

DYNAMIQUE DES POPULATIONS ET MOSAÏQUE FORESTIÈRE
EN HÊTRAIE-SAPINIÈRE NATURELLE PRÉSERVÉE.
UNE COMPARAISON ENTRE VOSGES ET CARPATES

A. SCHNITZLER¹, D. CLOSSET¹, D. GAFTA², V. CRISTEA² & C. SCHWOEHRER

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 neighbourhood of gaps. Both forests present a fine-grained architecture of eco-units, which increase resistance to disturbances.

RÉSUMÉ

Une recherche comparative de sylvigénèse en hêtraie-sapinière a été entreprise dans deux réserves forestières intégrales, présentant des différences écologiques marquées dans les Hautes Vosges et les Carpates orientales. Les données recueillies concernent la structure des populations de ligneux (hêtre, sapin, épicéa, érable sycomore) et l'organisation architecturale des mosaïques forestières, par deux profils architecturaux, qui illustrent un aspect des situations sylvigénétiques rencontrées dans ces forêts de montagnes. Les principaux résultats démontrent que le hêtre domine les strates des deux forêts. En situation de fond de vallon (Carpates), l'ombrage qui résulte d'une canopée dense impose aux arbustes dominés (jeunes hêtres, mais surtout sapins) une croissance en palier parfois très longue, qui explique les situations préférentielles des semis en bordure des éco-unités matures ou dans les trouées. En situation de pente (Vosges), l'architecture en pile d'assiette des dominants, qui résulte de l'importance des apports lumineux latéraux, raccourcit cette attente. Mais les conditions plus rudes rencontrées dans cette réserve diminuent les densités à tous les étages. L'architecture des deux réserves montre une mosaïque fine d'éco-unités à différentes hauteurs, composées de plusieurs espèces ligneuses atteignant parfois des dimensions impressionnantes. L'ensemble est très stable, en dépit des aléas climatiques.

¹ Équipe de Phytoécologie, Laboratoire EBSE, UFR Sci.F.A.; Université de Metz, Campus Bridoux, avenue du Général Delestraint, F-57070 Metz.

² Department of Plant Biology, Babes-Bolyai University, 42 Republicii Street, 3400 Cluj-Napoca, Roumanie.

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.*, 1992). 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, 2000).

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 sylvigénétique 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 10 000 à 20 000 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 à celui des 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 que sites de référence (Zukrigl *et al.*, 1963 ; Mayer, 1980 ; Leibenguth, 1982 ; Korpel, 1982, 1995 ; Peterken, 1996).

Nous nous proposons, dans cet article, de développer quelques aspects de la sylvigénèse en hêtraie-sapinière primaire de l'étage montagnard (entre 900 et 1000 m), dans deux réserves naturelles des Carpates et des Vosges. Les hêtraies-sapinières ont été beaucoup étudiées (citons les synthèses écologiques et phytosociologiques d'Ellenberg, 1988 ; Oberforder, 1992 et Korpel, 1995). Les hêtraies sont exploitées depuis des siècles, ce qui explique la rareté des sites à haute naturalité (Cost Action E4, 2000).

La présente étude s'aidera des concepts développés par l'école architecturale (Hallé & Oldeman, 1970 ; Oldeman, 1974, 1990 ; Hallé *et al.*, 1978 ; 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 de 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, permettent d'avoir une idée claire 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. Sa définition est proche de celle de la trouée, mais 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), évolue (phase d'aggradation), mûrit (phase de maturité) et 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. Elle 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 (Peter, 1992), ce qui explique le choix des deux réserves.

SITES D'ÉTUDE

La réserve séculaire de Slatioara se situe dans les montagnes Rarau (47° 27' N, 25° 27' E) 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 Tétrás, la Chouette de Tengmalm, le Hibou grand-duc, le Faucon pèlerin, la Gélinothe, 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 (47° 75' N, 6° 7' 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 1 200 m. Les précipitations annuelles sont de 1 500 à 2 000 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 1 200 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 1 647 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.

MÉTHODES

Deux profils architecturaux de 2400 m² (60 x 40 m pour Slatioara, 60 x 50 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 1 000 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 d'elles, trois relevés phytosociologiques ont été effectués pour situer l'association forestière et les indices de biodiversité.

Tous les ligneux morts et vivants à partir de 1,5 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 1,5 m) sont comptés. Les arbres et arbustes sont dessinés en tenant compte de leurs caractéristiques architecturales majeures. Les dessins présentés dans cet article ont été sélectionnés en fonction de leur intérêt pour la comparaison Ventron/Slatioara.

Les données permettent de calculer le rapport (k) de la hauteur du tronc sur la hauteur totale, utile pour déterminer le niveau de compétition de l'arbre (plus le rapport est élevé, plus l'arbre croît 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 dominant les arbres du passé.

Ces données sont 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 infraspécifique 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, permet d'évaluer les conditions de succès de la régénération des dominants. Une analyse bivariée reliant la localisation des arbustes potentiels (entre 1,5 et 10 m) à celle des couronnes de la canopée, a été 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.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

COMPARAISON ENTRE LES DEUX TYPES DE HÊTRAIES-SAPINIÈRES

Les relevés phytosociologiques (Tab. I) 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* (Meusel 37), 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 RÉSERVE 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 31 m (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).

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).

99 % des hêtres occupent les hauteurs entre 2 et 10 m. Tous sont des arbres potentiels (Figs. 1 & 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 sénéscent n'a été répertorié dans le profil. Il y a en revanche plusieurs arbres morts non reconnaissables.

TABLEAU I

Comparaison floristique et structurale des deux profils

Nom de la réserve	Slatioara	Ventron
Association végétale	<i>Pulmonario rubrae-Abieti fagetum</i> (Knapp 42)	<i>Luzulo-Fagetum</i> (Meusel 37)
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	48,2 %	89,3 %
Proportion de sapins	35,7 %	6 %
Proportion d'épicéas	36 %	0,3 %
Proportion d'érables sycomores	0 %	4,4 %
Surface terrière	52,1 m ² .ha ⁻¹	13,7 m ² .ha ⁻¹
Volume total	1007 m ³ .ha ⁻¹	667 m ³ .ha ⁻¹

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 prolongée, 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 48 m 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

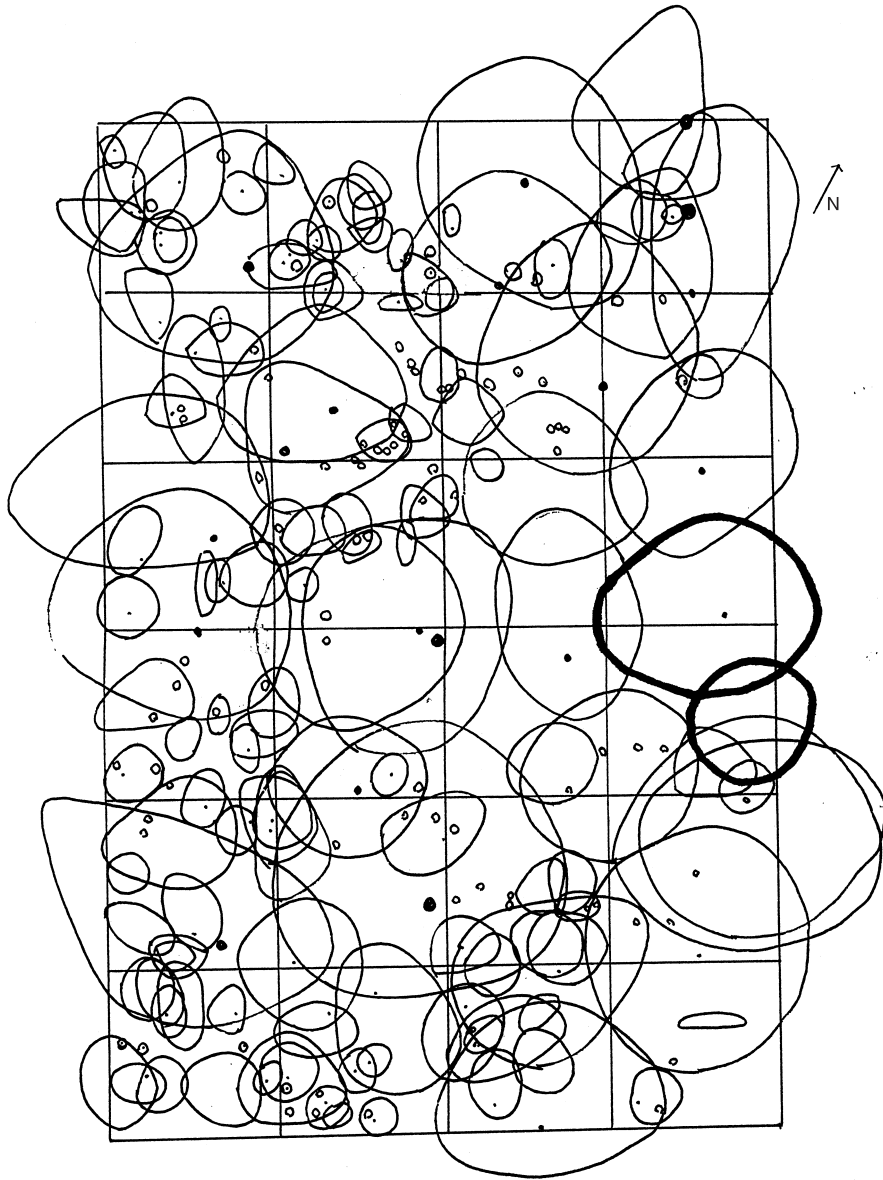


Figure 1. — Projection en plan des couronnes de hêtres dans le profil de Slatioara (60 x 40 m). Pour des raisons de clarté, seuls les arbres potentiels atteignant les ensembles structuraux III et II ont été surlignés afin de les distinguer des arbres du présent. Toutes les petites couronnes appartiennent au statut potentiel.

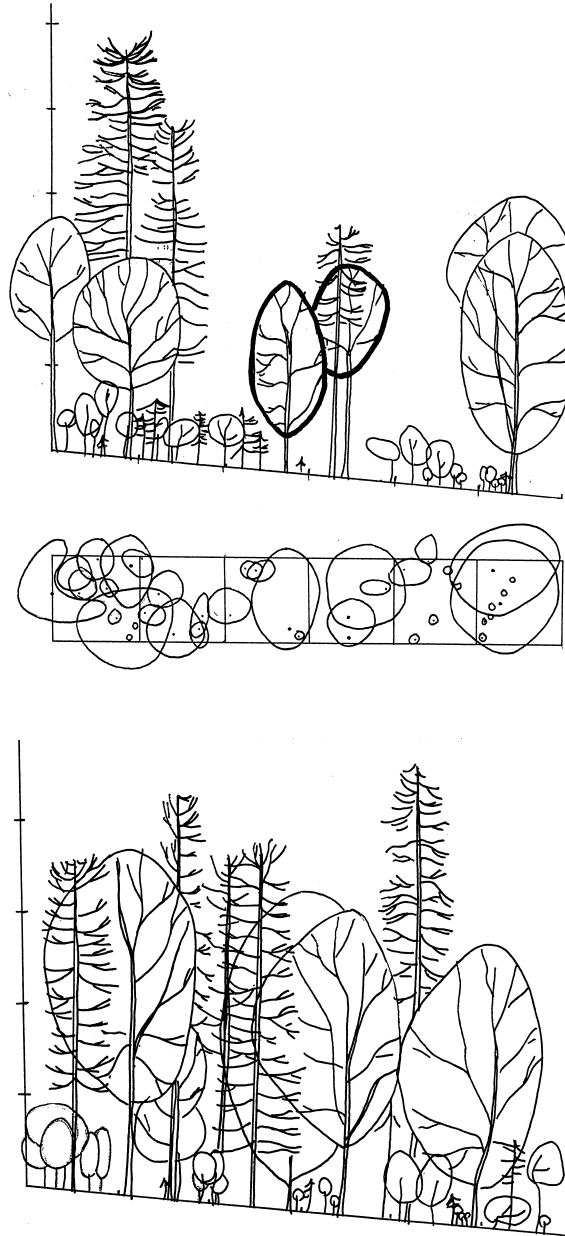


Figure 2. — Deux exemples de représentation verticale (60 x 10 m) du profil de Slatioara. A (en haut) illustre le cas de 4 éco-unités à différentes phases de maturité (de gauche à droite : maturité, innovation, aggradation, innovation, jeune maturité). Les arbres potentiels sont ceux qui n'atteignent 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). Les arbres potentiels sont ceux qui n'atteignent pas 10 m.

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, un 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 et 116 cm de diamètre. La rareté dans les strates élevées est due à une 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 10 m.

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 m³ par ha, soit un peu moins du cinquième du volume total.

Architecture forestière

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



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.

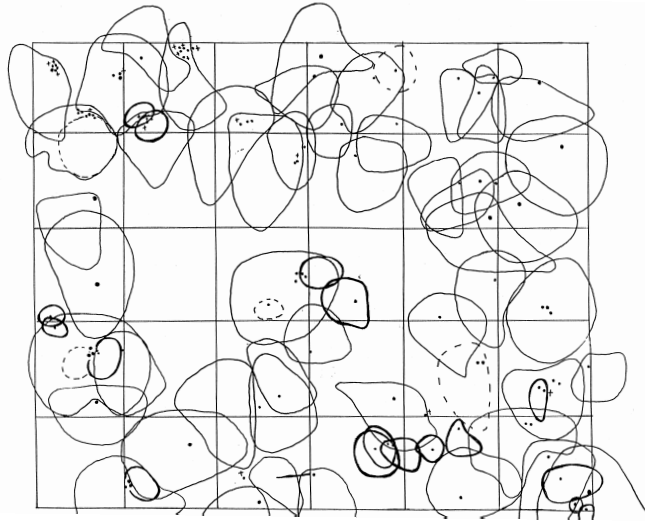


Figure 4. — Projection en plan des couronnes de hêtres dans le profil de Ventron (60 x 50 m). Les arbres potentiels sont surlignés. Les arbres du passé sont en pointillé.

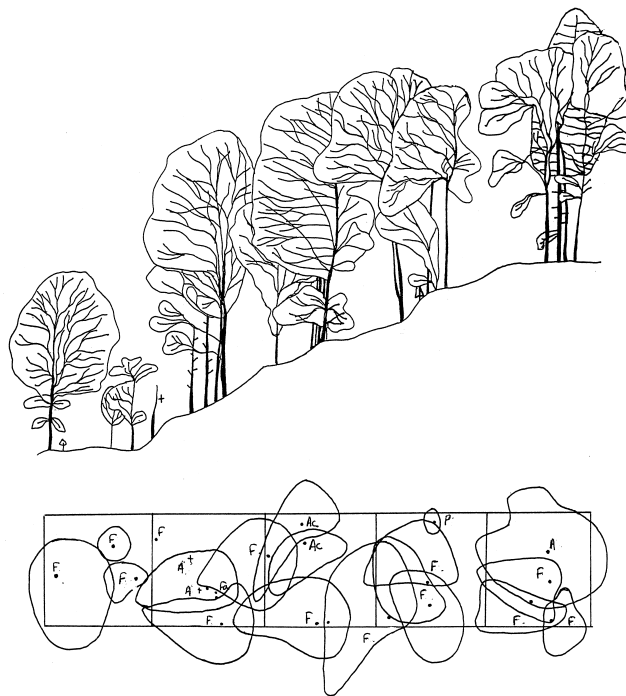


Figure 5. — Exemple de représentation verticale (50 x 10 m) du profil du Ventron. La projection au sol donne le nom des espèces : F = *Fagus* ; P = *Picea* ; A = *Abies* ; Ac = *Acer*.

LA RÉSERVE 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. La zone ouverte du centre du profil correspond à une éco-unité en phase 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 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.

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.

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 % sont du présent et 17 % 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 chez le hêtre.

Les arbres morts 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 m³/ha) (Fig. 7).

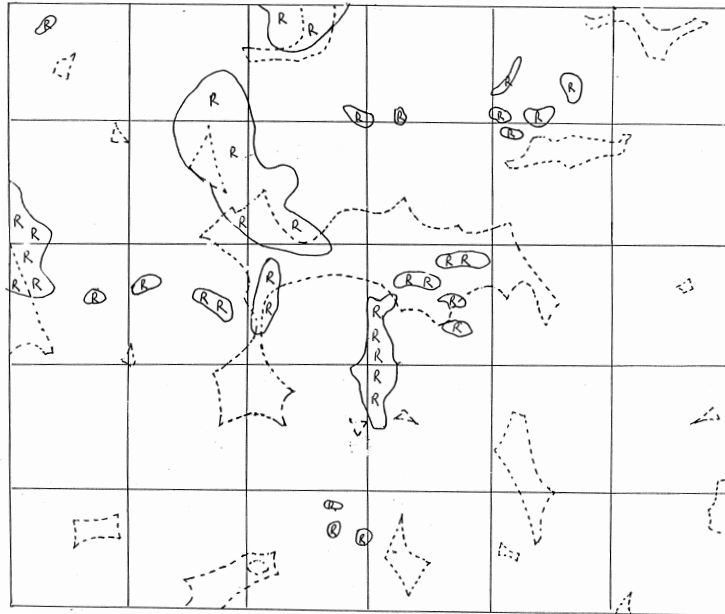


Figure 6. — Position des semis (R pour régénération) par rapport aux trouées (contours en traits interrompus) dans le profil du Ventron.

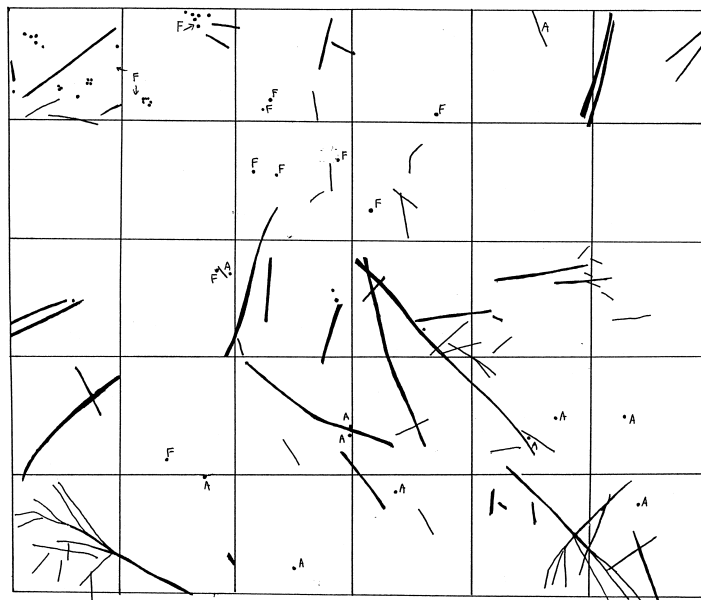


Figure 7. — Projection au sol des arbres morts (Ventron). Les lettres indiquent les espèces : P = *Picea* ; A = *Abies* ; F = *Fagus*.

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 des 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.

CONCLUSIONS

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 les études de Peter (1992) et Peter & Poulson (1994) sur le genre *Fagus*, est dû à plusieurs facteurs : sa grande tolérance à l'ombre (la plus importante des dryades d'arbres décidus dans les parties septentrionale et centrale de l'hémisphère nord), 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 arborescentes 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 dimension et d'âge 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, dû 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 peuvent être imputés 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 pluviollessivats par l'extrémité des branches, mycorrhizations, moindre contact avec les pathogènes parentaux (Fox, 1977).

L'architecture très fine des mosaïques forestières permet l'installation de conditions microclimatiques stables à long terme dans les sous-bois, qui explique une résistance de ces forêts aux perturbations climatiques meilleure que celle des forêts gérées en futaie régulière, à architecture plus grossièrement tissée.

RÉFÉRENCES

- BAROT, S., GIGNOUX, J. & MENAUT, J.C. (1999). — Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology*, 80: 1987-2005.
- COST ACTION E4. (2000). — *Forest reserves research network*. EUR 19550.
- EDELIN, C. (1976). — *Images de l'architectures des conifères*. Thèse de Doctorat, Université de Montpellier.
- EDELIN, C. (1986). — Stratégie de réitération et édification de la cime chez les conifères. *Naturalia monspeliensia*, Coll. « *L'Arbre* » : 139-158.
- EDELIN, C. (1991). — Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux : le concept de plan d'organisation. Pp. 127-154, in: C. Edelin (ed.), *L'Arbre. Biologie et Développement*. Naturalia monspeliensia, 2nd International Tree Conference, Montpellier.
- ELLENBERG, H. (1988). — *Vegetation Ecology of Central Europe*. Cambridge, University Press.
- ESSEN, P., EHNSTROM, B., ERICSON, L. & SJÖBERG, K. (1992). — Boreal forests - the focal habitats of Fennoscandia. Pp. 252-325, in: Hansson, L. (ed.), *Ecological Principles of Nature Conservation. Applications in Temperate and Boreal Environments*. Elsevier, Londres.
- FOX, J.F. (1977). — Alternation and coexistence of tree species. *Am. Nat.*, 97: 60-87.
- HALLÉ, F., OLDEMANN, R.A.A. & TOMLINSON, P.B. (1978). — *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. Springer-Verlag, Berlin.
- KORPEL, S. (1982). — Degree of equilibrium and dynamical changes of the forest on example of natural forests of Slovakia. *Acta Facultatis Forestalis Zvolen, Czechoslovakia*, 24: 9-31.
- KORPEL, S. (1995). — *Die Urwälder der Westkarpaten*. Gustav Fischer, Stuttgart.
- LEIBENGUTH, H. (1982). — *Europäische Urwälder der Bergstufe*. Haupt, Bern.
- MAYER, H. (1980). — *Waldbau auf soziologisch-ökologischer Grundlage*. Fischer, Stuttgart.
- NICOLINI, E. (1997). — *Approche morphologique du développement du hêtre (Fagus sylvatica L.)*. Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II.
- OBERDORFER, E. (1992). — *Süddeutsche Pflanzen-Gesellschaften. Teil IV: Wälder und Gebüsche*. Gustav Fischer Verlag Jena, Stuttgart.
- OLDEMANN, R.A.A. (1974). — *L'architecture de la forêt guyanaise*. Mémoire ORSTOM 73, Paris.
- OLDEMANN, R.A.A. (1990). — *Forests: elements of silvology*. Springer-Verlag.
- PETER, R. (1992). — *Ecology of beech forests in the northern hemisphere*. Thèse, Wageningen Agricultural University.
- PETER, R. & POULSON, T.L. (1994). — Stem growth and canopy dynamics in a world-wide range of *Fagus* forests. *J. Veg. Sc.*, 5: 421-432.
- PETERKEN, G.F. (1996). — *Natural woodland. Ecology and conservation in northern temperate regions*. Cambridge, University Press.
- REVUE FORESTIÈRE FRANÇAISE (Coord. J.C. RAMEAU) (2002). — *Gestion de la biodiversité. Réalisations concrètes*. Numéro spécial 2001.
- ROLOFF, R. (1986). — *Morphologie der Kronenentwicklung von Fagus sylvatica L. (Rotbuche) unter besondere Berücksichtigung möglicherweise neuartiger Veränderungen*. Dissert. Göttingen.

- SCHNITZLER-LENOBLE, A. (2002). — *Ecologie des forêts naturelles d'Europe. Biodiversité, sylvigénèse, valeur patrimoniale des forêts primaires*. Tec et Doc, Paris.
- ZUKRIGL, K, ECKHART, G. & NATHER, J. (1963). — *Standortskundliche und waldbauliche Untersuchungen in Urwaldresten der niederösterreichischen Kalkalpen*. Mitt. Forstl. Bundes-Versuchsanst. Maria-brunn, Schönbrunn, 62.