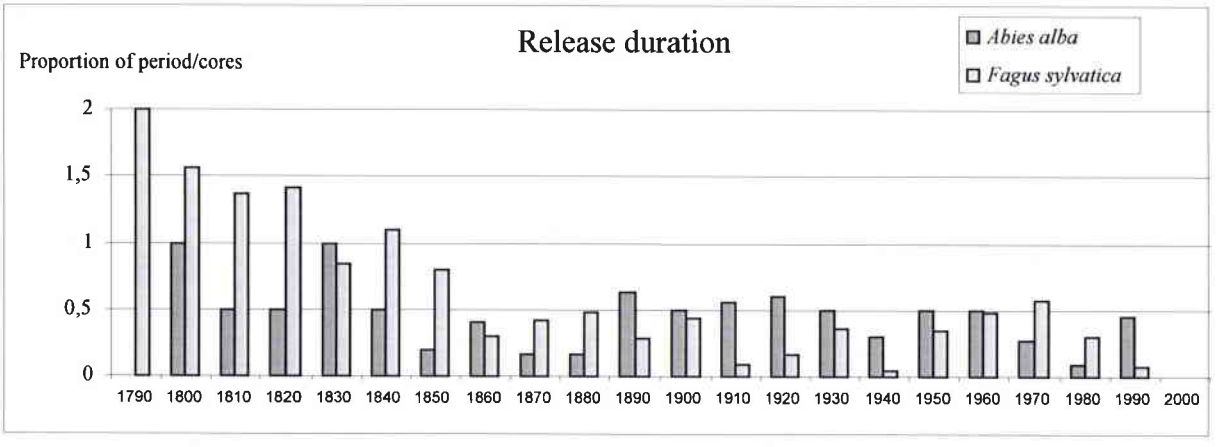


Figure 6: Frequency of release periods per decade from 1790 to 2000



Release and suppression periods of tree species were slightly related: high release periods corresponded to weak suppression periods (Fig. 5 and Fig. 6). The beech presents a constant, however slighly decreasing frequency of release periods during 60 years (from 1790 till 1890). The curve becomes cyclical after this period, with two peaks in 1900 and 1970.

The silver fir presents two major peaks of release growth in the 1800 and 1830 decades. Cyclical curves appear after 1890 in alternance with the beech. A marked suppression period appears in 1860.

DISCUSSION

FOREST DYNAMICS

Changes in tree-ring widths vary in function of age, size, social status and local environmental conditions. In the core area, large canopy openings have been detected in the site during the beginning of the 19th century till 1840 which disappeared after 1850 (Closset-Kopp *et al.* submitted). This event explains the high frequency of periods of release for young beech from 1790 to 1820 as well as its slight decrease from 1830 to 1850, when the trees have reached the state of codominance in the canopy. The silver fir followed a similar strategy during its young age. The lower frequency of release during 10 years may be due to herbivory pressure or interspecific competition with the beech. Competition with the beech may explain the marked peak of suppression in the 1860 decade. After closure of the canopy, the strong reduction of frequency of release periods is linked to both the adult state, and to the intraspecific and interspecific competitions. These periods of interspecific competition seem to be cyclical after the arrival of silver firs in the canopy in 1890 (Closset-Kopp et al. submitted). The silver fir presented a best growth curve from 1890 to 1930 followed by the beech from 1950 to 1970. The period 1940-1990 is marked by high competition between the two species, as showed the suppression curve.

We have not observed in the Vosges the natural architecture described in the Carpates, where old firs dominated the canopy 10 m high above beech crowns (Schnitzler *et al.* 2004). This kind of canopy architecture is also described by Mayer (1980) or Korpel (1995). Near the timber line fir trees are damaged by the freezing fogs and heavy snow weight. Dominant firs have also suffered from air pollution. This explains the number of dead or heavily damaged crowns in the core area (Closset-Kopp *et al.* 2004a).

The present-day conditions of growth of underwoods (mainly beech) is now very different from conditions of the 19th century. Shade is important, as we demonstrated with light

measurements (Closset-Kopp et al. 2004), and all trees will grow on heavy suppression.

A situation of growth increment, qualified as "abnormal" was detected by Picard on trees of 160 years. We observed however the same tendency for 77% of trees aged of 160 years in the core area. This result may yield information about the tree's growth strategy after a few decades in the canopy, but clearly new research could be carried out to find other old trees in the Vosges for interpreting this phenomenon.

ELEVATION EFFECTS

Clearly results indicated that summer droughts and winter frosts have a marked influence on pointer years (1976, 1965, 1934 and 1948), crisis amplitudes ring width and missing tree-rings. Drought and frost present different intensities near the summit and on lower altitudes. Drought seems to be a less limiting factor: i) ring width reduction at 1100 m is less marked in the core area than in trees from lower elevations, and ii) major growth reduction periods on beech growth (1916-1924 or 1935-1955 for beech trees) correlated to rainfall deficit were also less marked in severity than crises observed on the regional beech curve at lower altitudes. These results must be interpreted with these interconnected factors linked to the specific conditions of weather near the crest. At 1100 m, rainfall and air hygrometry are higher than on slopes, particularly on eastern slopes. Air moisture even during exceptional summer drought periods positively influence water supply, reducing the growth stress. But the dominance of cloudy weather recorded on the Vosges crest limits also tree growth by limiting photosynthesis gains, through the following coupled processes: low radiations during the day decrease photosynthesis while respiration during the night is enhanced by the cloudy sky (clouds prevent infra red radiations to escape in the sky and send them to the soil, which attenuates temperature fall during night). Temporal decrease in tree ring widths during cloudy summers were also observed by several authors in the Alps (Dittmar *et al.* 2003, Dittmar and Elling 1999, Desplanque *et al.* 1999, 1998, Rolland *et al.* 1999). The oceanic climate of the Vosges was proposed by Carbiener (1966) to explain the lower heights of the beech near the timber line. Harsh conditions near the crest may also explain the number of multi-stemmed trees close to the timber line (1200-1250 m) (Closset 2000).

On the contrary, growth reduction periods and pointer years dependent on severe winter frost (1940, 1942, 1962) were much more marked in altitude. These higher growth reductions already described in Rolland *et al.* 1999 were mainly correlated to heavy frosts near the summits, which prevented trees from absorbing soil water on growth renewal.

Growth inversions

Some years of growth were different than those registered on the regional curve or were shifted. Desplanque *et al* (1999) observed similar processes of growth inversions for firs in the Alps, and attributed it to geographical site variations. In the Vosges, the main factor may be the variations in snow cover, soil water retention or air hygrometry, very high in oceanic conditions. Snow cover may be particularly important some years on the summits (2 m from October to May >1100 m in 2003) while snow remains sparsely present at low altitudes. Years of high snow covering protected roots and needles from frost as observed in Bern for the white fir (Lenz et al 1987).

Pollution implications

Various pollution sources as input of nitrogen, increased atmospheric CO2 content, higher temperatures which increase the vegetation period were recognised to improve growth condition (Belindgard and Tessier sous press, Bert 1992, Jacoby *et al.* 1966, Villalba *et al.* 1997).

Growth increment detected by Becker and Picard since the middle of the last century in the Vosges was not visible on the Ventron cores. On the contrary, growth reduction was observed from 1970 till now for beech and fir trees ! This observation was also found at many sites at high altitudes (>1100m) between 1975 and 1995 (Schütt and Summerer 1983, Eckstein *et al.* 1984, Zech *et al.* 1991, Dittmar *et al.* 1997, Dittmar *et al.* 2003).

The photo-oxidants like ozone were proposed to be responsible for the reduction in growth potential and vitality of Common beech at these altitudes. Ozone interacts with growth patterns by modifying carbon storage, particularly in high air moisture (Seufert and Arndt 1989, Muzika *et al.* 2003, Shibley and Ashmore 2002, Wieser and Havraneck 1995).

Paradoxically, forests of the Ventron, considered as the best preserved sites for East of France, are the most influenced by the present day air pollution. Ozone reach high concentrations in the Alsace plain up to the Vosges summits because of the presence of heavily polluted towns nearby, particularly Strasbourg in the Rhine rift. Pollution would equally be transported by the dominate winds of West of France which met the first orogenic barrier in the Vosges.

5ème partie: SYNTHESE, DISCUSSION ET CONCLUSION

I. Synthèse

Les objectifs de l'étude étaient d'étudier par des critères appropriés le degré d'intégrité écologique des réserves intégrales du Ventron et du Frankenthal-Missheimle dans les Vosges cristallines.

Les résultats apportent des éléments nouveaux à la compréhension des hêtraies-sapinières de l'étage montagnard, évoluant sur fortes pentes. Ils soulignent notamment que l'architecture végétale et la régénération sont fortement influencées par le microclimat forestier et les conditions écologiques (altitude, latitude, exposition). L'architecture végétale influence en retour certains paramètres écologiques comme le microclimat lumineux, guidant la dynamique des taches de lumière, leur durée et leur intensité. Le régime lumineux joue également un rôle dans les conditions de croissance et les dimensions des arbres, et notamment dans les rapports entre diamètres et hauteur, dans le contexte de conditions écologiques particulières d'altitude et d'exposition et de dominants fortement ombrageants. La grande attente à l'ombre typique des forêts à dryades est bien démontrée par l'approche architecturale et la dendroécologie. Dans les conditions écologiques de ces forêts, les relations entre la composition de la canopée, le régime lumineux mais aussi les sols sont donc particulièrement importantes à considérer, en égard des conditions difficiles des forêts des étages proches du subalpin.

Les résultats obtenus sur la distribution des âges et l'analyse de l'architecture actuelle indiquent que les événements créateurs de trouées sont restés de faible envergure depuis 1640, sauf durant une soixantaine d'années durant la première moitié du 19ème siècle, et qu'ils ont été continus, en fonction de la dynamique d'ouverture de la canopée. Ces ouvertures n'ont pourtant pas interféré sur le lent processus de stabilisation de la forêt à l'égard de l'action de l'Homme.

Ces résultats obtenus dans les zones étudiées des Vosges soulignent l'hétérogénéité spatio-temporelle de l'architecture forestière dans certaines portions forestières des Hautes Vosges et donc d'un niveau de naturalité relativement élevé, notamment au Ventron. La large palette de diamètres et de hauteurs, la distribution des âges et des espèces sont autant de traits communs aux forêts ayant évolué de manière spontanée. L'importance du bois mort et les discontinuités des semis sont également des caractéristiques régulièrement soulignées dans les forêts

naturelles d'Europe et d'Amérique du nord (Jones 1945, Lemée 1978, Mayer et Neumann 1981, Peterken 1996, Schnitzler 2002, Vallauri *et al.* 2002).

Le niveau d'intégrité est cependant bien loin d'être optimal: le site de Ventron ne s'est pas encore affranchi des perturbations anthropiques passées. Malgré la présence continuelle d'un couvert forestier (arbres de plus de 300 ans), la banque de graines présente encore de nombreuses similarités avec celles des milieux ouverts, et les ouvertures de la canopée provoquées par l'Homme sont encore relativement récentes (moins de 100 ans). Le rôle de l'Homme n'est donc pas négligeable dans l'évolution temporelle de la core area. La coïncidence est en effet frappante entre l'augmentation significative des densités de populations humaines sur les crêtes, le développement des pâturages d'altitude, les coupes sauvages nécessaires à la fabrication des fromages et la vie des habitants (Garnier 1998), et la colonisation relativement massive d'arbres (68 !) dans la core area entre 1800 et 1860. D'autres activités humaines, directes ou indirectes, ont joué un rôle significatif sur la sylvigenèse dans la réserve. Les pluies acides, associées à un événement naturel, les fortes concentrations à l'ozone, la sécheresse de 1976, ont ainsi tué nombre de conifères dans les Vosges. Cela pourrait expliquer l'importance des gros conifères morts (épicéas et sapins) dans les sites étudiés.

La comparaison avec un site considéré comme référence de sylvigenèse, la réserve de Slatioara en Roumanie, souligne des différences architecturales importantes entre les dominants, liés aux conditions écologiques. La forêt de Ventron évolue en conditions relativement difficiles, ce qui empêche la forêt d'atteindre l'architecture décrite dans la littérature et constatée à Slatioara: une canopée continue de hêtres surmontée d'individus très vieux et épars de grands conifères. L'agrégation très nette des sous-étages en fonction des puits de lumière est à l'inverse similaire dans les deux cas.

II. Discussion et conclusion

Perspectives d'études

Les outils qui ont été employés dans l'analyse de la naturalité et de la fonctionnalité de ces forêts ont permis de mettre en avant de nombreux aspects du système forestier. Ils ont permis d'étudier l'aspect dynamique, fonctionnel et historique dans un contexte géographique particulier. Etant étroitement liés les uns aux autres, ces outils ont permis l'étude très fine de la fonctionnalité de la forêt. Outre les nombreuses informations qu'elles prodiguent, ces

méthodes restent très lourdes dans leur utilisation, tant au niveau des contraintes de terrain que dans leur compréhension.

D'autres études tout aussi spécifiques (relation pédofaune/ architecture, mycologiques etc...le champ d'investigation est infini) auraient également pu être employées dans cette analyse et le seront peut-être dans le futur.

Les sites d'études choisis dans les Vosges peuvent être considérés comme sites de référence dans la mesure où les forêts étudiées présentent de nombreux caractères de naturalité. Cette forêt après avoir subi quelques perturbations anthropiques, au début du 19ème siècles, est en phase d'évolution vers meilleure fonctionnalité en digérant lentement les impacts passés de l'Homme. Ces sites constitueront des sites de référence encore plus performants dans quelques dizaines d'années. Il est d'ores et déjà important de les laisser évoluer et de s'y référer. Ils peuvent être considérés comme sites de références dans la mesure où les stations qui lui sont comparées présentent les mêmes conditions de développement. Ces sites ne constituent cependant qu'une référence aux milieux montagnards proches des crêtes, pour les raisons écologiques précitées.

Gestionnaires et naturalistes manquent cruellement de milieux de référence en Europe. Les forêts, même gérées selon des principes proches de la nature sont très différentes des forêts primaires. Personne ne peut imiter à la perfection la Nature et une futaie irrégulière n'atteindra jamais le degré de naturalité d'une forêt laissée à sa libre évolution, surtout si aucun îlot de sénescence n'est maintenu! Ce serait d'ailleurs là remplir le rôle des réserves naturelles vis-à-vis des autres formations forestières de la chaîne des Vosges, et plus largement, de l'ensemble des complexes atlantiques des hêtraies-sapinières, très artificialisées en Europe.

Il est donc important de définir d'autres sites de références afin d'appréhender le fonctionnement global des hêtraies-sapinières. Plus ils sont nombreux et variés, meilleure sera l'approche descriptive du massif. De nombreuses réserves naturelles, protégeant des zones forestières diversifiées, pourraient permettre l'implantation d'autres sites de références dans les Vosges (Guebwiller, Machais, Ballons comtois). La variabilité de conditions écologiques des sites d'études permettrait d'appréhender au mieux la fonctionnalité de la hêtraie-sapinière dans son ensemble.

Perspectives de gestion

L'intérêt des réserves naturelles du Ventron et du Frankenthal devrait augmenter dans les décennies à venir, si le statut de réserve intégrale est maintenu. Il serait grandement amélioré

sur le long terme si les surfaces actuelles totalement préservées étaient agrandies au maximum, en intégrant les zones actuellement en gestion intensive ou en reconversion vers une gestion plus douce. La décision d'augmenter les surfaces en réserve intégrale me semble un choix de gestion tout à fait justifiable du point de vue écologique et philosophique.

Cela permettrait à nos descendants de pouvoir juger, dans quelques siècles, de l'évolution de l'étage montagnard selon tous les gradients écologiques présents sur ce versant.

L'extension des surfaces de protection intégrale permettrait d'inclure toutes les interactions inhérentes au développement forestier et aux populations qui la composent. Ces surfaces permettraient également d'amoindrir les impacts humains par la restauration des interconnections entre les milieux fragmentés. De manière générale, plus grande est l'échelle spatiale, plus grande est l'hétérogénéité de l'environnement, et plus est élevée la diversité biologique (Tilman *et al.* 1997). Les échelles trop petites sous susceptibles de sous-estimer l'importance du rôle joué par la biodiversité.

Une mise en réserve intégrale totale sur la réserve naturelle serait peut-être favorable à une reprise des populations de grand tétras, qui ont été éradiqués relativement récemment dans cette zone en raison de la gestion forestière intensive par plantations, concomitante avec l'augmentation des dérangements, notamment en hiver.

Toutefois, ce serait une erreur de penser que, même si la totalité de la réserve était protégée par le statut de réserve intégrale, les forêts préservées pourraient atteindre les niveaux de naturalité très élevés, tant qu'elles resteront, comme bien des réserves naturelles actuelles en Tchéquie ou en Roumanie, isolées au milieu d'écosystèmes artificialisés.

Seuls de grands massifs intégrant des surfaces conséquentes en forêts non touchés, entourés de forêts dirigées selon des principes de gestion durable pourront améliorer l'intégrité écologique des hêtraies-sapinières vosgiennes (Duchiron 2003). La gestion forestière appliquée aux zones alentours doit préconiser le prélèvement de bois, sur de petites surfaces, afin d'imiter les régimes de stress et de perturbation des forêts matures qui créent le plus souvent de petites ouvertures.

Ces petites ouvertures sont propices au développement des espèces dominantes tolérantes à l'ombrage qui croissent par paliers successifs dans les cheminées écologiques. Elles évitent l'érosion du sol, et diversifient les capacités alimentaires du territoire.

La mise en réserve des forêts ne doit en aucun cas être considérée comme une mise « sous cloche » qui permettrait une gestion trop intensive (ce qui serait une forme de déculpabilisation).

Ces forêts naturelles doivent rester fonctionnelles avec les forêts avoisinantes, accueillantes pour l'Homme, et source d'inspiration.

Afin d'améliorer encore plus la fonctionnalité de ses forêts, sans bulldozer et sans fusil, d'autres initiatives audacieuses devraient donc être prises à une échelle du massif vosgien tout entier: recherche d'un équilibre naturel prédateur/proie par l'acceptation du retour des prédateurs disparus en voie de reconquête territoriale, modifications des pratiques de chasse, limitation des impacts touristiques.

BIBLIOGRAPHIE

Abrams M.D., Orwing D.A. 1996. A 300-year history of disturbance and canopy recruitment for co-ocuring white pine and hemlock on the Allegheny Plateau, USA. Journal of Ecology 84: 353-363.

Abrams M.D., Copenheaver C.A., Terazawa K., Umeki K., Takiya M., Akashi N. 1999. A 370-year dendroecological history of an old-growth *Abies-Acer-Quercus* forest in Hokkaido, northern Japan. Canadian Journal of Forest Research 29: 1891-1899.

Abrams M.D., Copenheaver C.A. 1999. Temporal variation in species recruitment and dendroecology of an old-growth white oak forest in the Virginia Piedmont, USA. Forest Ecology and Management 124: 275-284.

Abrams M.D., Orwing D., DeMeo T.E. 1995. Dendroecological analysis of successional dynamics for a presettlement-origin white pine–mixed oak forest in the southern Appalachians, USA. Journal of Ecology 83: 123-133.

Abrudan I.V., Mather R.A. 1999. The influence of site factors on the composition and structure of semi-natural mixed-species stands of beech (*Fagus sylvatica*), silver fir (*Abies alba*) and norway spruce (*Picea abies*) in the upper Draganul watershed of north-west Romania. Forestery 72: 87-93.

Adamus P.R., Brandt K. 1990. Impacts on quality of inland wetlands of the United States: a survey of indicators, techniques and applications of community biomonitoring data.U.S Environmental Protection Agency, Environmental Research Laboratory. Corvalis OR, USA, 406p.

Advocat A., Stoehr B., Untereiner A. 1998a. Les espèces végétales protégées par la loi de la Réserve Naturelle du Frankenthal-Missheimle (Stosswhir, Haut-Rhin, France). Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Colmar 63: 27-51.

Advocat A., Stoehr B., Untereiner A. 1998b. *Hookeria lucens* (Hedw.) Sm. et *Shistostega pennata* (Hedw Web.& Mohr) bryophytes méconnues des Vosges. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Colmar 63: 85-88.

Advocat A., Stoehr B., Untereiner A. 1998c. *Buxbaumia* Hedw. (Musci, Buxbaumiaceae), genre méconnu, mais sous doute relativement bien représenté dans les Vosges. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Colmar 63: 89-94.

Advocat A., Stoehr B., Untereiner A. 1998d Notules bryologiques. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Colmar 63: 95-101.

Advocat A., Stoehr B., Untereiner A. 1998e Contribution à la flore des Hautes-Vosges. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Colmar 63: 23-25.

Alexander K.N.A. 1998. The links between forest history and biodiversity: the invertebrate fauna of ancient pasture-woodlands in Britain and its conservation. The Ecological History of Europeans Forests, ed. by K.J. Kirby and C. Watkins. CAB International, Wallingford, pp.73-80.

Alexander K.N.A, Green E.E., Key R. 1996. The management of over mature tree populations for nature conservation-the basic guidelines. In: H.J. Read, Editor, Pollard and Veteran Tree Management II, Corporation of London, Burnham Beeches: 122–135.

Alnot L. 2002. Les groupements végétaux des herbages d'altitude soumis aux activités agricoles des hautes-chaumes des Vosges. Caractérisation phytosociologique, état de conservation, définition de bioindicateurs végétaux. Cas particulier de l'*Arnica montana* L. Rapport de synthèse. Université de Metz-Weleda-Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges. 22p.

Ammer C., Reinhard M., El Kateb H. 2002. Direct seeding of beech (*Fagus sylvatica* L.) in Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) stands-effects of canopy density and fine root biomass on seed germination. Forest Ecology and Management 159: 59-72.

André J. 1994. Régénération de la pessières à myrtille: allélopathie, humus et mycorhizes. Acta botanica Gallica 4: 551-558.

André J. 1997. La protection des systèmes forestiers, de leurs espèces structurantes aux processus hétérotrophes. Ecologie 28 (1): 85-89.

André J. 1998. Diversité et gestion écologique: place de la phase hétérotrophe du cycle sylvigénétique. Ecology 29 (1-2): 247-251.

Ashtom P.M.S., Harris P.G.T. 1998. Soil seed bank dynamics in relation to topographic position of a mixed-deciduous forest in southern New England, USA. Forest Ecology and Management 111: 15-22.

Augusto L., Dupouey J.L., Picard J F., Ranger J. 2001. Potential contribution of the seed bank in coniferous plantations to the restoration of native deciduous forest vegetation. Acta Oecologica 22: 87-98.

Ausmus B.S. 1977. Regulation of wood decomposition rates by arthropod and annelid populations. Bulletin d'Ecologie 25: 180-192.

Aussenac G. 1968. Observations sur les effets d'une gelée tardive. Revue Forestière Française 3: 204-211.

Aussenac G. 1973. Etude des gelées tardives avec les problèmes de reboisement. Annales des. Sciences Forestières 30 (2): 141-155.

Baradat P. 1966. Croissance comparée des différentes variétés d'épicéas (*Picea abies* Karst.) sous diverses conditions d'éclairement. ENGREF 92p.

Barot S., Gignoux J., Menaut J.C. 1999. Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. Ecology 80 (6):1987-2005.

Baskin C.C., Baskin J.M. 1998. Seeds. Ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. Academic Press. New York. 666p.

Becker M., Landmann G., Levy G. 1989. Importance des facteurs climatiques, sylvicoles et

stationnels dans le déperissement du sapin dans le massif vosgien (NE France). Air pollution and Forest decline. Meeting for specialists in Air Pollution Effects on Forest Ecosystems. IUFRO P2.05. Interlaken Switzerland. Oct. 2-8 1988. Birmensdorff 1989: 277-282.

Becker M. 1981. Ecologie du hêtre et de la hêtraie, caractérisation climatique de la hêtraie. Dans L Tacon F., Nepveu G., Pardé J., Perrin R., Timbal J. Le hêtre. Editions Lavoisier Paris: 71-77.

Becker M. 1985. Le dépérissement du sapin dans les Vosges. Quelques facteurs liés à la détérioration des cîmes. Revue Forestière Française 37: 281-287.

Becker M. 1987. Bilan de santé actuel et rétrospectif du sapin (*Abies alba* Mill.) dans les Vosges. Etude écologique et dendrochronologique. Ann. Sci. For. 44 (4): 379-402.

Becker M. 1989. The role of climate on present and past viatality of silver fir forests in the Vosges mountains of northeastern France. Canadian Journal of Forest Research 19: 1110-1117.

Becker M., Drapier J. 1985. Rôle de l'allélopathie dans les difficultés de régénération du sapin (*Abies alba*). Propriétés phytotoxiques des hydrosollubles d'aiguilles de sapin. Acta Oecologica, oecol. Plant 5. (19): 326-347.

Becker M., Bennett P. 1980. Propriétés allopathiques d'une graminée forestière: la grande fétuque (*Festuca altissima*). 6ème Colloque International sur l'Ecologie et la Biologie des Mauvaises Herbes. Comptes rendus COLUMA-EWRS (2), 451-460. Dans: Drapier J. 1985. Les difficultés de régénération naturelle du sapin (*Abies alba*) dans les Vosges, étude écologique. Revue Forestière française 37 (1): 45-55.

Bekker R.M., Bakker J.P., Grandin U., Kalamees R., Milberg P., Poschold P., Thompson K., Willems J.H. 1998. Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. Functional Ecology 12: 834-842.

Bennet P. 1979. Les diverses manifestations de l'allélopathie en écologie végétale. Etude expérimentale d'un cas particulier: grande fétuque (*Festuca sylvatica* Vil.) et sapin (*Abies alba* Mill.) DEA en Biologie Forestière. Université de Nancy I. 36p + annexes.

Benzécri JP. et collaborateurs. 1981. L'analyse des données, Tome II: L'analyse des correspondances-Dunod. Paris, 632p.

Bernadzki E., Bolibok L., Brzeziecki B., Zajaczkowski J., Zybura H. 1998. Compositional dynamics of natural forests in Bialowieza National Park, northeastern Poland, Journal of Vegetation Science 9 (2): 230-235.

Bert G.D. 1992. Influence du climat, des facteurs stationnels et de la pollution sur la croissance et l'état sanitaire du sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) dans le Jura. Étude phytoécologique et dendrochronologique. Thèse, Université de Nancy I, 200 p.

Blutel Y. 1968. Le sapin pectiné, essence d'ombre ou souffre-douleurs? Revue Forestière Française 9: 573-579.

Bogenrieder A. 2001. Schwarzwald und Vogesen - ein vegetationskundlicher Vergleich. Mitteilungen des Badischen Landesvereins für Naturkunde und Naturschutz 17: 745-792.

Bonne G. 2001. Etude de la fréquence estivale: analyse comparative été 1996-été 2001. La route des crêtes secteur col du calvaire – Rothenbachkopf. 18p + annexes.

Bonneau M. 1995. Fertilisation des forêts dans les pays tempérés. ENGREF, Nancy, 367p.

Bonneau M., Faivre P., Gury M., Hétier J.M., Le Tacon F. 1978 Carte pédologique de la France à 1/100000. Notice explicative, Saint-Dié. INRA, Service d'Etude des Sols et de la Carte Pédologique de la France, 11.

Booth D.E. 1994. Valuing nature: the decline and preservation of old-growth forests. London, Rowman and Littlefield.

Bormans F.H., Linkens G.E. 1979. Pattern and process in a forested ecosystem. Springer Berlin 253 pp.

Bossuyt B., Hermy M. 2001. Influence of land use history on seed banks in European temperate forest ecosystems: a review. Ecography 24: 225-238.

Bossuyt B., Heyn M., Hermy M. 2002. Seed bank and vegetation composition of forest stands of varying age in central Belgium: consequences for regeneration of ancient forest vegetation. Plant Ecology 162: 33-48.

Boudot J.P. 1976. Ecologie du paysage et processus de pédogénèse sur les grauwackes de la série du Markstein (Hautes-Vosges). Thèse, Université Louis Pasteur. Strasbourg, 153p.

Bradshaw R., Holmqvist B. 1999. Danish forest development during the last 3000 years from regional pollen data. Ecography 22: 53-62.

Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensoziologie 3rd. Ed. Springer Wien, A.T.

Brethes A., Brun J.J., Jabiol B., Ponge J.F., Toutain F. 1992. Typologie des formes d'humus. In: Baize D.,Girard M.C. Référentiel Pédologique, Association Française pour l'Etude du sol, INRA, Paris: 177-192.

Brown A.H.F, Oosterhuis L. 1981. The role of buried seed in coppicewoods. Biological Conservation 21: 19-38.

Brunet J. 1993. Environmental and historical factors limiting the distribution of rare forest grasses in south Sweden. Forest Ecology and Management 61: 263-275.

Brunner I., Rigling D., Egli S., Blaser P. 1999. Response of Norway spruce seedlings in relation to chemical properties of forest soils. Forest ecology and Management 16: 71-81.

Brust G.E., House G.J. 1988. Weed seed destruction by arthropods and rodents in a low-input soybean agroecosystem. American Journal of Alternative Agriculture 3: 19-25.

Brzeziecki B., Kienast F. 1994. Classifying the life-history strategies of trees on the basis of the Grimian model. Forest Ecology and Management 69: 167-187.

Bücking W. 2000. Bannwald « Feldsee » im Schwartzwald: In: Zur Vegetation und Geschichte des Feldseewaldes, Struktur des Fedseewaldes, Beschreibung des Waldstruktur im Bannwald « Fedeseewald ». Anhand von Luftbildern. Heft 21.

Burkhart H.E., Tam A. 1992. Predictions from growth and yield models of the performance of mixed-species stands. In: Cannell M.G.R., Malcolm D.C., Robertson P.A. (eds) The Ecology of mixed-species stands of trees. Blackwell, Oxford pp. 21-34.

Bustamante R.O., Simonetti J.A. 2000. Seed predation and seedling recruitment in plants: the effect of the distance between parents. Plant Ecology 147: 173-183.

Camaret S. 1997. Rôle des perturbations dans la dynamique des pessières d'altitude. Impact des ouvertures artificielles et naturelles sur la régénération et le développement d'un peuplement forestier. Thèse, Université de Savoie, 264p + annexes.

Cao K.F., Ohkubo T. 1999. Suppression and release during canopy recruitment in *Fagus crenata* and *Acer mono* in two old-growth beech forest in Japan. Plant Ecology 145: 281-290.

Carbiener D. 1995. Les arbres qui cachent la forêt. La gestion forestière à l'épreuve de l'écologie. Edisud, Aix en provence, 243p.

Carbiener R. 1966. La végétation des Hautes-Vosges dans ses rapports avec les climats locaux, le sol et la géomorphologie. Comparaison à la végétation subalpine d'autres massifs montagneux à climat « allochtone » d'Europe Occidentale. Thèse de doctorat d'état, Université d'Orsay, 75p + annexes.

Cenusa R. 1993. The network of ecological potential and its role in the self-conservation of spruce natural forest (virgin forest) Brasov, rapport interne.

Cenusa R. 2001. Les montagnes de Calimani. Les forêts vierges de Roumanie, Giurgieu, Donita, Bandku, Radu, Cenusa, Dissescu, Stoiculescu, Biris. ASBL Forêt wallone. pp 179-184.

Chauvet M., Olivier L. 1993. La biodiversité: enjeu planétaire. Paris, Ed. Sang de la terre.

Chazdon R.L., Pearcy R.W. 1986. Photosynthetic light environments in a lowland and tropical rain forest in Costa Rica. Journal of Ecology 72: 533-564.

Cleaveland M. K. 1980. Dating tree rings in the eastern United states. In: Feret P.P., Sharik TL (eds) Proceedings, dendrology in the eastern deciduous forest biome. Virginia Polytechnic Institute, Blacksburg, Virginia pp. 110-124.

Closset D., Molter D. 1999. Etude architecturale d'une hêtraie-sapinière dans la Réserve Naturelle du Frankenthal-Missheimle. Parcelle 46b. Université de Metz - Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges. Rapport interne, 12p + annexes.

Closset D, Schnitzler A. 2000a. Sylvigenèse de la hêtraie d'altitude. DEA Sciences agronomiques. Université de Metz - ENSAIA. INPL Nancy, 34p + annexes.

Closset D., Schnitzler A. 2000b. Naturalité de la hêtraie d'altitude dans la réserve naturelle du Frankenthal-Missheimle. Université de Metz - Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges. Rapport interne, 37p + annexes.

Closset D., Schnitzler A. 2001. Etude comparative des différents protocoles de recherche appliqués aux forêts d'Europe à caractère naturel. Université de Metz – Parc Naturel régional des Ballons des Vosges. Rapport interne, 34p.

Closset-Kopp D., Schnitzler A. 2004a. Dynamique de la hêtraie-sapinière dans la réserve naturelle du Massif de Grand Ventron. Université de Metz - Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges. Rapport interne, 99p + annexes.

Closset-Kopp D., Schnitzler A. 2004b. Dynamique de la hêtraie-sapinière dans la réserve naturelle du Frankenthal-Missheimle. Université de Metz - Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges. Rapport interne, 55 p + annexes.

Closset-Kopp D., Schnitzler A. (a). Contribution à l'étude des groupements végétaux de deux réserves intégrales forestières dans les Vosges cristallines. Soumise à Phytocoenologia.

Closset-Kopp D., Schnitzler A. (b). Tree-ring growth variablilty and sylvigenetic process in a preserved mixed stand of the Vosges mountains (France). Soumise à Plant Ecology.

Closset-Kopp D., Schnitzler A, Aran D. Seed bank, vegetation and gap dynamics in a mixed beech-fir forest in the Vosges. Soumise à Functinal ecology.

Closset-Kopp D., Schnitzler A., Aran A., Schwoehrer C. 2004. Forest dynamics in natural, mixed-beech woodlands of the Upper Vosges. Biodiversity and Conservation. Sous-presse.

Conquest L.L. Ralph S.C. 1998. Statistical design and analysis considerations for monitoring and Assessment. In Naiman R.J., Bilby R.E. (eds) River ecology and management: lessons from the pacific coastal ecoregion. Springer Verlag, New-York: 455-475.

Connel J.H., Slatyer R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. The American Naturalist. Vol. 111, n° 982, 1119-1144.

Cook E., Kairiukstis L. 1992. Methods of Dendrochonology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 393 p.

COST Action E4 EU 1999. (European corporation in science and technology). Forest Research Network Final report. Mission, goals, outputs, recommendations, linkage and patterns. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg.

Crow T.R. 1990. Old growth and biological diversity: a basis for sustainable forestery. Faculty of Forestery. University of Toronto. Old Growth Forest...What are they? How do they work? Toronto, Faculty of Forestery University of Toronto: 46-62.

Cuevas J.G. 2003. Gap characteristics in relation to forest structure and implications for southern beech forest dynamics. Can. J. For. Res. 33: 1915-1922.

Décamps H., Décamps O. 2001. Méditerranean Riparian Woodlands. Rapport MedWet. 139p.

Denslow J.S., Schultz J.C., Vitousek P.M., Strain B.R. 1990. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. Ecology 71: 165-179.

Desplanque C., Rolland C, Michalet R. 1998. Dendroécologie compare du sapin (*Abies alba*) et de l'épicéa commun (*Picea abies*) dans une vallée alpine de France. Canadian Journal of Forest Research 28: 737-748.

Desplanque C., Rolland C., Schweingruber F.H. 1999. Influence of species and abiotic factors extreme ring modulation: *Picea abies* and *Abies alba* in Tarentaise and Maurienne (French alps). Trees, structure and Function 13: 218-227.

Diaci J. 2002. Regeneration dynamics in a Norway spruce plantation on a silver fir-beech site in the Slovanian Alps. Forest Ecology and Management 161: 27-38.

Dittmar C., Elling W. 1999. Jahrringbreite von Fichte und Buche in Abhängigkeit von Witterung und Höhenlage. Forstwissenschaftliches Centralblatt 118: 251-270.

Dittmar C., Zech W., Elling W. 2003. Growth variations of Common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe – a dendrological study. Forest Ecology and Management 173: 63-78.

Dittmar C., Zech W., Moravcik P., Podrazsky V. 1997. Diameter growth of healthy and declining beech (*Fagus sylvatica* L.) in North Bohemia mountains. Lesnictvi For. 43: 259-268.

Dobremez J.F., Gallet C., Pellissier F. 1995. Guerre chimique chez les végétaux. La recherche 26: 912-916.

Doll D. 1986. Les méfaits des guerres sur les forêts du canton de Munster. Revue Forestière Française. 38 (2) p165-171.

Drake D.R. 1998. Relationships among the seed rain, seed bank and vegetation of a Hawaiian forest. Journal of Vegetation Science 9: 103-112.

Drapier J. 1983. Les difficultés de régénération des sapinières vosgiennes, importance de l'humus et rôle de l'allélopathie. Thèse, université de Nancy, 109p + bibliographie + annexes.

Drapier J. 1985. Les difficultés de régénération naturelle du sapin (*Abies alba*) dans les Vosges, étude écologique. Revue Forestière Française 37 (1): 45-55.

Drapier J. 1991. Potentialité des stations forestières des Vosges alsaciennes. Inventaire Forestier National, 75p + annexes.

Drillon V. 1987. Les Vosges avec ou sans Tétras. Office National des Forêts.

Duchaufour P. 1953. Régénération de l'épicéa et pédologie. Revue Forestière Française 4: 257-268.

Duchaufour P., Bonneau M. 1959. Une nouvelle méthode de dosage du phosphore assimilable dans les sols forestiers. Bulletin de l'Association Française pour l'étude du sol 4: 193-198.

Duchiron Marie-Stella. 2003. Structures forestières. Dynamique, modélisation, conséquences pour l'écosystème. Ed. par l'auteur. Nancy, 423p.

Dynesius M., Jonsson B. G. 1991. Dating uprooted trees: comparison and application of eight methods in a boreal forest. Can. J. Forest Res. 21: 655-665.

Dswonko Z., Loster S. 1988. Species richness of small woodlands in the western Carpathian foothills. Vegetatio 76: 15-27.

Eckstein D., Richter K., Aniom R.W., Quiehl F., 1984. Dendroklimatologische untersuchungen zum Buchensterben im südwestlichen Vogelsberg. Forstwissenschaftliches Centralblatt 103: 274-290.

Edelin C. 1977. Images de l'architecture des conifères. Thèse, Université de Montpellier, 255p.

Edelin C. 1986. Stratégie de réitération et édification de la cime chez les conifères. Naturalia monspeliensis, Coll. "l'Arbre": 139-158.

Edelin C. 1991. Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation, p: 127-154. In: C. Edelin (ed.), L'Arbre. Biologie et Développement. Naturalia Monspelliensia, 2nd International Tree Conference, Montpellier.

Ellenberg H. 1988. Vegetation ecology of central Europe. Cambridge University Press, 731p.

Fahey T. 1990. Old growth and biological diversity: a basis for sustainable forestery. Faculty of Forestery. University of Toronto. Old Growth Forest...What are they? How do they work? Toronto, Faculty of Forestery University of Toronto: 36-48.

Faille A., Lemée G., Pontailler J.Y. 1984. Dynamique des clairières d'une forêt inexploitée (réserve biologique de la forêt de Fontainebleau). Acta oecologia 5 (1): 35-51.

Falinski J.B. 1986. Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests. Ecological studies in Bialowieza forests. DR W. Junk publisher, Boston, 534p.

Fanta J. 1981. *Fagus sylvatica* L. und das *Aceri-Fagetum* an der Alpinen Waldgrenze in mittel-europäischen Gabirgen. Vegetatio 44: 13-24.

Favre J.M. 1998. Caractérisation écologique, morphologique et génétique de l'écotype vosgien de l'épicéa vosgien commun. Etude de la variabilité écotypique en vue de la conservation, de la biodiversité et de l'utilisation de matériel biologique mieux adapté pour le repeuplement des milieux perturbés. Rapport Final, ENGREF-Université de Nancy I, 72p.

Foltete J.M. 1995. Caractérisation et organisation spatiale de la structure des peuplements forestiers de la réserve naturelle du Ravin de Vallebois. Contribution à la mise en place d'un suivi à long terme de la sylvigenèse des érablaies et hêtraies.

Fox J.F. 1977. Alternation and coexistence of tree species. The American Naturalist, III (977), 69-89.

Franklin J.F., Shugart H.H., Harmon M.E. 1987. Tree death as an ecological process. The cases, consequences and variability of tree mortality. Bioscience 37 (8): 550-556.

Franks D.A., McNaughton F. 1991. Stability increases with diversity in plant communities: empirical evidence from the 1988 Yellowstone drought. Oikos 62: 360-362.

Frazer G.W., Canham C.D., Lertzman K.P. 1999. Gap Light Analyser (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Copyright 1999. Simo, Fraser University, Burnaby, British Columbia and Institute of Ecosystem studies, Millbrook, New-York.

Frère L. 2001. Les mille et une forêts. Vie et disparition. Greenpeace. Ed. Favre.

Fritts H.C., Swetnam T.W. 1989. Dendroecology: A tool for evaluating variations in past and present forest environments. Adv. Ecol. Res. 19: 111-188.

Fritts H.C. 1976. Tree ring and climate. Academic Press, N. Y. 567 pp.

Führer E. 2000. Forest functions, ecosystem stability and management. Forest Ecology and Management. 132: 29-38.

Garnier E. 1994. L'Homme et son milieu: le Massif du Grand Ventron à travers les âges. Compte rendu d'études. Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges. Rapport interne.

Garnier E. 1998. Jalons pour une histoire de l'environnement: la réserve naturelle du Frankenthal-Missheimle. Relations des sociétés et du milieu. Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges. Rapport interne, 59p.

Génot J.C. 1998. Ecologiquement correct ou protection contre nature? Edisud.

Gerlach J.P., Reich P.B., Puettman K., Baker T. 1997. Species diversity and density affect tree seedling mortality from Armillia root rot. Canadian Journal of Forest Research 27: 1509-1512.

Gilg O. 1995. L'avifaune forestière nicheuse de la réserve naturelle du Massif du Grand Ventron. Compte rendu d'étude. Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges. Rapport interne.

Gilg O. 1997. Eléments d'évaluation de la naturalité des écosystèmes forestiers vosgiens. Eléments conceptuels et méthodologiques, application aux hêtraies-sapinières de la Réserve Naturelle du Massif du Grand Ventron. DEA, Université d'Aix Marseille.

Gilg O., Schwoehrer C. 1999. Evaluation de l'importance du patrimoine naturel forestier (forêts subnaturelles et réserves forestières intégrales) dans le réseau des réserves naturelles.

Giurgiu V., Donita N., Banduiu C., Radu S., Cenusa R., Dissescu R., Stoiculescu C. 2000. Les forêts vierges de Roumanie. ASBL Forêt Wallonne (eds).

Givnish T.J. 1984. Leaf and canopy adaptations in tropical forests. Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics (eds. Medina E., Mooney H.A. and Vasques-Yanes C.), Junk, The Hague, pp 51-83.

Gliemeroth A.K. 1995. Paläoökologische Untersuchungen über die letzten 22000 Jahre in Europa. Akademie des Wissenschaften und der Literatur-Mainz, Fisher-Verlag. Dans. Schnitzler A., Mercier J.L. 2001. Le sapin dans les Vosges au cours des dernières interglaciaires. Dans: Le sapin: enjeux anciens, enjeux actuels. Eds. L'Harmattan, Paris 12-29.

Grassi G., Bagnaresi U. 2001. Foliar morphological and physiological plasticity in *Picea abies* and *Abies alba* saplings along a natural light gradient. Tree Physiology 21 (12-13): 957-967.

Grime J.P. 1989. Plant strategies and Vegetation Processes. Wiley, Chichester, UK.

Groupe Tétras Vosge 1995. Le grand tétras. Question de survie. Annales des journées techniques du Groupe Tétras Vosges, 2 et 3 décembre 1995.

Gutiérrez E., Vellejo V.R., Romanà J., Fons J. 1991. The subantartic *Nothofagus* forest of Tierra del Fuego: distribution, structure and production. Oecol. Aquat. 10: 351-366.

Hallé 1999. L'éloge de la plante. Pour une nouvelle biologie. Seuil, Paris.

Hallé F., Oldeman R.A.A. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson, Paris.

Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. 1978. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Springer-Verlag, Berlin.

Harding P.T., Rose F. 1986. Pasture-woodlands in lowland Britain. Institue of Terrestrial Ecology, Abbots Ripton.

Haug C. 2003. Les incidences de la desserte forestière sur les sols et le système hydrographique dans la réserve naturelle du Massif du Grand Ventron. Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges; Rapport interne, 59p.

Hay M.E., Fuller P.J. 1981. Seed escape from heteromyid rodents: the importance of microhabitat and seed preference. Ecology 62: 1395-1399.

Heim D. 1984. Gibier et sylviculture dans les forêts d'altitude de la subdivision de St Dié-Fraize, Vosges. Rapport ONF, 23p + annexes.

Helle T., Järvinen O. 1986. Population trends in North Finnish land birds in relation to their habitat selection and changes in forest structures. Oikos 46: 107-115.

Hermy M., Honnay O., Firbank L., Grashof-Bokdam C., Lawesson J.E. 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for conservation. Biological Conservation 91: 9-22.

Heuzé P. 2002. Impact à moyen terme des grands herbivores sauvages sur le renouvellement de la hêtraie-sapinière des hautes-vosges. Thèse Université de Metz, 153p.

Hoofgard A. 1993. 50 years of change in a Swedish boreal old-growth *Picea abies* forest. Journal of Vegetation Science. 4: 773-782.

Honnay O., Bossuyt B., Verheyen K., Butaye J., Jacquemyn H., Hermy M. 2002. Ecological perspectives for the restoration of plant communities in European temperate forests. Biodiversity and Conservation 11: 213-242.

Hopkins M.S., Graham A.W. 1984. Viable soil seed bank in disturbed lowland tropical rainforest sites in North Queensland, Australia. Australian Journal of Ecology 9: 71-79.

Husson J.P. 1988. Les forêts du département des Vosges, 1820-1945, le temps des transformations décisives. Annales de la Société d'Emulation des Vosges: 85-94.

Innis S.A, Naiman R.J., Elliot S.R. 2000. Indicators and assessment methods for measuring the ecological integrity of semi-aquatic terrestrial environments. Hydrobiologia 422/423: 111-131.

Issler E. 1924. Les associations végétales des Vosges méridionales et de la plaine rhénane avoisinante. 1. Les forêts (fin). Bull. Soc. Hist. Nat. Colmar, Tom. 19: 1-109.

Issler E. 1925. Les Association végétales des Vosges méridionales et la plaine rhénane avoisinante. Première partie les forêts. Bulletin de la société d'Histoire Naturelle de Colmar. Nouvelle série Tome XIX.

Jacoby G.C., d'Arrigo R.D., Davaajamts T., 1996. Mongolian tree rings and 20th-century warming. Science 273: 771-773.

Jankowska-Blaszczuk M., Grubb P.J. 1997. Soil seed bank in primary and secondary deciduous forest in Bialowieza, Poland. Seed Science Research 7: 281-292.

Jankowska-Blaszczuk M., Kwiatkowska A.J., Panufnik D., Tanner E. 1998. The size and diversity of the soil seed banks and the light requirements of the species in sunny and shady natural communities of the Bielowieza Primeval Forest. Plant Ecology 136: 105-118.

Jedrzejewska B., Okarma H., Jedrzejewski W., Milkowski L. 1994. Effects of exploitation and protection on forest structure, ungulate density and wolf predation in Bialowieza Primeveral Forest, Poland. Journal of Applied Ecology 31: 664-676.

Johnson R.D., Lacey C.J. 1983. Multi-stemmed trees in Rainforest. Aust. J. Bot. 31: 189-195.

Johnson E.A., Miyanishi K., Weir J.M.H. 1995. Old-growth, disturbance and ecosystem management. Canadian Journal of Botany 73: 918-926.

Jones E. W. 1945. The structure and reproduction of the virgin forest of the north temperate zone. New Phytologist 44: 130-148.

Kalis 1984. L'indigénat de l'épicéa dans les Hautes-Vosges. Revue de Paléobiologie, volume spécial: 103-115.

Karr J. R., Dudley D.R. 1981. Ecological perspectives on water quality goals. Environmental Management 5: 55-68.

Kellman M. 1996. Redefining roles - plant community reorganization and species preservation in fragmented systems. Glob. Ecol. Biogeogr. Lett. 5: 111-6.

Kelrick M.I., MacMahon J.A., Parmenter R.R., Sisson D.V. 1986. Native seed preference of shrub-steppe rodents, birds and ants: the relationships of seed attributes and seed use. Oecologia 68: 327-337.

Kjellsson G. 1992. Seed banks in Danish deciduous forests: species composition, seed influx and distribution pattern in soil. Ecography 15: 86-100.

Kollmann N.J., Buschor M. 2002. Edges effects on seed predation by rodents in deciduous forests of northern Switzerland. Plant Ecology 164: 249-261.

Kohm K.A, Franklin J.F. 1996. Creating a forestery for the Twenty-First Century. Island Press. USA.

Koop H. 1989. Forest dynamics. Silvi star: a comprehensive monitoring system. Springer-Verlag, Berlin 229p.

Koop H., Hilgen P. 1987. Forest dynamics and regeneration mosaic shifts in unexploited beech (*Fagus sylvatica*) stands at Fontainebleau (France). Forest Ecology and Management 20:135-150.

Korpel S. 1982. Degree of equilibrum and dynamical changes of the forest on example of a natural forest of Slovakia. Acta Fac. For. Zvolen, Czechoslowakia 24: 9-31.

Korpel S. 1987. Dynamics of the structure and development of natural beech forests in Slovakia. Acta Fac. For. Zvolen, Czechoslowakia 29: 59-85.

Korpel S. 1995. Die Urwälder der Westkarpaten. Gustav Fisher, Stuttgart, 310p.

Kostel –Hugues F., Young T.P., McDonnel M.J. 1998. The soil seed bank and his relationship to the aboveground vegetation in deciduous forest in New-York city. Urban Ecosystems 2: 43-59.

Kramer H. 1982. Kurzfristige Zuwachsreaktionen bei Buche in Abhängigkeit von Witterung und verschiedenen Baummerkmalen. Allg. Forst-u. Jagdz. 153 (4): 57-67.

Kuluvainen T., Juntunen P. 1998. Seedling establishment in relation to microhabitat variation in a windthrow gap in a boreal *Pinus sylvestris* forest. Journal of Vegetation Sciences 9 (4) 543-551.

Lämas T., Fries C. 1995. Emergence of a biodiversity conceptvin Swedish forestery policy. Water, Air, and Soil Pollution 82: 57-66.

Le Tacon F. 1981. Ecologie du hêtre et de la hêtraie, caractérisation édaphique. Dans: Le Tacon, Nepveu G., Pardé J., Perrin R., Timbal J. Le hêtre. Editions Lavoisier, Paris. 77-94.

Lebourgeois F. 2000. Autécologie de quelques essences feuillues et résineuses. Support de cours « Ecosystèmes forestiers et dynamique des paysages ». FIF. ENGREF. Première année.

Leckie S., Vellend M., Bell G., Waterway M.J., Lechowic M.J. 2000. The seed bank in old-growth, temperate deciduous forest. Canadian Journal of Botany 78: 181-192.

Leibendgut H. 1959. Über Zweck und Methodik der Struktur und Zuwachsanalyse von Urwäldern. Schweiz Z. Forestwes. 110 (3): 110-124.

Leibengut H. 1978. Über die Dynamik europäischer Urwälder. Allg. Forstzeitschr. 24: 686-690.

Leibengut H. 1982. Europaïsche Urwälder der Bergstufe. Haupt, Bern.

Lemée G. 1963. Evolution de la végétation et du climat des Hautes-Vosges centrales depuis la dernière glaciation. Dans. *Le Hohneck.* Aspects physiques, biologiques et humains. Association philharmonique d'Alsace et de Lorraine. Strasbourg.

Lemée G. 1978. La hêtraie naturelle de Fontainebleau. In: Structure et fonctionnement des écosystèmes terrestres. Problèmes d'écologie. Masson Paris p 75-128.

Lemée G. 1995. Les sapinières disparues et actuelles sur tourbe du Massif central français. Rev. Sc. d'Auvergne, 59: 21-36.

Lenz O., Nogler P., Bräker OÜ. 1987. L'évolution du temps et le dépérissement du sapin blanc dans la région de Berne. Eidgenössische Anstalt für das forstliche Versuchungswesen, CH-8903 Birmensdorf, Berichte 3003: 1-44.

Lévy G., Becker M. 1987. Le dépérissement du sapin dans les Vosges: rôle primordial de déficits d'alimentation en eau. Annales des Sciences Forestières 44 (4): 403-416.

Ljunström M., Stjernquist I. 1995. Growth and nutrient dynamics of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings in acid soils. Plant and Soil 176:171-181.

Lorimer C.G., Frelich L.E. 1989. A methodology for estimating canopy disturbance frequency ans intensity in dense temperate forests. Can. J. Forest Res. 19: 651-663.

Lucot E. 1994. Influence des caractéristiques de la pierrosité des sols sur la prospection racinaire et l'alimentation hydrique des arbres. Application à l'estimation de la valeur des sols forestiers. Thèse de l'Université de Franche-Comté, 101p + annexes.

Mansuy D. 1992. Les granites et la couverture pédologique dans le bassin de Rouge-Rupt. Leurs participations au contrôle de l'acidification des eaux (Cornimont-Vosges méridionales).

Thèse, Univ. Nancy 1, 205p.

Mark A.F. Sanderson F.R. 1962. The altitudinal gradient in forest composition, structure and regeneration in Hollyford valley. Fiordland. Proc. N.Z. Ecol. Soc. 9: 17-26.

Marquis D.A. 1975. Seed storage and germination under northern hardwood forests. Canadian Journal of Forest Research 5: 478-484.

Maser C., Trappe J.M. 1984. The seen and unseen world of the fallen tree. USDA Forest Service General Technical Report PNW-164. 56 p.

Mayer H., Neuman M., Schrempf W. 1979. Der Urwald Rothwald in den Niederösterreischen Kalkalpen. Jahrb. Ver Schutz Bergwelt 44: 79-119.

Mayer H. 1979. Die höchsten Bäume Europas-Waldvegetationkundliche Voraussetzung für ein optimales Wachstum. Phytocoenologia 6: 55-73.

Mayer H. 1980. Waldbau auf soziologisch-ökolgisher Grundlage. Fisher, Stuttgart 483p.

Mayer H. 1984a. Waldbau auf soziologisch-ökologischer Grundlage. Fisher Stuttgart 514p.

Mayer H. 1984b. Wälder Europas. Fisher Stuttgart 691p.

Mayer H., Neumann M. 1981. Struktureller und entwicklungsdynamischer Vergleich der Fichten-Tannen-Buchen Urwälder Rothwald Niederösterreich und Corkova Urwald. Kroatien Forstwissenschaftliches Centralblatt. 100: 111-132.

McLaughlin S.B., Blasing T.J., Mann L.K., Duvick D.N. 1983. Effect of acid rain and gaseous polluants on forest productivity: a regional scale approach. Journal of the Air pollution Control Association 35 (5): 12-534.

Milberg P. 1995. Soil seed bank after eighteen years of succession from grassland to forest. Oikos 72: 3-13.

Millet J., Bouchard A., Edelin C. 1999. Relationship between architecture and successional status of trees in the temperate deciduous forest. Ecoscience. p 187-203.

Moles A.T., Drake D.R. 1999. Potential contributions of the seed rain and seed bank to regeneration of native forest under plantation pine in New Zealand. New Zealand Journal of Botany 37: 83-93.

Morlot D. 1986. Typologie des stations forestières des Vosges moyennes et méridionales. DEA ENGREF, Nancy I, 112p.

Motta R., Nola P., Piussi P. 2002. Long-term investigations in strict forest reserve in the eastern Italian Alps: spatio-temporal origin and development in two multi-layered subalpine stands. Journal of Ecology 90: 495-507.

Müller H.N. 1981. Messungen zur Bezeihung Klimafaktoren – Jahringwachtum von Nadelbaumarten verschiedener waldgrenznaher Standorte. Mitt. Forstl. Bundesversuchsanstalt Wien 142: 327-356.

Muzika R.M., Guyette R.P., Zielonka T., Liebhold A.M. 2003. The influence of O3, NO2 and SO2 on growth of *Picea abies* and *Fagus sylvatica* in the Carpathian Mountains. Environmantal pollution, in press.

Myster R.W., Pickett S.T.A. 1993. Effects of litter, distance, density and vegetation patch type on postdispersal tree seed predation in old fields. Oikos 66: 381-388.

Nams V.O., Antos J.A., Allen G.A. 1988. Seedling establishment in a patchy environment. Ecoscience 5 (1): 86-94.

Nicolini E. 1997. Approche morphologique du développement du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) Thèse, Université de Montpellier II.

Nilson S.G. 1985. Ecological and evolutionary interactions between reproduction of beech (*Fagus sylvatica*) and seed eating animals. Oikos 44: 157-164.

Nowacki G.J., Abrams M.D. 1994. Forest composition, structure and disturbance history of the Alaan Seeger Natural Area, Huntington Country, Pennsyvania, Bull. Torrey Botanical Club 121: 277-291

Oberdorfer E. 1967. Beitrag zur Kenntnis der Vegetation des Nordapennins. Beitr. Naturk. Forsch. SW Deutschlands, 26: 83-139.

Oberdorfer E. 1982. Der Feldberg im Schwarzwald. Subalpine Insel im Mittelgebirge. 3 Die Natur und Landschaftschutzgebiete Baden Wurtenbergs Band. 12) Die Hochmontanen Wälder und subalpinen Gebüsche".

Oberdorfer E. 1991. Die hochmontanen Wälder und subalpinen Gebüsche. Der Feldberg im Schwarzwald. Subalpine Insel im Mittelgebirge. (Landesantstalt für Umweltschutz Baden-Würtemberg). Karlsruhe.

Oberdorfer E. 1992. Süddeutsche Pflanzen-Gesellschaften. Teil IV: Wälder und Gebüsche. Gustav Fisher Velag, Stuttgart.

Oberdorfer E. 2001. Pflanzen-soziologische Exkursions Flora fur Deutschland und angrezende Gebiete. 8 Auflage. Ulmer. 1051p.

Oberti D. 1990. Catalogue des stations forestières des Vosges alsaciennes. Fascicule 1: les Vosges cristallines. Uiversité de Bourgogne, ENGREF, 373p.

Office national des forêts 2000. Evaluation de l'impact des ongulés sur la végétation forestière du Frankenthal-Missheimle. Division de Colmar-Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges, 19p + annexes.

Office National des Forêts-Muséum Histoire Naturelle. 2001. Les invertébrés dans l'écosystème forestier: expression, fonction, gestion de la diversité. Les dossiers forestiers. 224p.

Oldeman R.A.A. 1974. L'architecture de la forêt guyanaise. Mémoire ORSTOM, Paris, 204p.

Oldeman R.A.A. 1979. Quelques aspects quantifiables de l'arborigenèse et de la sylvigenèse. Ecologica Plantarum 143: 289-312.

Oldeman R.A.A. 1990. Forests: element of sylvology. Springer-Verlag, Berlin, 624p.

Onaindia M., Amezaga I. 2000. Seasonal variation in the seed bank of native woodland and coniferous plantations in Northern Spain. Forest Ecology and Management 126 :163-172.

Oosterhuis L., Oldeman R.A.A., Sharik T.L. 1982. Architectural approach to analysis of North American temperate deciduous forests. Canadian Journal of Forest Research 12: 835-847.

Orsini L., Remy J.C. 1976. Utilisation du chlorure de cobaltihexamine pour la détermination simultanée de la capacité d'échange et des bases échangeables des sols. Sci. Sol. 4: 268-275.

Palm T. 1959. Die Holz- und Rindenkäfer der Süd- und Mittelschwedischen Laubbäume (The wood and bark coleoptera of deciduous trees in southern and central Sweden). *Opuscula Entomologica Supplementum XVI* (1959) (in German, English summary) .

Pareja M.R., Staniforth D.W. 1985. Seed-soil microsite characteristics in relation to weed seed germination. Weed Sci. 33: 190-195.

Parshall T. 1995. Canopy mortality and stand-scale change in a northern hemlock-hardwood forest. Can. J. For. Res. 25: 1466-1478.

Parviainen J., Bücking W., Vandekerkhove K., Schuck A., Paivinen R.I. 2000. Strict forest reserves in Europe: efforts to enhance biodiversity and research on orests left for free development in europe. Forest reserves research network. EU-COST-Action E4. Forestery 78.

Payette S., Filion L., Delwaide A. 1990. Disturbance regime of a cold temperate forest as deduced from tree-ring patterns: the Tantaré Ecological Reserve, Quebec. Can. J. Forest Res. 20: 1228-1241.

Pellissier F. 1993. Allelopathic effect of phenolic acids from humic solutions on two spruce mycorrhizal fungi: *Cenococcum graniforme* and *Laccaria laccata*. Journal of Chemical Ecology 19 (10): 2105-2114.

Peterken G.F., Game G.F. 1984. Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in central Lincolnshire. Journal of Ecology 72: 155-182.

Peterken G.F. 1993. Woodland conservation and management. Second edition. London, Chapman and Hall.

Peterken G.F. 1996. Natural Woodlands: Ecology and conservation in Northern Temperate Regions. Cambridge University Press, Cambridge, 522p.

Peterken G.F. 1999. Applying natural forestery concept in an intensively managed andscape. Global Ecology and Biogeography. 8 (5): 321-328.

Peters R. 1992. Ecology of beech forests in the northern hemisphere. Thése, Université de Wageningen, Hollande, 122p.

Peters R., Nakashizuka T., Ohkubo T. 1992. Regeneration and development in beech-dwarf bamboo forest in Japan. For. Ecol. Manag. 55: 35-50.

Peters R., Poulson T.L. 1994. Stem growth and canopy dynamics in a world-wide range of *Fagus sylvatica* forests. Journal of Vegetation Science 5: 421-432.

Philipps R.L. 1982. Comments on interpretation of climatic information from tree rings, eastern North America. Tree-ring Bull. 42: 11-22.

Picard J.F. 1995. Evolution de la croissance radiale du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) dans les Vosges. Premiers résultats sur le versant lorrain. Ann. Sci. For. 52: 11-21.

Pierrel S. 2001. Détermination du climat lumineux, à l'aide de photographies hémisphériques et de ses relations avec la répartition de la végétation dans une hêtraie-sapinière de la réserve biologique intégrale en forêt domaniale de Guebwiller. DEA, Université de Strasbourg.

Piroznikov E. 1983. Seed bank in the soil of stabilized ecosystems of a deciduous forest (*Tilio-Carpinetum*) in the Bialowieza National Park. Ekol. Pol. 31: 145-172.

Pleiss B. 2000. Mise en place d'un suivi de végétation dans la réserve naturelle de l'île de Rhinau. ENSA Rennes-CSA. Mémoire de fin d'étude pour l'obtention du diplôme d'Agronomie Approfondie Spécialisation Génie de l'Environnement. Option Préservation et Aménagement des Milieux.

Ponge J.F., André J., Zackrisson O., Bernier N., Nilsson M.C., Gallet C. 1998. The forest regeneration puzzle. Bioscience 48 (7): 523-530.

Ponge J.F., André J,. Bernier N., Gallet C. 1994. La régénération naturelle: connaissances actuelles. Le cas de l'épicéa en forêt de Macon (Savoie). Revue Forestière Française, XLVI (1): 25-45.

Rameau J.C. 1987. Contribution phytoécologique et dynamique de l'étude des écosystèmes forestiers, applications aux forêts du nord-est de la France. Thèse, Université de Franche-Comté 340p + annexes.

Rameau J.C. 2001. Place du sapin (*Abies alba*) dans les forêts françaises. Evaluation patrimoniale de ses habitats. Dans: Le sapin: enjeux anciens, enjeux actuels. Eds L'Harmattan, Paris 31-55.

Ranius T. 2000. Minimum viable metapopulation size of a beetle, *Osmoderma eremita*, living in tree hollows. Animal Conservation 3: 37–43.

Raphael M.G., Morrison M.L. 1987. Decay and dynamics of snags in the Sierra Nevada, California. Forest Science 33(3): 774-783.

Raphael M.G., White M. 1984. Use of snags by cavity-nesting birds in the Sierra Nevada. Wildlife Monographs No. 86. 66 pp.

Renaud J.P., Kustner C., Hauschild R. 2000. La Réserve Biologique Domaniale de Guebwiller (Haut-Rhin). Présentation générale et résultats d'un premier inventaire réalisé selon le protocole européen COST. Office national des forêts, Rapport interne 49p + annexes.

Revue forestière française. 2002. Gestion de la biodiversité. Réalisations concrètes. Numéro spécial 2001. Coordinateur, J.C. Rameau.

Rolland C., Michalet R., Desplanque C., Petetin A., Aimé S. 1999. Ecological requirements of *Abies alba* in the French Alps derived from dendro-ecological analysis. Journal of Vegetation Science 10: 297-306.

Roloff A.1989. Kronenentwicklung und Vitalitätbeurleitung ausgewälter Baumarten der gemässigten Breiten. J.D. Sauerländer's Verlag Frankfurt am Main.

Roloff A. 1986. Morphologie der kronenentwicklung von *Fagus sylvatica* L. (Rotbuche) unter besondere Berücksichtigung möglicherweise neuartiger Veränderungen. Dissert. Göttingen, 177 p.

Roloff A. 1999. Tree vigor and branching pattern. Journal of Forest Science 45: 206-216.

Runkle J.R. 1985. Disturbance regimes in temperate forests. Dans Walter JM.N. 2002. Impacts climatiques et sylvigenèse. Intervention au colloque AFIE, 26-27 septembre, La Petite Pierre, France.

Sales P. 1995. Parc National de Bielowieza: leçon de choses dans une reserve intégrale. Paris, Atelier technique des espaces naturels. Ministère de l'environnement.

Schnitzler A. 1996. En Europe, la forêt primaire. La recherche 290: 68-72

Schnitzler A. 2002. Ecologie des forêts naturelles d'Europe. Biodiversité, sylvigenèse, valeur patrimoniale des forêts primaires. Eds. Tec & Doc, Paris, 271p.

Schnitzler A., Muller S. 1998. Biology of subalpine heath-grass lands species in the Hautes Vosges. Journal of Vegetation Sciences, 9, 317-326.

Schnitzler A., Mercier J.L. 2001. Le sapin dans les Vosges au cours des dernières interglaciaires. Dans: Le sapin: enjeux anciens, enjeux actuels. Eds. L'Harmattan, Paris 12-29.

Schnitzler A., Closset D., Gafta D., Cristea V., Schwoehrer C. 2004. Dynamique des populations et mosaïque forestière en hêtraie-sapinière naturelle préservée. Une comparaison entre Vosges et Carpates. Rev. Ecol. (Terre Vie) 59: 213-227.

Schuck A., Parviainen J., Bücking W. 1994. A review of approaches to forestry research on structure, succession and biodiversity of undisturbed and semi-natural forests and woodlands in Europe. European Forest Institute Working Paper 3: 1-62.

Schütt P., Summerer H. 1983. Waldsterben-Symptome an Buche. Forstwissenschaftliches Centralblatt 102: 201-209.

Schütz J.P. 2001. La gestion en futaie jardinée: système idéal de gestion durable de la sapinière. Dans: Le sapin: enjeux anciens, enjeux actuels. Eds. L'Harmattan, Paris, 213-221.

Shepherd R.F. 1994. Management strategies for forest insect defoliators in British Columbia . Forest Ecology and Management 68: 303-324.

Speight M.C.D. 1989. Saproxilic invertebrates and their conservation. Council of Europe, Strasbourg.

Schweingruber F.H. 1988. Tree rings. Basic and applications of dendrochronology. Kluwer academic Publishers, Dordrecht.

Schweingruber F.H. 1993. Jahrrinhge und Umwelt-Dendroökologie. Eidengenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, Brimensdorf.

Schweingruber F.H., Eckstein D., Serre-Bachet F., Bräcker OÜ. 1990. Identification, presentation and interpretation of event years and pointer years in dendrochronology. Dendrochronologia 8: 9-38.

Schwoehrer C., Despert Y. 1999a. Réserve naturelle du Massif du Grand Ventron, plan de gestion. Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges, Rapport interne.

Schwoehrer C., Despert Y. 1999b. Réserve naturelle du Frankenthal-Missheimle, plan de gestion. Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges, Rapport interne.

Sem G., Enright N.J. 1995. The soil seed bank in Agathis australis (D. Don) Lindl. (kauri) forest of northern New Zealand. New Zealand Journal of Botany 33: 221-235.

Serre-Bachet F. 1982. Analyse dendroclimatique comparée de quatre espèces de pins et du chêne pubescent dans la région de la Gardiole près Rian (Var, France). Ecologia Mediterranea 8 (3): 167-183.

Seufer G., Arndt U. 1989. Untersuchungen zur chronischen Wirkung von gasförmigen und gelösten Stoffen auf junge Tannen, Fichten und Buchen in Modellökosystemen. Mitteilungen der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft 163: 9-96.

Seynave I. 1999. Analyse de la structure de deux peuplements forestiers mélangés équiennes: la sapinière-hêtraie et la chênaie-hêtraie dans le Nord-Est de la France. Thèse Université de Nancy I - ENGREF.

Shannon C.E. Wiener W. 1949. The mathematical Theory of Communication . Univ. of Illinois Press. Urbana, IL, pp. 117.

Shibley G.H., Ashmore M.R. 2002. Quantitative change in growth pattern of young woodland beech (*Fagus sylvatica*) in relation to climate and ozone pollution over 10 years. Forest Ecology and Management 157: 191-204.

Shiffman P.M., Johnson W.C. 1992. Sparse buried seed bank in a southern Appalachian oak forest: implications for succession. Am. Modl. Nat. 127, 258-267.

Shugart H.H. 1984. A theory of Forest Dynamics. The ecological implications of forest succession models. Springer-Verlag, New-York.

Sittler B., Tennhardt T., Shicarts E. 2000. Die Schützgebiete Russlands vor neuen Herausforderungen. Natur und Landschaft 75: 1-9.

Smith D. M. 1986. The practice of sylviculture. Wiley, New York 527p.

Soldati F. 2000. Les coléoptères sylvatiques de la réserve naturelle du Massif du Grand Ventron : inventaire des principales espèces et rapport entre les éléments saproxyliques et les milieux. Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges, Rapport interne, 51p.

Sørensen T.A. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content, and its application to analyses of the vegetation of Danish commons. K. Dan. Vid. Selsk. Bio. Skr. 5: 1-34.

Souchier B. 1971. Evolution des sols sur roches cristallines à l'étage montagnard (Vosges). Mem. Serv. Cart. Géol. Als. Lorr., 33, Strasbourg, 134p.

Spiecker H. 2002. Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe-temperate zone. Journal of Environmental Management 67 : 55-65.

Staaf H., Jonsson M., Olsén L.G. 1987. Burried germinative seeds in mature beech forests with different herbaceous vegetation and soil types. Holarctic Ecology 10: 268-277.

Stokes M.A., Smiley T.L. 1968. Introduction to Tree-ring Dating. University of Chicago Press, Chicago.

Su Q., MacLean D.A., Needham T.D. 1996. The influence of hardwood content on balsam fir defoliation by spruce bud-worm. Can. J. For. Res. 26: 1620-1628.

Szewczkyk J., Bodziarczyk J. 2001. Dynamics of seedling banks in beech forest: results of a 10-year study on germination, growth and survival. Forest Ecology and Management 141: 237-250.

Tan B.S. 1988. La régénération du sapin (*Abies alba* Mill.) dans le Jura: influence des facteurs physiques, édaphiques et biotiques sur les stades précoces du développement des semis. Thèse, Université de Franche-Comté, 127 p + bibliographie + annexes.

Terborgh J. 1974. Preservation of natural diversity: theproblem of extinction prone species. Bioscience 24: 715-722.

Ter Heerdt G.N.J., Verweij G.L., Bekker R.M., Bakker J.P. 1996. An improved method for seed-bank analysis: Seedling emergence after removing the soil by sieving. Functional Ecology 10 (1): 144-151.

Tilman D., Knops J., Wedin D., Reich P., Ritchie M., Siemann E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. Science 277:1300-1302.

Thompson K., Bakker J., Bekker R. 1997. The soil seed bank of North West Europe Methodology, Density and Longevity. Cambridge university press, Cambridge, UK, 276p.

Tubbs C.H. 1973. Allelopathic relationship between yellow birch and sugar maple seedlings. Forest Science 19: 139-145.

Ulrich E., Williot B. 1994. Les dépôts atmosphériques en France de 1850 à 1990. ONF, Internal Report.

Untereiner A., Advocat A. Stoehr B., Despert Y. 2002. Carte de la végétation de la Réserve naturelle du Frankenthal Missheimle. Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges, Rapport interne.

Vallauri D., Poncet L. 2003 La protection des forêts en France métropolitaine. Livre blanc sur la protection des forêts naturelles en France. Lavoisier, Paris.

Vallauri D., André J., Blondel J. 2002. Le bois mort, un attribut vital de la biodiversité de la forêt naturelle, une lacune des forêts gérées. Rapports scientifique WWF, 31p.

Varlet-Granchet C., Gosse G., Chartier M., Sinoquet H., Bonhomme R., Allirand J.M. 1989. Mise au point: rayonnement solaire absorbé ou intercepté par un couvert végétal. Agronomie 9: 419-439.

Vester H. 1997. The Trees and the Forest. The role of tree architecture in canopy developpment, a case study in secondary forests (Araracuara, Columbia). PhD thesis, University of Wageningen.

Villalba R., Boninsegna J.A., Veblen T.T., Schmelter A., Rubulis S., 1997. Recent trends in tree-ring records from high elevation sites in the Andes of northern Patagonia. Climatic Change 36: 425-454.

Walter J.M.N. 1993. Canopy geometry and the interception of PAR in a temperate deciduous forest: an interpretation of hemispherical photographs. Dans: Crop structure and light microclimate, characterization and applications, INRA éditions, 374-384.

Walter J.M.N. 2002. Impacts climatiques et sylvigenèse. Intervention au colloque AFIE, 26-27 septembre, La Petite Pierre, France.

Warr J.S., Kent M., Thompson K. 1994. Seed bank composition and variability in five woodlands in southwest England. Journal of Biogeography 21: 151-168.

Warren M.S., Key R.S. 1991. Woodlands: past, present and potential for insects. The conservation of insects and their habitats. Academic Press, London pp. 155-211.

Watt A.S. 1923. On the ecology of Britisch beechwoods with special reference to their regeneration. J. Ecol. 11: 1-48.

White P.J. 1979. Pattern, process and natural disturbance in vegetation. The Botanical Review 45 (3): 229-299.

Wieser G., Havraneck W.M. 1995. Environmental control of ozone uptake in *Larix decidua* Mill.: a comparison between different altitudes. Tree Physiol 15: 253-258.

Woillard G. 1978. Grande Pile Peat Bog. A continuous pollen record for the last 140.000 years. Quaternary Research 9: 1-21.

Woods K.D. 1979. Reciprocal replacement and the maintenance of codominance in a beech-maple forest. Oïkos 33: 31-39.

Wulf M. 1997. Plant species as indecators of ancient woodland in nrthwestern Germany. J. Veg. Sci. 8: 635-642.

Yoshida N., Ohsawa M. 1999. Seedling success of *Tsuga sieboldii* along a microtopographic gradient in a mixed cool-temperate forest in Japan. Plant Ecology 140: 89-98.

Zech W., Schneider B.U., Röhle H. 1991. Element composition of leaves and wood of beech (*Fagus sylvatica* L.) in abhängigkeit von den klimafaktorn im Freiland. Flora 159: 77-232.

Zukriegl K., Eckhart G., Nather J. 1963. Standortskundliche und Waldbauliche Untersuchungen in Urwaldresten der niederösterreichischen Kalkaplen. Mitt Forstl Bundes-Versuchsanst Mariabrunn, Schönnbrunn, 62: p 245 + maps + tables.

RESUME

Tout comme la plupart des forêts d'Europe centrale, la forêt vosgienne a subi de multiples fragmentations et a été fortement influencée par la gestion forestière. Cependant, ce massif recèle encore de forêts relativement bien préservées sur le versant alsacien, dans des zones peu accessibles. Ces forêts sont aujourd'hui classées en réserves intégrales. Les arbres qui les composent sont âgés et présentent de gros diamètres. Le bois mort sur pied et au sol atteste de leur bonne préservation et de leur naturalité.

Le fonctionnement de ces forêts à caractère naturel a été abordé selon différents niveaux d'approches afin de définir si elles peuvent être considérées comme sites de référence pour les forêts vosgiennes gérées.

L'étude de la dynamique de forêts de deux sites d'études a permis de décrire la mosaïque forestière de ces communautés et d'en déduire leur fonctionnalité. Ces forêts sont stables au regard des conditions environnementales de la crête et présentent une architecture stratifiée fortement liée à leur croissance sur forte pente. Cette architecture est influencée par la proximité des crêtes. L'étude de la banque de graines et l'étude dendrologique ont permis de visualiser de façon spatiale et temporelle les différentes interventions anthropiques. De nombreuses trouées ponctuelles au début du 19ème siècle ont ainsi modifié l'architecture et la composition spécifique de banque de graines. Les espèces inféodées aux hêtraies-sapinières se réintègrent cependant de façon très lente dans la banque de graines au détriment des espèces héliophiles, issues des trouées passées. Cette transformation atteste d'une évolution de ces forêts vers une naturalité plus importante.

Ces forêts ne présentent cependant pas encore le niveau d'intégrité écologique des forêts primaires d'Europe de l'Est avec lesquelles elles ont été comparées (Slatioara dans les Carpates) où l'architecture de la communauté forestière est infiniment plus complexe. Ces zones d'études peuvent cependant être considérées comme sites de référence en terme de fonctionnalité et de stabilité, pour les hêtraies-sapinières vosgiennes en situation de pente et proches de la crête.

Mots-clés : Site de référence, sylvigenèse, architecture, banque de graines, climat, dendrologie.

SUMMURY

SYLVIGENETIC PROCESS OF A MIXED BEECH-FIR FORESTS IN THE VOSGES

Forest dynamics were analyzed in the Upper Vosges mountains of north-eastern France in two reserve areas, Frankenthal-Missheimle (FM) and Grand Ventron (GV), located in the Ballons des Vosges Natural Regional Park (Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges).

The main aim of the study was to interpret how the different species populations in mixed-beech woodlands in the Vosges grow and interact over the long term, and to determine the disturbance history.

The study combined vegetation description, dendrological and structural data, architectural descriptions, soil analysis, dendrochronolgy and seed bank studies. Historical information was also taken into consideration.

Observations were correlated to the sylvigenetic processes of a primary forest of the Carpates.

It appeared the forest mosaics of these communities were very stable in regards of the harsh environmental conditions near the timberline.

Forests presented an architecture highly influenced by slope orientation.

Furthermore, seed bank study and dendrological approach.

The seed bank and dendrochronological study displayed information of human perturbations: forest canopy often opened in the beginning of the 19th century has highly influenced forest architecture and seed bank composition.

However, the mixed beech-fir species were slowly integrated in the seed-bank, to the detriment of light-demanding species, belonging to past forest perturbations.

That substitution attempted that forest evolved to a more naturalness forest.

Consequently, these forests can be regarded as reference study area, in order of naturalness and development of beech-fir forest which were growing near the timberland.

Key words: Reference, sylvigenetic process, architecture, seed bank, dendrology, climate.