



HAL
open science

**Ecologie et croissance de *Abies alba* Mill. en
peuplements purs et mélangés dans le Massif Vosgien
(Nord-est de la France)**

Paulina Pinto

► **To cite this version:**

Paulina Pinto. Ecologie et croissance de *Abies alba* Mill. en peuplements purs et mélangés dans le Massif Vosgien (Nord-est de la France). Sciences of the Universe [physics]. ENGREF (AgroParisTech), 2006. English. NNT : . pastel-00003643

HAL Id: pastel-00003643

<https://pastel.hal.science/pastel-00003643>

Submitted on 31 Jul 2008

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.

THESE

présentée devant l'Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts

pour l'obtention

du **DIPLOME DE DOCTORAT**

Spécialité : Sciences Forestières

par

Paulina PINTO

**Ecologie et croissance de *Abies alba* Mill. en
peuplements purs et mélangés dans le Massif
Vosgien (Nord-est de la France)**

Soutenue publiquement le 17 janvier 2006, devant la commission d'examen :

Rapporteurs	Marie-Laure NAVAS Claude MILLIER	Professeur, ENSA Montpellier Directeur, ED ABIES Paris
Examineurs	Paolo CHERUBINI, Jean-François DHOTE Philippe DREYFUS Jean-Luc DUPOUEY Jean-Christophe HERVE	Chercheur, WSL Birmensdorf DR2, INRA Champenoux, directeur de thèse CR1, INRA Avignon DR2, INRA Champenoux Directeur Technique IFN Nancy

AVANT-PROPOS

Ce travail de thèse a été financé par une Bourse du Ministère des Affaires Etrangères du Gouvernement Français et par la Pontificia Universidad Católica de Chile. Il a été conduit au Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois (UMR 1092).

La bonne réussite de cette thèse n'aurait pas été possible sans l'aide de plusieurs personnes que je tiens à remercier :

- Jean-François DHOTE qui a accepté de diriger cette thèse avec des objectifs ambitieux issus de l'union de disciplines différentes comme l'écologie et la modélisation des systèmes forestiers. Je lui suis très reconnaissante pour son appui et les moyens qu'il a fournis à cette étude.
- Jean-Claude RAMEAU, parti trop tôt, mais ayant marqué profondément ma vie professionnelle par les opportunités qu'il m'a données, et son enthousiasme pour mon pays et ses forêts.
- Jean-Claude GEGOUT et Jean-Christophe HERVE, co-directeurs de ce travail thèse, pour leur suivi constant, les loongues discussions et le temps qu'ils m'ont consacré.
- Daniel RITTIE et Sébastien DAVILLE pour leur appui dans le travail de terrain et l'acquisition des données en laboratoire. Leur travail a été une grande contribution à cette thèse.
- Christian PIEDALLU qui a réalisé les calculs des variables topographiques et a contribué à la réalisation des cartes. Jean-Claude PIERRAT pour ses conseils utiles en statistiques.
- Bernard JABIOL et Ingrid SEYNAVE qui ont accepté de relire attentivement un ou plusieurs chapitres de ce document.
- Isabelle ANSELME et Laurette WESTRICH qui ont contribué fortement à la mise en forme et la reproduction du document final.
- A tous les enseignants, chercheurs, ingénieurs, techniciens, secrétaires des équipes Ecologie Forestière, Qualité du Bois et Croissance, qui m'ont si bien accueillie au sein du LERFOB et ont fait de mon séjour à l'INRA et l'ENGREF une période très enrichissante tant au plan humain que professionnel.
- Aux thésards du LERFOB qui ont partagé avec moi une ou plusieurs de ces 4 années de thèse. Je tiens particulièrement à remercier Christophe COUDUN qui m'a initiée aux commandes de SPLUS ! et José Antonio CABELLO pour son amitié.
- Aux membres du Jury, Marie-Laure NAVAS, Jean-Luc DUPOUEY, Claude MILLIER, Paolo CHERUBINI et Philippe DREYFUS pour le temps consacré à la lecture et à l'évaluation de mon travail.

Je tiens également à remercier ma famille chilienne et française, dont plusieurs membres ont participé de façon active à une ou plusieurs étapes de ce projet et dont tous ont partagé l'intérêt pour mon travail, l'ont encouragé et soutenu. *Gracias.*

Le texte qui suit est une thèse sous articles, dont le texte s'organise en sept parties. Rédigés en français, l'introduction et un chapitre de « Présentation de la zone d'étude, de ses conditions physiques et des peuplements forestiers » présentent le contexte, les objectifs, les données et les méthodes utilisés. Ces deux parties précèdent trois chapitres de résultats écrits en anglais sous forme de manuscrits :

- *Assessing the nutritional and climatic response of temperate tree species in the Vosges Mountains*. Paru en 2005 dans les *Annals of Forest Science*, 62, 761-770.
- *Respective importance of ecological conditions and stand composition on *Abies alba* Mill. dominant height growth*. Paru en 2008 dans le *Forest Ecology and Management*, 255, 619-629.
- *Changes in the factors limiting tree growth during the Twentieth Century in northern France*. Paru en 2007 dans le *Global Ecology and Biogeography*, 16, 472-484.

Finalement, un chapitre de discussion, écrit en français, met en relation les principaux résultats obtenus dans cette thèse. Des conclusions et perspectives sont présentées à la fin du document.

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE.....	1
CHAPITRE 1 : PRESENTATION DE LA ZONE D'ETUDE, DE SES CONDITIONS PHYSIQUES ET DES PEUPEMENTS FORESTIERS.....	11
1. LA REGION.....	13
1.1 Délimitation de la zone d'étude.....	13
1.2 Conditions du milieu.....	14
2. LES PEUPEMENTS DU MASSIF VOSGIEN.....	16
2.1. Description des données (IFN).....	16
2.2. Essences et peuplements les plus fréquents.....	16
3. LES DONNEES UTILISEES POUR L'ETUDE DE LA DISTRIBUTION DES PRINCIPALES ESSENCES DU MASSIF VOSGIEN.....	18
4. LES DONNEES UTILISEES POUR L'ETUDE DE LA CROISSANCE.....	20
4.1. Stratégie d'échantillonnage.....	20
4.2. Sélection et positionnement des placettes au sein des strates d'échantillonnage.....	22
4.3. Variables relevées.....	23
4.3.1. Variables topographiques.....	23
4.3.2. Variables floristiques.....	23
4.3.3. Variables pédologiques de terrain.....	24
4.3.4. Variables dendrométriques et carottages réalisées.....	24
4.3.5. Variables issues des analyses de sol.....	25
4.3.6. Variables climatiques issues du SIG.....	25
4.4. Echantillonnage réalisé.....	26
4.4.1. Distribution géographique des placettes et répartition dans le plan d'échantillonnage.....	26
4.4.2. Distribution des carottages dans le plan d'échantillonnage.....	28
4.5. Données dendrométriques et de croissance.....	28
4.5.1. Mesure des largeurs de cernes en laboratoire.....	28
4.5.2. Détermination de l'âge des arbres.....	31
4.6. Premiers traitements des données.....	35
4.6.1. Principales caractéristiques des peuplements échantillonnés.....	35
4.6.2. Correction de l'effet âge pour les mesures de hauteur et de diamètre.....	40
CHAPITRE 2 : NICHE ECOLOGIQUE DES PRINCIPALES ESSENCES DU MASSIF VOSGIEN.....	45
1. INTRODUCTION.....	47
2. MATERIEL ET METHODES.....	48
2.1. Zone d'étude et données disponibles.....	48
2.2. Variables écologiques mesurées.....	48
2.3. Variables prédites par la flore.....	48
2.4. Analyses multivariées des communautés végétales.....	49
2.5. Modélisation du comportement des essences.....	49

3. RESULTATS	49
3.1. AFC des essences et interprétation des gradients	49
3.2. AFC de la flore et interprétation écologique	49
3.3. ACC et effets des principales variables écologiques sur la composition du peuplement	50
3.4. Comportement nutritionnel et climatique des principales essences.....	51
4. DISCUSSION.....	52
4.1. Facteurs déterminant la présence des espèces	52
4.2. Réponse écologique des essences.....	54
4.3. Efficacité des variables mesurées et estimées pour expliquer l'occurrence des essences.....	54
BIBLIOGRAPHIE.....	54

CHAPITRE 3 : CROISSANCE EN HAUTEUR DU *ABIES ALBA* DANS LE MASSIF

VOSGIEN 57

1. INTRODUCTION.....	59
2. MATERIEL ET METHODES	60
2.1. Zone d'étude.....	60
2.2. Plan d'échantillonnage, sites et choix des peuplements	60
2.3. Acquisition de données.....	60
2.4. Analyses statistiques.....	62
3. RESULTATS	62
3.1. Variables climatiques	64
3.2. Caractéristiques nutritionnelles	65
3.3. Effet de la surface terrière et des variables abiotiques sur l'indice de fertilité du sapin	65
3.4. Effet de la surface terrière des feuillus et résineux sur l'indice de fertilité du sapin	65
4. DISCUSSION.....	66
4.1. Effet du climat et de la nutrition sur la croissance en hauteur du sapin.....	66
4.2. Effet de la compétition sur la croissance en hauteur du sapin	67
5. CONCLUSION.....	68
BIBLIOGRAPHIE.....	68

CHAPITRE 4 : CROISSANCE RADIALE DU *ABIES ALBA* DANS LE MASSIF VOSGIEN 71

1. INTRODUCTION.....	73
2. MATERIEL ET METHODES	74
2.1. Région d'étude.....	74
2.2. Sélection des peuplements et plan d'échantillonnage	74
2.3. Prise de données sur le terrain	75
2.4. Largeur de cernes et indices radiaux	77
2.5. Analyse de la variabilité de la croissance radiale du sapin	77
2.6. Analyse de la stabilité des facteurs écologiques au cours du temps	78
3. RESULTATS	78
3.1. Analyse de la variance de la croissance radiale moyenne	78
3.2. Effet de la compétition et du milieu sur la période 1976-2000.....	78
3.3. Effet des facteurs écologiques au cours du 20 ^{ème} siècle.....	80
4. DISCUSSION ET CONCLUSIONS.....	80
4.1. Effet de la compétition sur la croissance radiale moyenne du sapin.....	80
4.2. Effet du milieu sur la croissance radiale moyenne du sapin	81
4.3. Changements des effets du milieu au cours de la vie du peuplement et du temps.....	82

BIBLIOGRAPHIE.....	83
CHAPITRE 5 : DISCUSSION	87
1. INTRODUCTION.....	89
2. RELATION ENTRE LA CROISSANCE EN HAUTEUR ET LA CROISSANCE EN DIAMETRE DU SAPIN	91
2.1. Analyse de la variabilité inter-placettes de l'IF et de l'Ir	93
2.2. Analyse des facteurs qui déterminent respectivement l'IF et l'Ir	93
3. LA NICHE DU SAPIN	105
3.1. La niche en France.....	107
3.2. La niche dans les Vosges.....	111
4. RELATION ENTRE PROBABILITE DE PRESENCE ET PRODUCTION.....	114
CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES	121
BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE	127
Résumé	145
Summary	146

TABLE DES FIGURES

CHAPITRE 1 : PRESENTATION DE LA ZONE D'ETUDE, DE SES CONDITIONS PHYSIQUES ET DES PEUPELEMENTS FORESTIERS

Figure 1	Etudes des sapinières du massif vosgien - région d'étude (d'après Gégout, 1995).	13
Figure 2	Températures et précipitations moyennes annuelles du Massif Vosgien.	15
Figure 3	Bilan hydrique Turc du mois de mai du Massif Vosgien.	15
Figure 4	Pourcentage de placettes IFN du Massif Vosgien où chaque espèce est présente.	17
Figure 5	Surface des peuplements les plus fréquents du Massif Vosgien.	18
Figure 6	Schéma des placettes réalisées.	23
Figure 7	Variable de convexité/concavité locale.	26
Figure 8	Carte de la distribution des 143 placettes échantillonnées pour l'étude de la croissance du sapin.	27
Figure 9	Distance séparant le dernier cerne mesuré et le cœur présumé des carottes incomplètes selon l'essence.	31
Figure 10	Relation entre les largeurs moyennes de cernes des années cambiales 6 et 7, et la largeur moyenne de cerne des 5 premières années cambiales.	34
Figure 11	Surface terrière moyenne et nombre moyen d'arbres des essences participant aux sept types de peuplements étudiés.	36
Figure 12	Surface terrière de la cohorte dominante en fonction des sept types de peuplements étudiés.	37
Figure 13	Distribution, pour l'ensemble des 143 placettes, des âges des arbres carottés selon le type de peuplement et l'essence.	38
Figure 14	Distribution, pour l'ensemble des 143 placettes, des hauteurs des arbres carottés selon le type de peuplement et l'essence.	39
Figure 15a	Relation entre diamètre et hauteur, et entre âge et hauteur des arbres d'une placette.	40
Figure 15b	Relation entre diamètre et hauteur, et entre âge et hauteur des arbres d'une placette.	41
Figure 16	Faisceaux de courbes hauteur-âge établis à partir du modèle de Lunqvist-Matern et du modèle de l'ONF.	42
Figure 17	Distribution des indices de fertilités du sapin dans les 143 placettes étudiées.	42
Figure 18	Largeurs de cernes moyennes des essences carottées en fonction de leur âge cambial.	44
Figure 19	Largeurs de cernes moyennes des essences carottées en fonction du rayon de l'arbre.	44

CHAPITRE 2 : NICHE ECOLOGIQUE DES PRINCIPALES ESSENCES DU MASSIF VOSGIEN

Figure 1	Tree species on correspondence analysis ordination diagram 1-2.	50
Figure 2	Tree species on CCA ordination diagram 1-2.	51
Figure 3	Predicted probability of occurrence for eight tree species according to main ecological factors structuring tree species composition.	53

CHAPITRE 3 : CROISSANCE EN HAUTEUR DU *ABIES ALBA* DANS LE MASSIF VOSGIEN

Figure 1	Climatic effects, elevation, aspect, mean temperature of February and water balance of on silver fir site index estimated by the general model.	64
Figure 2	Effect of Al (B-horizon) and C:N ratio on silver fir site index.	65
Figure 3	Residuals of environmental model related to total basal area.	65
Figure 4	Relationships between site index and fitted values from environmental model and final model developed with climatic, nutritional and stand variables.	67

CHAPITRE 4 : CROISSANCE RADIALE DU *ABIES ALBA* DANS LE MASSIF VOSGIEN

Figure 1	Map of the 143 plots sampled in the Vosges Mountains (north-eastern France).	75
Figure 2	Distribution of radial index of silver fir (<i>Abies alba</i> Mill) between 1976 and 2000, at the level of rings, trees and plots.	79
Figure 3	Prediction of radial growth index of silver fir for the period 1976-2000.	79
Figure 4	Change in mean radial growth of silver fir for the period 1976-2000, as a function of soil conditions: aluminium toxicity, available water storage capacity and concavity/convexity index.	81
Figure 5	Time-dependent change in radial growth index (Ir) of silver fir for three ranges of C:N ratio.	81

CHAPITRE 5 : DISCUSSION

Figure 1	Variation du diamètre et du volume moyens des arbres dominants de sapin en fonction de l'altitude pour une hauteur dominante de 30 m.	97
Figure 2	Relation entre l'altitude et le rapport hauteur/diamètre mesuré du sapin sur les 143 placettes échantillonnées.	98
Figure 3	Variation du diamètre moyen des arbres dominants de sapin en fonction de la réserve utile du sol.	98
Figure 4	Effet de la nutrition sur la relation entre l'indice de fertilité et l'indice radial.	99
Figure 5	Relation entre l'indice de fertilité et l'indice radial pour les 143 points, estimés respectivement par les modèles « milieu ».	100
Figure 6	Relation entre l'indice de fertilité et l'indice radial calculés à l'échelle de la placette pour les 143 points.	103
Figure 7	Localisation des 2987 relevés forestiers en France issus d'EcoPlant avec 584 présences et 2403 absences de <i>Abies alba</i> .	106
Figure 8	Courbes de réponse de <i>Abies alba</i> , vis-à-vis de l'altitude, dérivées du modèle de régression logistique qui intègre l'altitude en interaction avec les massifs, ajusté sur 2987 relevés.	107
Figure 9	Courbes de réponse de <i>Abies alba</i> , vis-à-vis de l'altitude, dérivé du modèle de régression logistique ajusté sur 2987 relevés.	108
Figure 10	Surface de réponse de <i>Abies alba</i> , vis-à-vis de l'altitude et de l'indice d'aridité dans le Massif des Vosges, dérivé du modèle de régression logistique ajusté sur 2987 relevés.	109
Figure 11	Courbe de réponse de <i>Abies alba</i> , vis-à-vis du pH de l'horizon A du sol, dérivé du modèle de régression logistique ajusté sur 2987 relevés.	110
Figure 12	Présences/absences observées du sapin dans l'ensemble des 9164 relevés du jeu de validation et prédictions des probabilités de présence.	112

Figure 13	Relation entre l'indice de fertilité mesuré dans les 143 placettes et la probabilité de présence du sapin, estimé à partir du modèle de régression logistique ajusté à l'échelle nationale.	116
Figure 14	Relation entre l'indice de fertilité estimé par le milieu et la probabilité de présence du sapin, pour les 143 placettes de thèse et 180 placettes d'Ecoplant.	116

SOMMAIRE DES TABLEAUX

CHAPITRE 1 : PRESENTATION DE LA ZONE D'ETUDE, DE SES CONDITIONS PHYSIQUES ET DES PEUPELEMENTS FORESTIERS

Tableau 1	Etudes et relevés extraits d'EcoPlant utilisés pour l'analyse de la distribution des essences du massif vosgien.	19
Tableau 2	Présentation des différentes strates du plan d'échantillonnage et du nombre de relevés minimum devant être réalisé dans chaque strate.	21
Tableau 3	Plan d'échantillonnage effectué selon les trois facteurs de stratification: altitude, niveau trophique et type de peuplement.	27
Tableau 4	Nombre de carottes prélevées par essence selon la strate d'altitude et le niveau trophique.	28
Tableau 5	Bilan des carottes mesurées et interdatées.	31
Tableau 6	Relation ente la largeur moyenne de cerne des 5 premières années de croissance et les largeurs moyennes des cernes des années suivantes.	33
Tableau 7	Erreur d'estimation du nombre d'années manquantes des carottes n'étant pas carottées à cœur pour une méthode traditionnelle et la méthode employée dans la thèse.	35
Tableau 8	Ecart-type des âges et des hauteurs, au sein des placettes, pour tous les arbres carottés.	38

CHAPITRE 2 : NICHE ECOLOGIQUE DES PRINCIPALES ESSENCES DU MASSIF VOSGIEN

Tableau 1	Correlation coefficients between environmental variables and CA plot scores.	50
Tableau 2	Efficiency of measured variables and estimated variables by indicator plants to predict tree species composition.	50
Tableau 3	Coefficient of logit models predicting the occurrence of main tree species in the Vosges Mountains.	51
Tableau 4	Akaike Information criteria of models predicting the occurrence of tree species in the study area.	52

CHAPITRE 3 : CROISSANCE EN HAUTEUR DU *ABIES ALBA* DANS LE MASSIF VOSGIEN

Tableau 1	Number of plots in each sampling stratum, according to 3 elevation classes.	61
Tableau 2	Summary of principal climatic, soil and stand characteristics of the 143 stands.	62
Tableau 3	Mean site index of study plots according to stand type, elevation class and soil nutrient status.	63
Tableau 4	Analysis of variance of site index according to elevation, nutrient status and stand factor.	63
Tableau 5	Coefficients of three-way ANOVA analyses.	63
Tableau 6	Coefficients associated to each variable in four different models explaining the variability in site index.	64

CHAPITRE 4 : CROISSANCE RADIALE DU *ABIES ALBA* DANS LE MASSIF VOSGIEN

Tableau 1	Grid sampling of plots and cores.	75
Tableau 2	Summary of the main climatic and soil variables and characteristics of the 143 studied plots.	76
Tableau 3	Correlation matrix of the main environmental variables measured in the 143 plots.	77
Tableau 4	Reference curves used to model <i>Abies alba</i> ring widths according to cambial age for 3 age classes.	78
Tableau 5	Coefficients of three models adjusted for all plots (n = 143) explaining the variation in the radial growth index of silver fir for three periods: 1976-2000; 1951-2000; 1901-2000.	80
Tableau 6	Coefficients of four models explaining the variation of radial growth index of silver fir at different periods and for different generation.	82

CHAPITRE 5 : DISCUSSION

Tableau 1	Coefficients standardisés, associés aux variables des modèles expliquant la variabilité de l'indice de fertilité et de l'indice radial calculé sur des cernes formés entre 1901 et 2000.	94
Tableau 2	Estimation de la biomasse totale à l'échelle de l'arbre pour le sapin selon type de peuplement.	104
Tableau 3	Relevés phyto-écologiques extraient d'EcoPlant selon gamme d'altitude et Massif.	109
Tableau 4	Indices synthétiques de la qualité de la prédiction du modèle France et du modèle Vosges pour deux sources de données : calibration (EcoPlant) et validation (Sophy).	111
Tableau 5	Effet des variables du milieu dans le modèle : a) de régression linéaire multiple, b) de régression logistique.	117

INTRODUCTION GENERALE

1. CONTEXTE SOCIO-ECONOMIQUE : TENDANCES DE LA GESTION FORESTIERE DANS UNE SOCIETE EN CHANGEMENT

2. CONTEXTE SCIENTIFIQUE : NOUVELLES QUESTIONS, NOUVELLES METHODES

2.1 A propos de la distribution des espèces

2.2 A propos de la croissance

3. OBJET D'ETUDE ET CONTEXTE DE TRAVAIL: LES FORETS MELANGEES DES VOSGES A BASE DE *ABIES ALBA* MILL.

4. OBJECTIF

1. Contexte socio-économique : tendances de la gestion forestière dans une société en changement

Les sociétés industrialisées ont été caractérisées, lors des dernières décennies, par l'importance croissante qu'elles ont accordé à la protection de la nature. Depuis la conférence des Nations Unies sur l'Environnement et le Développement (ONU, 1992), les notions de gestion durable et de biodiversité ont acquis une importance internationale. Pour les écosystèmes forestiers, ces phénomènes se sont traduits par un **changement de la demande sociale sur les fonctions de la forêt** : outre la fonction de production, celles de protection et d'accueil du public deviennent de plus en plus importantes.

Ce changement conduit à une **évolution de la sylviculture vers la recherche de peuplements plus hétérogènes**, supposés mieux répondre aux fonctions de : (i) *protection*, du fait de peuplements plus stables et à meilleure résilience à l'égard des tempêtes (Schütz, 1990; Dhote, 2005), et d'autre part caractérisés par une plus forte biodiversité comparée à celle des peuplements monospécifiques; (ii) *accueil au public*, par la valeur paysagère plus élevée des peuplements mélangés comparée à celles des plantations (Barthod, 1996) ; (iii) *production*, pour certaines essences, des croissances en hauteur et des productivités en volume se sont révélées supérieures en mélange qu'en peuplement pur (Pretzsch, 2005). Pour ce dernier aspect néanmoins, des travaux récents montrent des résultats divergents et la communauté scientifique n'est pas encore arrivée à un consensus sur le sujet. Cependant, le mélange d'essences apparaît tout de même justifiable d'un point de vue écologique et social. Ainsi les politiques forestières nationales et régionales convergent en favorisant l'installation et la gestion des peuplements mélangés là où les conditions stationnelles sont favorables (ONF, 1993a, b; DERF, 2000). L'impact de ces politiques se traduit par l'importance accordée à la gestion des forêts mélangées qui devra nécessairement conduire à un approfondissement des connaissances les concernant.

D'un point de vue appliqué, la gestion des peuplements mélangés nécessite que des **outils d'aide à la décision** soient développés pour répondre aux nouvelles questions spécifiques qui leur sont liées. Ces forêts reposent en effet sur l'utilisation d'essences naturelles, qui sont très nombreuses par rapport aux quelques essences utilisées dans les reboisements par plantations monospécifiques. Le **choix des essences** adaptées aux conditions du milieu, devient donc fondamental et sur ce choix repose le succès de la gestion future des peuplements établis. D'autre part, **l'estimation de la croissance** d'un peuplement est nécessaire pour mener l'exploration des différentes options sylvicoles de gestion et étudier leur impact économique.

Les méthodes développées pour étudier la production des peuplements homogènes (équiennes, monospécifiques), par exemple les modèles de croissance (Garcia, 1994), ne semblent pas adaptés aux forêts hétérogènes comportant plusieurs essences avec des arbres de différents âges (Vanclay, 1994; Franc et al., 2000).

La gestion des forêts complexes révèle donc le besoin de nouvelles connaissances sur l'adaptation des essences aux conditions des sites et sur la croissance des essences en mélange pour une gestion rationnelle qui intègre les différentes fonctions de la forêt.

2. Contexte scientifique : nouvelles questions, nouvelles méthodes

2.1 A propos de la distribution des espèces

L'étude formalisée de la distribution des espèces s'est fortement développée grâce à de nouvelles méthodes statistiques et aux possibilités techniques offertes par leur implémentation informatique qui rend possible le traitement aisé de grandes quantités de données. Ce regain d'intérêt s'appuie sur l'effet encore très mal connu des **changements climatiques** constatés au cours du XX^e siècle (Moisselin et al., 2002) sur l'évolution de la végétation. La modélisation précise de la réaction des espèces vis-à-vis des variables du climat est de ce fait devenue nécessaire pour pouvoir déterminer leur capacité de survie à long terme.

Le concept de niche écologique a été développé dans l'objectif de comprendre le déterminisme de l'environnement dans la capacité de survie d'une espèce. Hutchinson (1957) définit la niche fondamentale comme un hyper-volume à n-dimensions environnementales où l'espèce peut survivre. Mais une espèce peut être exclue d'une partie de sa niche fondamentale par la compétition ou par d'autres facteurs biotiques (e.g. anthropiques) qui limitent son développement à une partie seulement de la gamme de valeurs des gradients où elle peut subsister. Cette gamme de valeurs correspond à la niche réalisée qu'on trouve dans les conditions naturelles où l'effet de la compétition s'ajoute à celui du milieu pour contrôler à long terme la survie d'une espèce.

La distribution générale des essences forestières en fonction des gradients d'humidité et trophique a été décrite de façon qualitative pour la France dans la Flore Forestière Française Rameau et al., 1989 ; Rameau et al., 1993) et l'Europe centrale (Ellenberg et al., 1992). Ce n'est qu'à partir des travaux de Austin (1983; 1984) que des approches formalisées, comme les

modèles linéaires généralisés (GLMs), ont été utilisés pour étudier la distribution des essences vis-à-vis des facteurs du milieu. Depuis, plusieurs techniques se sont développées (voir Guisan et Zimmermann, 2000), parmi lesquelles la régression logistique (ter Braak et Looman, 1986; Mc Cullagh et Nelder, 1989) semble actuellement la plus utilisée (Rydgren, et. al., 2003; Coudun et Gégout, 2005). Du fait des changements climatiques à long terme et de la facilité de coupler des relevés floristiques à des informations climatiques, l'application de ces techniques s'est principalement centrée sur la modélisation de la distribution des essences vis-à-vis des facteurs du climat (Austin, 1990; Retuerto et Carballeira, 1992; McKenzie et al., 2003). La prise en compte des facteurs directs du sol conjointement à ceux du climat pour déterminer la niche écologique des espèces ne semble avoir été abordée en France que pour la distribution du *Acer campestre* (Coudun et Gégout, 2005). Le développement de cette approche devrait permettre une détermination plus fine de la niche écologique des espèces, dans un contexte de changements globaux où les variables macro climatiques (e.g. augmentation des températures) (GIEC, 2001) et nutritionnelles (e.g. eutrophisation) (Galloway, 1995) sont susceptibles d'évoluer de façon sensible à moyen terme.

La niche des espèces dépend de leurs caractéristiques intrinsèques en terme de capacité d'installation, de développement et de reproduction (Begon et al., 1996). En conséquence, l'analyse des capacités de croissance des espèces en fonction des gradients écologiques et de la compétition, constitue une problématique importante dans la compréhension de la survie à long terme d'une espèce.

2.2 A propos de la croissance

La croissance des essences en peuplements purs (une essence) et réguliers en âge, peut être décrite précisément à partir de quelques variables moyennes calculées à l'échelle du peuplement (hauteur dominante, nombre de tiges, surface terrière, etc.). L'évolution de la croissance peut être bien prédite avec des modèles simples du type « peuplement » ou « arbre moyen » (Houllier et al., 1991). Pour les forêts régulières, la hauteur dominante est une variable peu influencée par les changements de densité issus des éclaircies, de l'espacement initial, ou des élagages. Etant indépendante de la sylviculture et facile à mesurer, la hauteur dominante à un âge donné, appelée Indice de Fertilité, est couramment utilisée pour évaluer la qualité du site des terrains forestiers (Clutter et al., 1983). Cet indice de fertilité fournit un moyen aisé d'analyser la variabilité de la production potentielle en fonction des facteurs du milieu. La modélisation des effets du milieu sur l'indice de fertilité est généralement abordée par des

régressions linéaires multiples dans lesquelles les variables de milieu interviennent de façon additive. Des variables ayant un effet direct sur la physiologie de l'arbre (e.g. températures, nutrition minérale, etc.) ou des variables indirectes (e.g. altitude, exposition, etc) ont été utilisées dans les modèles selon que les études avaient pour objectif la compréhension de la croissance ou l'extrapolation géographique des modèles (Franc et al., 2000). L'altitude, la latitude et la topographie sont les variables indirectes qui contrôlent le plus souvent la croissance en hauteur des essences. La richesse minérale du sol, indiquée par la végétation ou le type d'humus, influence également sur la production (Cajander, 1926, Wang 2000, Green et al 1989, Szwaluk et Strong, 2003). Un nombre réduit d'études analyse l'effet des variables climatiques directes sur la croissance en hauteur des essences (Fries et al., 1998, Seynave et al., 2005). Par contre, l'effet des variables climatiques a largement été étudié par des approches dendroécologiques. Elles mettent en évidence le déterminisme des températures et des précipitations sur la croissance radiale des essences qui se développent en conditions naturelles (Fritts, 1976).

La relation entre les variables nutritionnelles du sol et la croissance en hauteur et en diamètre n'a été étudiée que dans quelques cas chez les arbres adultes dans les conditions naturelles (Lebourgeois et al., 1997; Szwaluk et Strong, 2003; Bergès et al., 2005). Ces études mettent en évidence le rôle positif du calcium du sol dans les milieux siliceux pour la croissance en hauteur et du phosphore pour la croissance radiale. Le rôle complémentaire des autres cations échangeables nutritifs (Mg, K) ou toxique (Al, Fe) reste mal connu. L'étude conjointe de l'effet des conditions climatiques et édaphiques ayant un effet direct sur la croissance semble avoir été peu abordée chez les essences au stade adulte.

L'analyse de la croissance des essences dans les peuplements mélangés est difficile du fait de leur hétérogénéité en structure et en composition. Pour ces peuplements, les approches de modélisation de la croissance appliquées aux peuplements réguliers ne semblent pas pertinentes. D'autres méthodes supposées être plus adaptées aux peuplements hétérogènes ont été développées comme les modèles « arbre dépendant des distances » qui incluent les coordonnées et le diamètre de chaque arbre, avec quelquefois la hauteur et les dimensions du houppier pour tous les arbres de la placette. Ces modèles très complexes ont besoin de beaucoup de données en entrée, contiennent plusieurs paramètres et peuvent présenter des problèmes de précision dans les estimations. Les effets de la compétition interspécifique sur la croissance au stade adulte sont examinés principalement sur la hauteur et le diamètre des individus. L'analyse de l'effet de la compétition sur le diamètre montre en général des effets asymétriques : les effets de la

compétition ne sont pas les mêmes pour chaque essence participant au mélange et une espèce peut présenter une baisse de croissance plus marquée (Simard et Sachs, 2004). La nature et la hauteur relative des voisins, leur diamètre et leur distance à l'arbre cible sont des facteurs déterminants de la croissance en diamètre des individus. L'accès aux ressources, particulièrement la lumière est considéré comme le principal facteur explicatif de ce phénomène (Nishimura et al., 2002; Canham et al., 2004). Du fait de la lourdeur des mesures sur les arbres, les études concernant la compétition entre essences forestières ont été réalisées sur une ou quelques placettes. Les modèles de croissance développés en peuplement mélangés intègrent, de ce fait, les effets de compétition mais ne prennent pas en compte les effets des variables abiotiques.

Cependant, plusieurs études ont montré chez les végétaux herbacés que les capacités de compétition des espèces peuvent varier avec les conditions environnementales. L'intensité de la compétition aérienne semble ainsi augmenter avec la productivité des milieux (Wilson et Mohler, 1983). Certaines études ont montré que l'on pouvait même passer de phénomènes de compétition à des phénomènes de facilitation le long d'un gradient d'altitude (Choler et al., 2001; Callaway et al., 2002). Les milieux avec l'intensité de stress la plus importante étant plus favorables à la facilitation. Dans un contexte de changements environnementaux, un enjeu important de l'écologie forestière est d'approfondir les effets conjoints du milieu et de la compétition interspécifique sur les essences. Seul un approfondissement des connaissances dans ce domaine permettra de prévoir l'évolution des peuplements mélangés avec l'évolution des conditions du milieu.

3. Objet d'étude et contexte de travail: les forêts mélangées des Vosges à base de *Abies alba* Mill.

Pour progresser sur certaines des problématiques évoquées ci-dessus, on a choisi d'étudier les forêts mélangées à base de *Abies alba* Mill. car, situées dans des contextes écologiques variés, elles constituent les principaux peuplements mélangés résineux-feuillus en France et en Europe. L'essence étudiée, le sapin, représente l'essence la plus importante de l'étage montagnard en Europe (Rameau, 2001). C'est une essence à fort intérêt sylvicole, sensible a priori au réchauffement climatique (Badeau, et al., 2004), pour laquelle l'information sur les potentialités de croissance ne sont pas disponibles, notamment pour ce qui concerne les peuplements mélangés.

Le Massif Vosgien a été choisi comme région d'étude car c'est un massif montagneux où le sapin se trouve à la base de la plupart des peuplements du massif. C'est une zone réduite par rapport au reste des montagnes françaises mais caractérisée par une grande diversité dendrologique, climatique et dans une moindre mesure trophique. La population de sapins constitue dans les Vosges un ensemble homogène, isolé des populations des autres massifs européens. Du fait de sa taille, il est assez aisé d'échantillonner l'ensemble du massif afin d'étudier toute la population de *Abies alba* Mill. qui s'y trouve.

Différents niveaux d'hétérogénéité peuvent être distingués dans les forêts complexes. Franc (2000) définit 4 types de peuplements selon 3 critères : espèce, âge, hauteur. Du niveau le plus simple au plus complexe on distingue les peuplements : (i) « réguliers » où toutes ces variables sont homogènes ; (ii) « mélangés » où l'âge et la hauteur sont homogènes mais l'espèce varie ; (iii) « inéquiennes » qui sont monospécifiques mais hétérogènes en âge ; (iv) « hétérogènes » où l'âge et l'espèce sont hétérogènes. Ce sont les « forêts mélangées » que nous avons retenues comme objet d'étude, car elles correspondent à la structure majoritaire de la sapinière vosgienne qui est mélangée en espèces mais assez homogène en hauteur et âge. Ce niveau de complexité, relativement simple par rapport à celui des autres types de peuplements mélangés, nous a paru pertinent pour une première étude exploratoire de l'effet du milieu et de la compétition inter-spécifique sur la croissance. En effet, l'homogénéité des âges et de la structure verticale (hauteur), permet de mettre en évidence les relations inter-spécifiques en limitant le biais lié à la différence de taille entre espèces (Grace et al., 1992).

Les phénomènes de compétition ou facilitation entre espèces peuvent changer au cours de la vie du peuplement et les types de relations mises en évidence peuvent être dépendantes du moment et de la durée des observations plutôt que à des effets positifs ou négatifs réels entre espèces (Aarssen et Keogh, 2002). Pour les essences, caractérisées par de longues durées de vie, il nous a paru pertinent d'analyser leur croissance au travers d'indices intégrant une partie importante de la vie des individus. C'est pourquoi nous avons été conduit à échantillonner dans le massif vosgien des peuplements purs et mélangés à base de sapin au stade adulte.

L'action anthropique a des conséquences sur la distribution des espèces. D'une part, les activités agricoles anciennes, ont certainement modifié la composition des peuplements forestiers (e.g. zones sommitales des crêtes vosgiennes). D'autre part, à l'exception de l'épicéa qui a été utilisé comme essence de reboisement, la sylviculture dans les Vosges s'est restreinte le plus souvent à des interventions de coupes de plus ou moins grande intensité (éclaircies, coupes

de régénération). Nous avons fait l'hypothèse que l'effet anthropique se traduit par la modification de la probabilité de présence des espèces sans affecter fortement la gamme des conditions de milieu où elles sont présentes. A partir des connaissances établies par les sylviculteurs de la région, nous avons également supposé, que les peuplements du massif vosgiens avaient subi au cours de leur histoire, une sylviculture prudente, homogène dans l'espace et non corrélée aux facteurs écologiques. Il est donc possible, dans ces conditions, d'aborder l'étude de la niche et de la croissance des essences.

4. Objectif

L'objectif général de ce travail est d'analyser, dans les conditions naturelles, le comportement du sapin vis-à-vis des facteurs du milieu et de la compétition. La survie à long terme mesurée par la probabilité de présence dans les conditions naturelles, la croissance en hauteur et la croissance radiale du sapin sont les trois principaux paramètres utilisés pour caractériser son comportement. Ces trois paramètres sont étudiés dans différentes conditions de milieu distribuées selon un gradient climatique et un gradient nutritionnel et dans différentes conditions de compétition représentées par sept types de peuplements dont un pur et six comprenant deux ou trois essences.

Trois objectifs spécifiques sont définis :

- déterminer la distribution du sapin et celles des principales essences du massif vosgien en fonction des facteurs nutritionnels et climatiques qui régissent la composition des peuplements dans la région. Cette étude doit clarifier le comportement respectif de chacune des principales essences du massif par rapport à des facteurs du milieu mesurés finement grâce à des analyses de sols pour la nutrition et des données climatiques quantitatives obtenues sous SIG pour le climat ;
- déterminer les facteurs nutritionnels, climatiques et liés à la compétition qui contrôlent la croissance en hauteur du sapin. Jamais réalisée sur des peuplements forestiers mélangés, l'analyse de la croissance en hauteur en fonction des conditions du milieu, devrait fournir dans cette étude des indications originales sur les effets respectifs du milieu et de la compétition sur la croissance en hauteur des essences ;

- déterminer les facteurs nutritionnels, climatiques et liés à la compétition qui contrôlent la croissance en diamètre du sapin. Les études scientifiques actuelles sur la croissance radiale des essences sont des analyses de cernes qui s'intéressent essentiellement aux effets du climat sur l'accroissement annuel à différentes échelles de temps. Par la pratique des éclaircies, les forestiers ont eux une connaissance importante, bien que pas toujours formalisée, de l'effet de la compétition sur la croissance radiale. Les effets conjoints du niveau trophique, du climat et de la compétition n'ont guère été étudiés et leur analyse devrait combler une lacune dans la connaissance du déterminisme de la croissance radiale.

Les données utilisées pour réaliser ce travail proviennent de deux sources. La première, issue de la base de données de l'ENGREF EcoPlant, comprend 325 relevés phytoécologiques réalisés dans les conditions naturelles du massif vosgien qui comprennent des analyses de sol, des données climatiques et la présence/absence des principales essences du massif. La seconde source de données, qui comprend 143 placettes, a été acquise dans le cadre de cette thèse. En plus de toutes les informations contenues dans les relevés d'EcoPlant, ces relevés contiennent des informations dendrométriques (hauteur et diamètre des individus de la placettes) et des analyses de cernes permettant de connaître l'âge et la croissance radiale des arbres dominants des placettes. Ces 143 placettes ont été réparties de façon équilibrée sur le terrain selon trois facteurs de stratification –l'altitude, le type d'humus, le type de peuplement- de façon à permettre une analyse non biaisée de l'effet du climat, de la nutrition minérale et de la compétition sur la croissance en hauteur et radiale du sapin.

L'analyse des problématiques liées aux trois objectifs spécifiques de ce travail est traitée dans les trois chapitres de résultats de la thèse. Une discussion finale compare les facteurs du milieu et de compétition qui influent sur la survie et la croissance du sapin.

CHAPITRE 1

PRESENTATION DE LA ZONE D'ETUDE, DE SES CONDITIONS PHYSIQUES ET DES PEUPEMENTS FORESTIERS

CHAPITRE 1 : PRESENTATION DE LA ZONE D'ETUDE, DE SES CONDITIONS PHYSIQUES ET DES PEUPEMENTS FORESTIERS

1. LA REGION

- 1.1. Délimitation de la zone d'étude
- 1.2. Conditions du milieu

2. LES PEUPEMENTS DU MASSIF VOSGIEN

- 2.1. Description des données (IFN)
- 2.2. Essences et peuplements les plus fréquents

3. LES DONNEES UTILISEES POUR L'ETUDE DE LA DISTRIBUTION DES PRINCIPALES ESSENCES DU MASSIF VOSGIEN

4. LES DONNEES UTILISEES POUR L'ETUDE DE LA CROISSANCE

- 4.1. Stratégie d'échantillonnage
- 4.2. Sélection et positionnement des placettes au sein des strates d'échantillonnage
- 4.3. Variables relevées
 - 4.3.1 *Variables topographiques*
 - 4.3.2 *Variables floristiques*
 - 4.3.3 *Variables pédologiques de terrain*
 - 4.3.4 *Variables dendrométriques et carottages réalisées*
 - 4.3.5 *Variables issues des analyses de sol*
 - 4.3.6 *Variables climatiques issues du SIG*
- 4.4. Echantillonnage réalisé
 - 4.4.1 *Distribution géographique des placettes et répartition dans le plan d'échantillonnage*
 - 4.4.2 *Distribution des carottages dans le plan d'échantillonnage*
- 4.5. Données dendrométriques et de croissance
 - 4.5.1 *Mesure des largeurs de cernes en laboratoire*
 - 4.5.2 *Détermination de l'âge des arbres*
- 4.6. Premiers traitements des données
 - 4.6.1 *Principales caractéristiques des peuplements échantillonnés*
 - 4.6.2 *Correction de l'effet âge pour les mesures de hauteur et de diamètre*

1.2 Conditions du milieu

Le massif vosgien présente une forte dissymétrie entre les versants lorrain (ouest) aux pentes douces et alsacien (est) aux pentes plus abruptes. Le relief entraîne des différences climatiques entre les deux versants. Les précipitations et les températures moyennes du massif ont été spatialisées par Météo France au pas du km² dans le modèle AURELHY (Benichou & Le Breton, 1987) (Fig. 2). Les précipitations annuelles moyennes varient de 1000 mm au pied du versant lorrain, à plus de 2000 mm dans les plus fortes altitudes de la zone Sud du massif et tombent à 700 mm à la base orientale du massif dans la région de Colmar (Cachan, 1974). Les températures moyennes annuelles varient de 9°C à 350 m à 6°C pour les altitudes les plus élevées du centre du massif (Fig. 2). A altitude comparable, la partie sud du massif présente des températures et des précipitations plus élevées que le reste de la région tandis que la partie alsacienne présente des bilans hydriques plus défavorables (Fig. 3).

Les types de sol du massif vosgien sont rangés dans deux classes principales correspondant à deux processus pédogénétiques : la brunification et la podzolisation. Leur développement est déterminé principalement par le climat et la roche mère. Les roches mères très acides, dont l'altération produit des matériaux grossiers pauvres en argiles et fer, favorisent le développement de la podzolisation qui peut atteindre le stade de podzol humo-ferrugineux (grès vosgien dans les Basses-Vosges ; granites très acides dans les Hautes-Vosges). Sur les substrats moins acides, le climat froid et humide ralentit la décomposition de la matière organique et conduit à des humus de type moder, à un caractère humifère de la plupart des profils et à une podzolisation climatique modérée (Bonneau *et al.*, 1978, Souchier, 1971). Les sols développés dans ce contexte sont des podzosols ocriques (sols ocre podzoliques) sur grès et granites peu acides. La topographie peut également être un facteur important dans la pédogenèse. Guillet (1972) montre que les processus de podzolisation sont fréquents dans les versants secs, en expositions sud et ouest dans les Vosges gréseuses. Le processus de brunification domine dans les autres situations et notamment dans les zones de colluvionnement, sur les grès récents (intermédiaires et à Voltzia) et les granites à forte proportion de minéraux ferro-magnésiens.

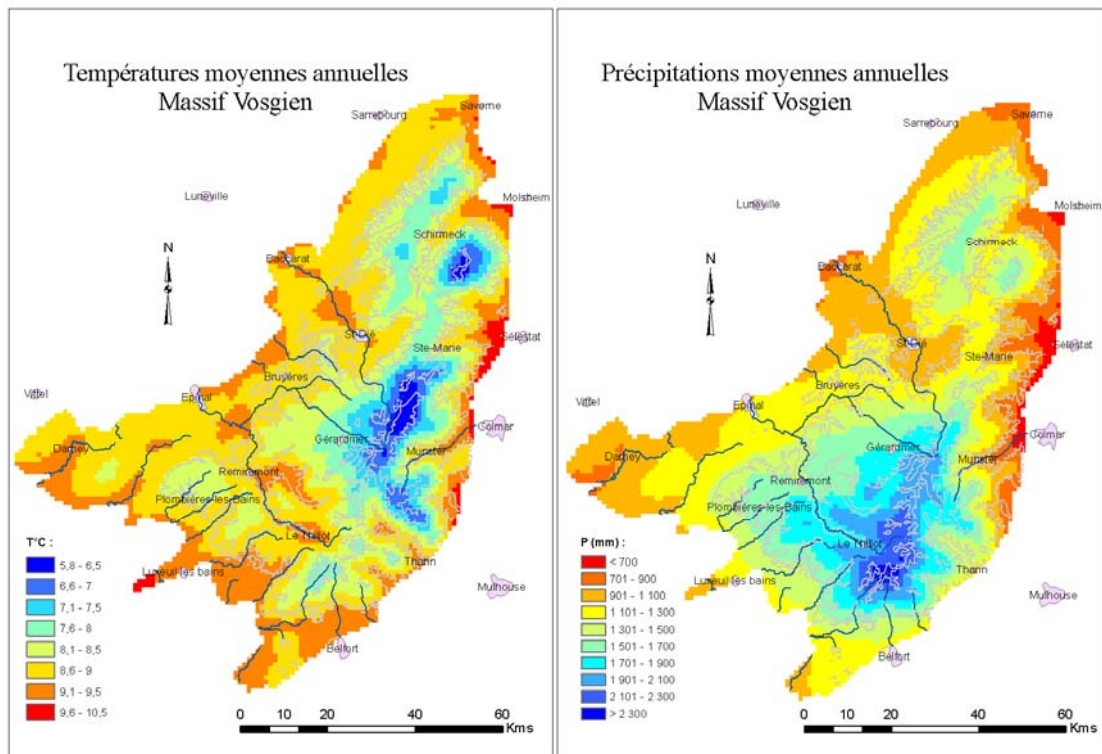


Figure 2. Températures et précipitations moyennes annuelles du Massif Vosgien

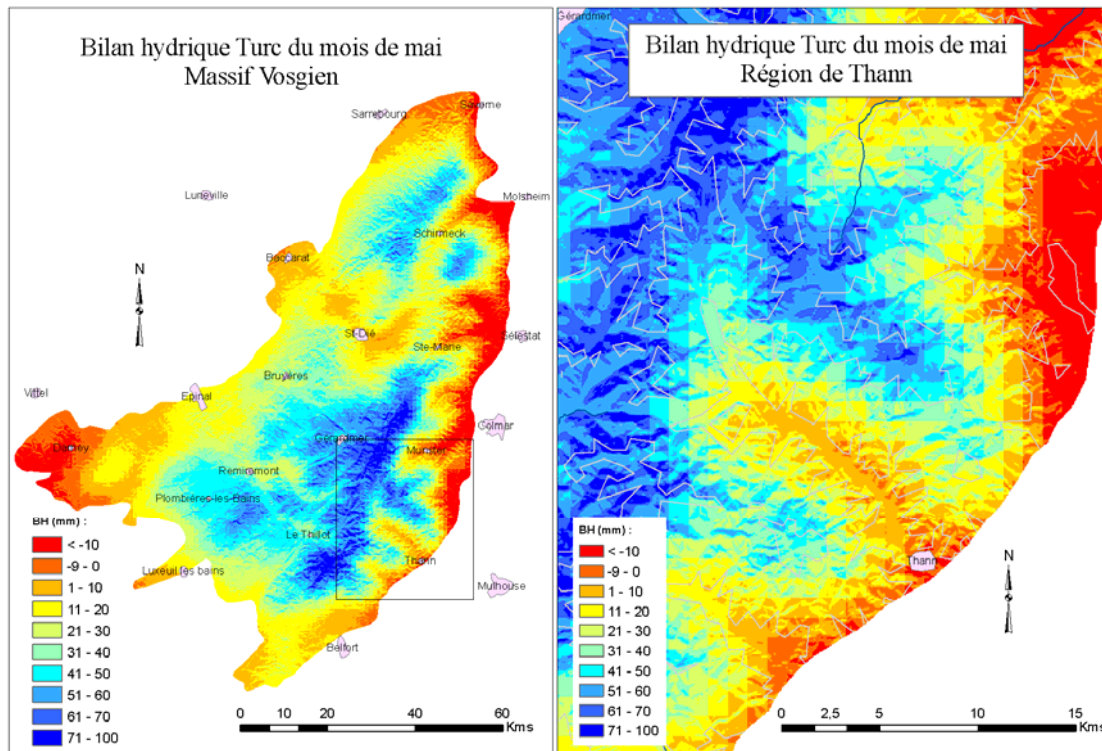


Figure 3. Bilan hydrique Turc du mois de mai du Massif Vosgien

La végétation est caractérisée par un gradient altitudinal dans lequel trois grands étages climatiques peuvent être distingués : (i) L'étage collinéen, dominé par les hêtraies – chênaies, occupe toute la partie basse du massif jusqu'à 400 m d'altitude, (ii) l'étage montagnard, de 400 à 1100 m d'altitude, présente trois niveaux dont le montagnard inférieur dominé par le hêtre, le montagnard moyen caractérisé par les mélanges sapin-hêtre et le montagnard supérieur caractérisé par la dominance du hêtre ; (iii) l'étage subalpin est dominé à la base par le hêtre qui est remplacé par les landes et les pelouses sur les sommets du massif (Dion, 1985, Rameau, 1985).

2. Les Peuplements du massif vosgien

2.1. Description des données

Les principaux peuplements du massif vosgien ont été caractérisés à partir des données de l'Inventaire Forestier National (I.F.N) qui dispose de 4824 relevés répartis de façon homogène dans la zone d'étude qui comprend une surface boisée de 484 316 ha. Pour chaque placette de l'IFN, plusieurs informations étaient disponibles : localisation (coordonnées en Lambert II), données écologiques et floristiques (présence/absence de toutes les espèces ligneuses et herbacées) et mesures dendrométriques (un inventaire hauteur-diamètre sur tous les arbres de diamètre à 1.3 m supérieur à 7.5 cm).

2.2. Essences et peuplements les plus fréquents

Les essences prépondérantes, les plus fréquentes du massif vosgien, ont été déterminées à partir du nombre de placettes où elles étaient présentes par rapport au nombre total (4824) de placettes réalisées par l'IFN dans la région. Une essence a été considérée comme présente dans la placette (de taille variable de 400 à 1000 m² selon la taille des arbres présents) dès qu'un pied de diamètre supérieur à 7.5 centimètres a été relevé dans l'inventaire. La figure 4 montre que les essences les plus fréquentes dans le Massif sont le sapin (*Abies alba* Mill), le hêtre (*Fagus sylvatica*) et l'épicéa (*Picea excelsa*) qui sont présentes respectivement dans 50%, 45% et 32% des relevés. En plus de ces trois essences, le Chêne sessile (*Quercus petraea*), le Pin sylvestre (*Pinus silvestris*), et les Erables (*Acer spp.*), principalement *Acer pseudoplatanus*, sont présentes dans plus de 10 % des relevés. Les autres essences fréquentes, présentes dans moins de 10% des relevés, sont *Carpinus betulus*, *Betula pendula*, *Fraxinus excelsior* et *Pseudotsuga menziesii*.

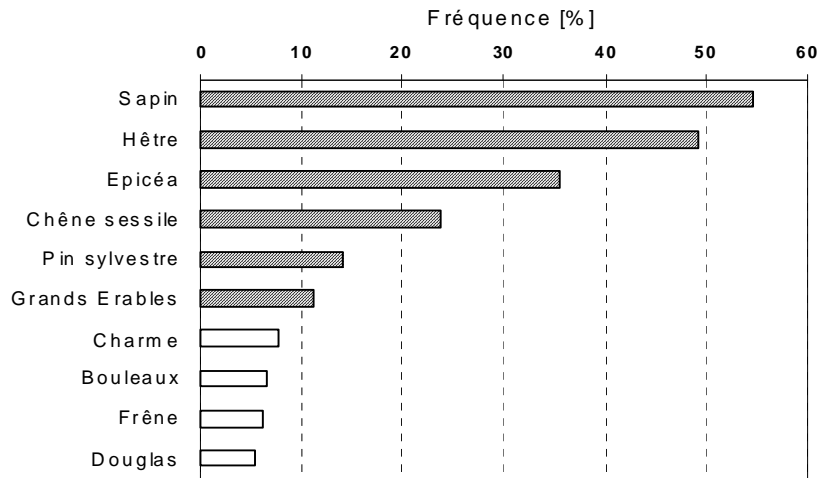


Figure 4. Pourcentage de placettes IFN du massif vosgien où chaque espèce est présente.

Les peuplements les plus fréquents ont également été définis à partir des données de l'IFN. Dans un objectif de mieux appréhender la variabilité dendrologique des peuplements du massif vosgien, les peuplements définis comme "mêlés" sont constitués de tous les peuplements comprenant deux ou plus de deux essences (une essence étant considérée comme présente dans la placette dès qu'un pied > 7.5 cm de diamètre de cette essence y est inventorié). Cette classification conduit à définir 869 types de peuplements dans les Vosges, dont 22 sont monospécifiques. Ces peuplements purs représentent 24% de la surface forestière totale de la région d'étude. Les peuplements plurispécifiques sont constitués de deux à dix essences différentes. Cependant, les peuplements constitués par deux ou trois essences sont majoritaires et représentent respectivement 35% et 25% de la surface forestière totale du massif, alors que les peuplements à quatre et cinq espèces constituent 13% de la surface de la région.

La figure 5 montre les 10 peuplements les plus fréquents du massif vosgien. Le peuplement le plus fréquent est la hêtraie-sapinière avec 42 277 ha de futaie régulière et une part faible en structure irrégulière (7 %). Les deux peuplements purs de *Abies alba* et de *Picea abies* viennent ensuite et couvrent respectivement 36 385 ha et 35 821 ha, principalement en structure régulière. Parmi, les mélanges importants après la hêtraie-sapinière, on distingue: *Abies alba-Picea abies* avec 31 966 ha, *Fagus silvatica-Quercus petraea* avec 24 265 ha et *Abies alba-Fagus silvatica-Picea abies* avec 20 857 ha.

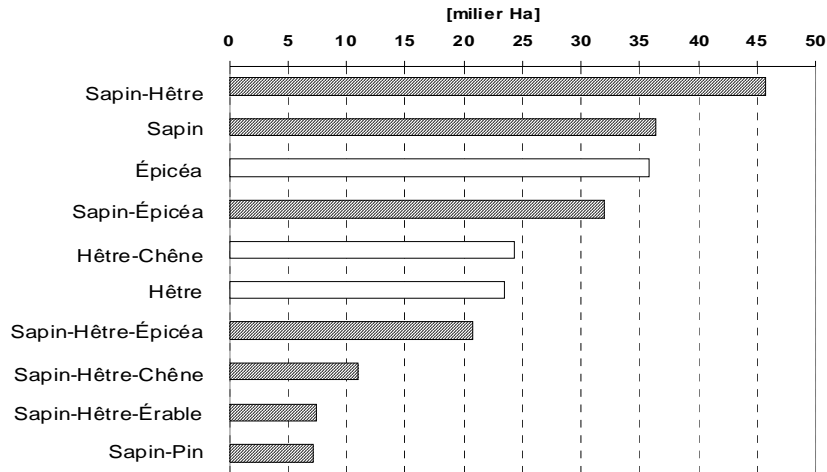


Figure 5. Surface (millier d'Ha) des peuplements les plus fréquents du massif vosgien. Les barres hachurées correspondent aux peuplements étudiés.

Seul le mélange *Fagus sylvatica-Quercus petraea* présente une part significative de structure irrégulière avec 10% de la surface occupée par ce type de structure. Les autres mélanges sont réguliers pour plus de 95 % de leur surface. Cette analyse met en évidence que les principaux peuplements du massif vosgien sont constitués de peuplements purs et mélangés à deux ou trois essences, dont la structure verticale est majoritairement régulière. Elle montre l'importance du sapin dans la structuration des peuplements du massif : le sapin est l'essence la plus fréquente et celle qui constitue les principaux peuplements mélangés (feuillus ou résineux) de la région.

L'importance du sapin dans le massif vosgien justifie qu'il ait été retenu comme principal objet d'étude. Parmi les 10 peuplements les plus fréquents du massif, tous ceux à base de sapin ont été sélectionnés (Figure 5) : peuplement pur de *Abies alba* (Aa); et six mélanges, *Abies alba-Fagus sylvatica* (Aa-Fs), *Abies alba-Picea abies* (Aa-Pa), *Abies alba-Fagus sylvatica-Picea abies* (Aa-Fs-Pa), *Abies alba-Fagus sylvatica-Quercus petraea* (Aa-Fs-Qp), *Abies alba-Fagus sylvatica-Acer pseudoplatanus* (Aa-Fs-Ap), *Abies alba-Pinus sylvestris* (Aa-Ps). Ces sept types de peuplement intègrent les six essences les plus fréquentes du massif vosgien qui présentent toutes un fort intérêt sylvicole.

3. Les données utilisées pour l'étude de la distribution des principales essences du massif vosgien

Deux sources de données distinctes ont été utilisées pour étudier l'écologie et la croissance du sapin en peuplements purs et mélangés. La première, utilisée pour l'étude de la distribution du sapin et des autres essences importantes du massif, est issue de la base de

données EcoPlant. Elle comprend des placettes dans lesquelles le sapin peut être présent ou absent. Les relevés de la seconde source de données ont été recueillis dans le cadre de cette thèse et en constituent un acquis important. Utilisés pour étudier la croissance du sapin, ils comprennent des placettes dans lesquelles le sapin est évidemment toujours présent. Pour les deux sources de données, les facteurs de stratification de l'échantillonnage retenus sont les mêmes : les placettes sont distribuées régulièrement selon l'altitude et le niveau trophique. Le jeu de données utilisé pour étudier la croissance du sapin sera présenté en détail dans le paragraphe 4. Le jeu de données utilisé pour l'étude de la distribution du sapin et des autres essences importantes du massif, largement utilisé par ailleurs, sera présenté de façon succincte en renvoyant le lecteur à la bibliographie pour un approfondissement sur l'origine des données. Les variables disponibles dans ce jeu de données sont décrites dans le paragraphe « matériel et méthodes » du premier chapitre de résultats de ce mémoire.

Les 325 relevés issus de la première source de données sont extraits de la base de données phytoécologiques EcoPlant (Gégout *et al.*, 2005). Ces relevés, tous présents dans la région d'étude, proviennent de 10 études (Tableau 1) dont les placettes ont été réalisées dans des peuplements adultes issus de régénération naturelle, principalement composés d'essences natives comme : le sapin (*Abies alba*), le hêtre (*Fagus sylvatica*), le chêne (*Quercus petraea*), l'épicéa (*Picea abies*), le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) et l'érable (*Acer pseudoplatanus*).

Tableau 1. Etudes et relevés extraits d'EcoPlant utilisés pour l'analyse de la distribution des essences du massif vosgien

Source	Nb. Relevés
Badeau, V. (1998)	17
Morlot, D. (1994)	9
Penel, M. (1979)	49
Gégout, J.-C. (1995)	148
Bergès, L. (1998)	1
Dobremez, J.-F., et.al. (1997)	6
Gégout, J.-C. (1992)	17
Girompaire, L. (1986)	64
Oberti, D. (1990)	2
Bonneau, M. (1988)	12
Total	325

Parmi l'ensemble des 325 relevés sélectionnés, 78% sont géoréférencés avec une précision inférieure à 100 m (+/- 50 m), 20% ont une précision comprise entre 100 m et 1000 m et 9 relevés ont une précision de +/-5km. L'information disponible pour chaque point correspond à un relevé phytoécologique avec abondance/dominance des plantes vasculaires et

des bryophytes sur une surface de 400 m², et à des analyses complètes de sol (Gégout *et al.*, 2005). Par croisement sous système d'information géographique avec un modèle numérique de terrain et le modèle climatique AURELHY (Benichou & Le Breton, 1987), un nombre important de données climatiques ont pu être acquises ou calculées : précipitations, températures, radiations, ETP calculées selon Thornthwaite ou Turc, Bilan hydriques, déficits hydriques. L'ensemble de ces données a été calculé au pas mensuel et annuel. Leur précision spatiale est kilométrique sauf pour les radiations et les indices (ETP, bilan hydriques) calculés avec elles dont la précision spatiale est de 50 m.

4. Les données utilisées pour l'étude de la croissance

4.1. Stratégie d'échantillonnage

La stratégie d'échantillonnage a été mise en œuvre pour analyser la croissance du sapin d'une part en fonction des conditions du milieu et d'autre part en fonction des conditions de compétition. Ces objectifs conduisent à échantillonner les sapinières suivant un plan d'échantillonnage stratifié selon ces deux types de facteurs. Les placettes ont été réparties de façon à couvrir toute la gamme de chaque variable étudiée. De plus, une répartition équilibrée des placettes dans toutes les strates d'échantillonnage permet de décorréler les facteurs qui sont normalement liés dans la nature (e.g : altitude et niveau trophique, des niveaux trophiques plus faibles sont plus fréquents à haute altitude).

Les études phytoécologiques réalisées en forêt dans le massif vosgien révèlent trois gradients écologiques principaux qui structurent la végétation : (i) le niveau trophique bien corrélé à la forme d'humus (Drapier, 1988, Gégout, 1995, Hubert, 1986, Oberti, 1987, Piguet, 1987) ; (ii) l'altitude (Gégout, 1995, Oberti, 1987, Piguet, 1987) ; (iii) les caractéristiques hydriques du sol (Drapier, 1988, Gégout, 1995, Piguet, 1987). Nous avons choisi d'étudier les facteurs trophique et climatique. Les milieux humides étant marginaux, nous avons décidé de fixer les caractéristiques hydriques en travaillant exclusivement en milieu drainé.

Le statut nutritionnel du sol (SNS) a été déterminé sur le terrain par rapport à trois classes d'humus d'après Brêthes *et al.*, (1995) : (1) eutrophe (eumull/mesomull); (2) mésotrophe (oligomull/dysmull/amphimull); (3) oligotrophe (hémimoder/eumoder/dysmoder). Trois strates ont aussi été définies pour les conditions climatiques par rapport à l'altitude: (1) zone montagnarde inférieure au dessous de 600 m; (2) zone montagnarde moyenne entre 600 et 900 m, et (3) zone montagnarde supérieure au dessus de 900 m. Neuf compartiments écologiques

correspondant au croisement des trois classes d'altitude et trois classes de niveau trophique ont ainsi été définis.

Le type de peuplement constitue le troisième facteur de stratification du plan d'échantillonnage. Sept classes, correspondant à chacun des sept types de peuplements à base de sapin, les plus fréquents du massif, ont été retenues. Ces peuplements comprennent : (i) le peuplement pur de *Abies alba* (Aa) qui sert de référence ; (ii) trois mélanges de sapin avec une essence accompagnatrice, *Fagus sylvatica* (Aa-Fs), *Picea abies* (Aa-Pa), *Pinus sylvestris* (Aa-Ps) ; (iii) trois mélanges de sapin avec deux essences accompagnatrices, *Fagus sylvatica* et *Picea abies* (Aa-Fs-Pa), *Fagus sylvatica* et *Acer pseudoplatanus* (Aa-Fs-Ap), *Fagus sylvatica* et *Quercus petraea* (Aa-Fs-Qp).

Combinés aux neuf compartiments écologiques, ces sept types de peuplements conduisent à définir 63 strates théoriques pour le plan d'échantillonnage. Les sapinières avec *Picea abies* et *Fagus sylvatica* sont fréquentes dans toute la gamme d'altitude et de niveau trophique du massif. Par contre, celles avec *Acer pseudoplatanus* ne sont fréquentes qu'à haute altitude dans les milieux riches, et les associations avec *Quercus petraea* et *Pinus sylvestris* sont fréquentes seulement à basse altitude, et dans les milieux oligotrophes pour le pin sylvestre. La suppression des strates où certains types de peuplements n'existent pas conduit à définir un plan d'échantillonnage à 45 strates. La réalisation d'un minimum de trois placettes par strate a été prévu, soit 135 placettes prévues au total (Tableau 2).

Tableau 2. Présentation des différents strates du plan d'échantillonnage et du nombre de relevés minimum devant être réalisé dans chaque strate.
Aa, *Abies alba* ; Fs, *Fagus sylvatica* ; Pa, *Picea abies* ; Ap, *Acer pseudoplatanus* ; Qp, *Quercus petraea* ; Ps, *Pinus sylvestris*.

Type de peuplement	altitude < 600 m				600 > altitude < 900 m				altitude > 900 [m]				Total
	eutrophe	mesotrophe	oligotrophe	sous-total	eutrophe	mesotrophe	oligotrophe	sous-total	eutrophe	mesotrophe	oligotrophe	sous-total	
Aa	3	3	3	9	3	3	3	9	3	3	3	9	27
Aa-Fs	3	3	3	9	3	3	3	9	3	3	3	9	27
Aa-Pa	3	3	3	9	3	3	3	9	3	3	3	9	27
Aa-Fs-Pa	3	3	3	9	3	3	3	9	3	3	3	9	27
Aa-Fs-Ap				0	3	3		6	3	3		6	12
Aa-Fs-Qp	3	3	3	9				0				0	9
Aa-Ps			3	3			3	3				0	6
sous-total	15	15	18	48	15	15	15	45	15	15	12	42	
Total													135

4.2. Sélection et positionnement des placettes au sein des strates d'échantillonnage

Seules des forêts domaniales ont été sélectionnées pour limiter la variabilité des pratiques sylvicoles. Un examen des 4824 placettes de l'Inventaire Forestier National (IFN) a permis une sélection *a priori* des sites selon les strates du plan d'échantillonnage. Une campagne de prospection complémentaire a dû être menée pour trouver les situations du plan d'échantillonnage peu fréquentes (e.g. les types de peuplements à base de sapin-hêtre-érable à moyenne altitude et en milieu mésotrophe). La sélection finale des placettes a été réalisée sur le terrain par le choix de peuplements issus de régénération naturelle, réguliers en âge, mûrs et sans effets visibles de coupes ou chablis récents.

Les critères suivants ont été remplis rigoureusement pour la sélection de chacune des placettes sur le terrain :

- placettes sans manifestations récentes de chablis ou de coupes ;
- placettes présentant une homogénéité des conditions du milieu et de peuplement ;
- surface terrière supérieure à $20 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ et diamètre des arbres dominants supérieur à 40 cm,
- impureté (participation d'autres essences non définies dans le type de peuplement) inférieure à 5% de la surface terrière.

Deux conditions additionnelles ont été remplies pour la sélection des peuplements mélangés :

- si possible mélange pied à pied sur la placette,
- proportion en surface terrière du sapin dans les mélanges comprise entre 40 et 60 %. Pour les mélanges à trois essences, proportion de l'essence la moins représentée supérieure à 15% de la surface terrière.

Les placettes circulaires de 1000 m^2 (en projection horizontale) ont été positionnées sur le terrain, à l'aide d'un DME. En terrain horizontal, le rayon retenu est de 17.8 m. Il a sinon été corrigé en fonction de la pente. Le relevé floristique a été établi au centre de la placette sur une surface de 400 m^2 . Une fosse pédologique a été creusée au centre de la placette (Fig. 6).

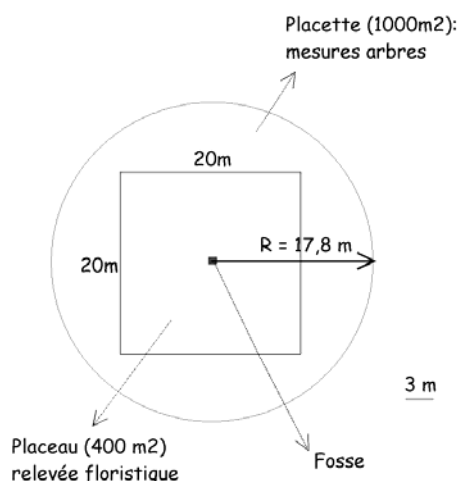


Figure 6. Schéma de la placette réalisée dont la taille est déterminée précisément à l'aide d'un vertex.

4.3. Variables relevées

4.3.1 Variables topographiques

La localisation de la placette est relevée au GPS en coordonnées Lambert II, avec une précision de l'ordre de 5 m. Cela permet l'acquisition à posteriori de données climatiques par croisement sous SIG avec des données météorologiques spatialisées. L'altitude (m) est mesurée avec un altimètre, l'exposition (degrés) avec une boussole et la pente (%) avec un clinomètre.

4.3.2 Variables floristiques

L'ensemble des espèces vasculaires et des bryophytes est inventorié sur une surface de 400 m². Trois strates sont distinguées pour les essences selon leur hauteur: < 1m, 1-8 m, >8m. Pour chaque espèce, un indice d'abondance dans le relevé est noté selon l'échelle proposée par Braun-Blanquet (Braun-Blanquet, 1932).

- + : abondance faible à très faible (recouvrement très faible) ;
- 1 : abondance assez importante mais surface couverte faible ;
- 2 : abondance importante ou surface couverte comprise entre 5 et 25 % ;
- 3 : surface couverte comprise entre 25 et 50 %, abondance quelconque ;
- 4 : surface couverte comprise entre 50 et 75 %, abondance quelconque ;
- 5 : plus de 75 % de surface couverte, abondance quelconque.

4.3.3 Variables pédologiques de terrain

Une description du sol et de l'humus de chaque placette a été réalisée selon le Référentiel Pédologique et le guide pour la description des sols (Baize & Girard, 1992, Baize & Jabiol, 1995). Une fosse est effectuée à la pioche puis un sondage à la tarière est réalisé le plus profondément possible jusqu'à 1m20. La cause d'arrêt, et la profondeur sondée sont relevées. Une description complète du profil a été réalisée en décrivant chacun des horizons selon la profondeur, la couleur (d'après le code Munsell), la texture de terre fine (par test tactile), la compacité (degré d'enfoncement d'un couteau selon l'échelle proposé par Baize et Jabiol (1995)), le volume d'éléments grossiers >7.5 cm (estimé visuellement en %) et la présence des traces d'hydromorphie. D'autre part, deux échantillons de sol ont été prélevés : (i) un de l'horizon organo-minéral entre 0-10 cm (Horizon A) ; (ii) un horizon de profondeur, entre 40-50 cm (Horizon B). Ces échantillons ont été séchés et tamisés à 2 mm. Les volumes d'éléments grossiers < 7.5 mm ont été mesurés en laboratoire. Un échantillon de terre de chaque horizon prélevé a été envoyé pour des analyses physico-chimiques au Laboratoire d'Analyse des Sols de l'INRA d'Arras.

4.3.4. Variables dendrométriques et carottages réalisées

Des données relatives au peuplement ont été relevées sur toutes les placettes pour l'étude de la croissance, sur les placettes circulaires de 1000 m² dont le centre est commun avec celui du relevé phytoécologique de 400m². Un inventaire complet des essences a été réalisé sur les 1000 m² avec un seuil de précomptage de 7.5 cm de diamètre pour la mesure de la circonférence (faite à 1.30 m du sol) et de 17.5 cm de diamètre pour la mesure de la hauteur (réalisée avec un Vertex III Hypsomètre).

Un carottage à cœur à 1.30 m du sol de trois arbres de chaque essence étudiée a été effectué par placette, avec une tarière de Pressler de 40 ou 50 cm selon le diamètre de l'arbre carotté. La sélection des trois arbres par essence est faite parmi les arbres dominants de la placette, lesquels sont sélectionnés à partir de la circonférence (Duplat, 1989). Les arbres sont ordonnés par ordre décroissant selon leur circonférence puis leur rang est noté de 1 à 9. Pour les peuplements purs de sapin, les arbres 1, 5 et 9 sont carottés. Pour les mélanges, les trois arbres de chaque essence les plus proches des rangs 1, 5 et 9 sont carottés. Cela implique le prélèvement de trois, six ou neuf carottes selon que le peuplement est pur, mélangé à deux essences ou mélangé à trois essences. Le carottage est réalisé sur la courbe de niveau

correspondant au cœur du tronc en évitant des anomalies visibles de l'extérieur (déformation du tronc, blessure). Après extraction de l'échantillon, celui-ci est codé (placette, arbre, essence, rang) et la cavité de sondage rebouchée avec une baguette de hêtre et recouverte par un cicatrisant.

4.3.5 Variables issues des analyses de sol

Des analyses de sols ont été réalisées pour les deux échantillons de sol prélevés sur chaque placette. La granulométrie a été mesurée en 5 fractions. Les cations échangeables de Ca, K, Mg et Al, ont été extraits avec NH_4Cl au pH du sol et mesurés par spectrophotométrie. Les protons ont été dosés par titration. Le rapport S/T a été calculé par le rapport $(\text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+} + \text{K}^+)/(\text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+} + \text{K}^+ + \text{Al}^{3+} + \text{H}^+)$. Le pH- H_2O a été mesuré avec une électrode après une dilution de 1:2,5 de la terre fine. Le phosphore a été mesuré par la méthode Duchaufour (Duchaufour & Bonneau, 1959). Pour l'horizon de surface, l'azote total et le carbone organique ont été mesurés avec la méthode Kjeldahl et Anne, et le rapport C/N a été calculé. Les valeurs des cations et C, N, P_2O_5 sont exprimés comme une concentration sur masse sèche en cmol^+/kg et g/kg , respectivement.

La réserve utile maximale (RUM) a été calculée à partir de la classe texturale (déduite de l'analyse granulométrique), de l'épaisseur des horizons, de la pierrosité et de la profondeur du sol définie comme la profondeur prospectée à la tarière (Baize & Jabiol, 1995).

4.3.6 Variables climatiques issues du SIG

Les variables climatiques sont issues du modèle AURELHY (Benichou & Le Breton, 1987). Ce sont des variables mensuelles calculées au pas du kilométrique sur la période 1961-1990 pour les précipitations (P) et les températures : minimums, maximums et moyennes (T_{\min} , T_{\max} , T, respectivement). Les températures mensuelles et la latitude ont été utilisées pour calculer l'évapotranspiration (ETP) selon la formule de Thornthwaite (1957). Les radiations mensuelles ont été estimées à partir d'un modèle qui tient compte de la topographie locale, la nébulosité et la latitude (Piedallu, com. pers). Il a été réalisé sous ArcInfo et calculé à partir d'un Modèle Numérique de Terrain au pas de 50 m. Couplé aux températures, le rayonnement a permis de calculer l'ETP mensuelle avec la formule de Turc (ETPTu) (Turc, 1961). D'autre part, les bilans hydriques pour chaque mois i ont été calculés ($\text{BH}_i = P_i - \text{ETP}_i$), ainsi que les déficits hydriques climatiques cumulés à l'issue de chaque mois de printemps et d'été. Par leur

précision, les variables intégrant l'ETP de Turc permettent de tenir compte des oppositions de versants liées à la topographie (cf. Fig. 3 en début de chapitre).

Une variable de convexité/concavité locale, "CU" (avec une échelle de -1 à 1) a été créée, à partir du modèle numérique de terrain (MNT) de 50 m de précision, avec le SIG ArcInfo. Les valeurs négatives indiquent un relief concave, les positives un relief convexe et les valeurs zéro un terrain plat (Fig. 7).

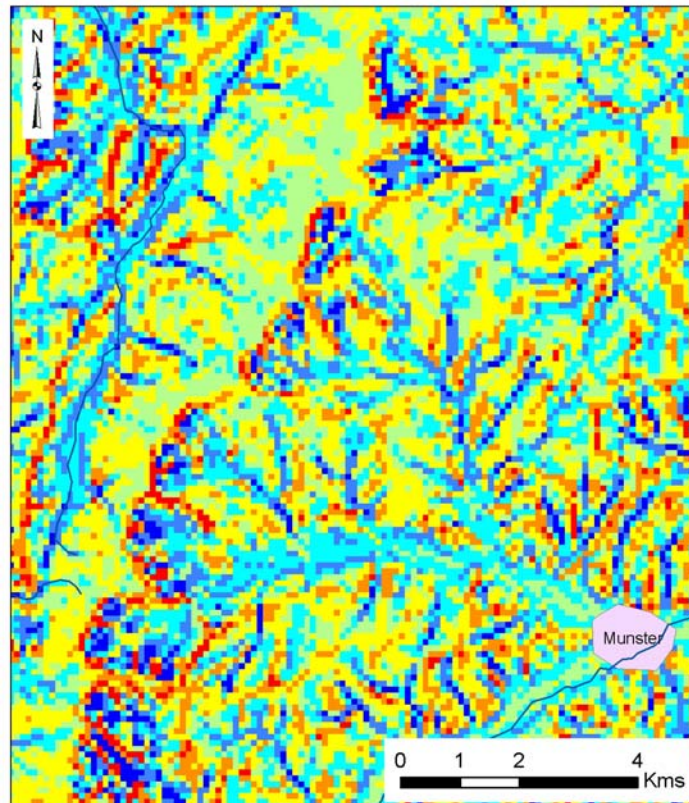


Figure 7. Variable de convexité/concavité locale (CU). Les zones de concavité apparaissent en bleu, les zones planes apparaissent en jaune et les zones de convexité apparaissent en rouge.

4.4. Echantillonnage réalisé

4.4.1 Distribution géographique des placettes et répartition dans le plan d'échantillonnage

Dans le cadre de cette thèse deux campagnes de terrain, de mai à Septembre 2002 et de juillet à août 2003, ont permis de réaliser la totalité du plan d'échantillonnage défini, avec au moins trois placettes par strate. Ce sont, en fait, 143 placettes qui ont été finalement réalisées sur l'ensemble du massif vosgien (Tableau 3) car certaines strates ont été échantillonnées avec 4 relevés. Les placettes sont réparties dans l'ensemble du massif (Fig. 8).

Tableau 3. Plan d'échantillonnage effectué selon les trois facteurs de stratification: altitude, niveau trophique et type de peuplement.

Aa, *Abies alba* ; Fs, *Fagus sylvatica* ; Pa, *Picea abies* ; Ap, *Acer pseudoplatanus* ; Qp, *Quercus petraea* ; Ps, *Pinus sylvestris*.

Type de peuplement	altitude < 600 m				600 > altitude < 900 m				altitude > 900 [m]				Total	
	eutrophe	mesotrophe	oligotrophe	sous-total	eutrophe	mesotrophe	oligotrophe	sous-total	eutrophe	mesotrophe	oligotrophe	sous-total	placettes réalisés	carottes prélevées
Aa	3	3	3	9	3	3	4	10	3	3	3	9	28	84
Aa-Fs	3	3	6	12	3	3	3	9	3	3	3	9	30	180
Aa-Pa	3	3	3	9	3	3	4	10	3	3	3	9	28	168
Aa-Fs-Pa	3	3	3	9	3	3	4	10	3	3	3	9	28	252
Aa-Fs-Ap				0	4	3		7	3	3		6	13	117
Aa-Fs-Qp	3	3	3	9				0				0	9	81
Aa-Ps			4	4			3	3				0	7	42
sous-total	15	15	22	52	16	15	18	49	15	15	12	42		
Total													143	924

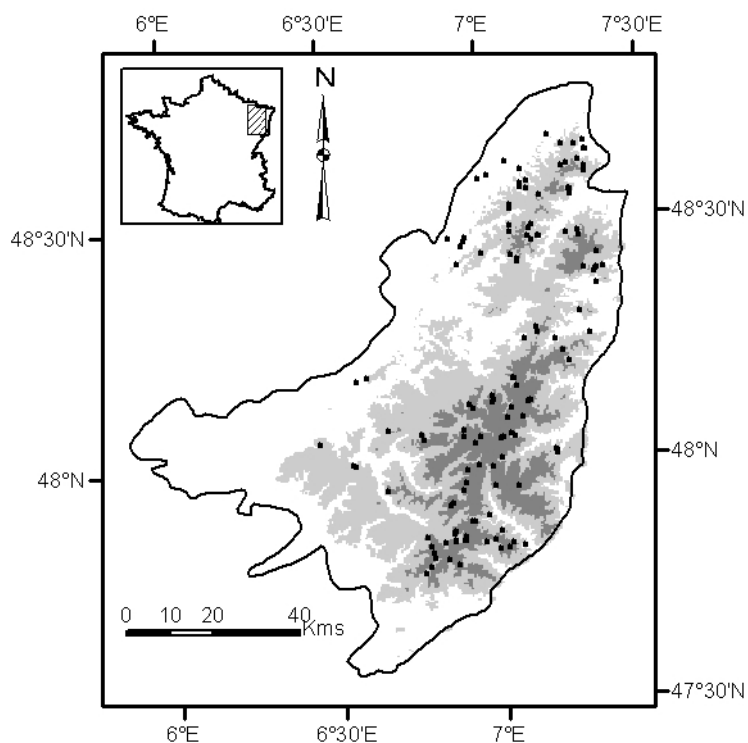


Figure 8. Carte de la distribution des 143 placettes échantillonnées pour l'étude de la croissance du sapin.

4.4.2 Distribution des carottages dans le plan d'échantillonnage

A deux exceptions près, le plan d'échantillonnage a été respecté pour le carottage : 3 arbres de chaque essence étudiée ont été carottés par placette. Un total de 924 carottes a été prélevé, dont 429 de sapin, 240 de hêtre, 168 d'épicéa, 27 de chêne, 21 de pin sylvestre et 39 d'érable (Tableau 4). 25% des carottes prélevées ont atteint la moelle de l'arbre (carottes dites à cœur).

Tableau 4. Nombre de carottes prélevées par essence selon la strate d'altitude et le niveau trophique.

Essence	altitude < 600 m				600 > altitude < 900 m				altitude > 900 [m]				Total	
	eutrophe	mesotrophe	oligotrophe	sous-total	eutrophe	mesotrophe	oligotrophe	sous-total	eutrophe	mesotrophe	oligotrophe	sous-total	carottes prélevées	carottes à cœur [%]
<i>Abies alba</i>	45	45	66	156	48	45	54	147	45	45	36	126	429	23
<i>Fagus sylvatica</i>	27	27	36	90	30	27	21	78	27	27	18	72	240	24
<i>Picea abies</i>	18	18	18	54	17	18	24	60	18	18	18	54	167	29
<i>Quercus petraea</i>	9	9	9	27	0	0	0	0	0	0	0	0	27	26
<i>Pinus sylvestris</i>	0	0	12	12	0	0	9	9	0	0	0	0	21	38
<i>Acer pseudoplatanus</i>	0	0	0	0	12	9	0	21	10	9	0	19	40	15
Total													924	25

4.5. Données dendrométriques et de croissance

4.5.1. Mesure des largeurs de cernes en laboratoire

Pour la mesure des largeurs de cernes et de l'âge des 924 carottes prélevées, un protocole a été mis en place au sein du Laboratoire d'Etude des Ressources FOForêt-Bois du Centre INRA de Nancy. Trois principales étapes ont été définies: i - la préparation des carottes, ii - le pointage et l'interdatation et iii - la mesure des accroissements radiaux sous le logiciel d'analyse d'image WinDendro 6.3a (Regent Instruments, 1996).

- *Préparation des carottes*

Après l'extraction des carottes sur le terrain, elles ont été conservées en chambre froide à 0°C. Au laboratoire, ces échantillons frais subissent l'opération de planage: le tiers de l'épaisseur de ces cylindres de 5 mm de diamètre est tranché manuellement avec un scalpel dans un plan radial. Ce plan de coupe, réalisé soigneusement, permet de mieux visualiser la structure du bois. Dans le même objectif, la surface de lecture est colorée: blanchie avec une craie pour les carottes de sapin, épicéa, pin sylvestre et hêtre et teintée très légèrement au pinceau avec une coloration pour les carottes d'érable. Pour cette dernière essence, la coloration des carottes fait

ressortir les différences anatomiques entre bois initial et bois final, ce qui fait apparaître nettement les limites entre cernes.

- *Lecture visuelle des cernes : pointage, datation et interdatation*

Une fois préparées, les carottes ont été datées et inter-datées visuellement à l'aide d'une loupe binoculaire. Cette opération s'est déroulée en trois étapes : le pointage, la datation et l'interdatation.

1. Le pointage consiste à repérer au crayon le cerne correspondant à chaque période de 10 ans à partir du cerne formé l'année 2001, qui est le dernier cerne commun mesuré sous écorce pour les 924 carottes de l'échantillon.

2. La datation correspond à l'assignation d'une année calendaire à chacun des cernes de la carotte analysée. L'examen des largeurs de cernes d'une carotte montre généralement un certain nombre de cernes à très faible croissance par rapport aux cernes qui les précèdent. Il est démontré depuis longtemps que cette chute de croissance est liée à des accidents climatiques. Les années de formation de ces cernes particuliers sont appelées « années caractéristiques ».

3. L'interdatation commence par la comparaison du patron de croissance de la carotte traitée avec d'une part les deux autres carottes de la même essence échantillonnées dans la placette, et d'autre part avec la série d'années caractéristiques publiées pour l'essence étudiée. Des séries d'années caractéristiques ont été publiées pour le sapin, le hêtre et l'épicéa dans les Vosges (Becker, 1989; Picard, 1995). Pour les essences (érable, chêne, pin sylvestre) sans années caractéristiques publiées, seule la comparaison entre individus de la placette a été réalisée. Cette confrontation des patrons de croissance permet de mettre en évidence d'éventuels décalages temporels des années caractéristiques. L'interdatation consiste à repérer et à corriger ces décalages (Fritts, 1971). Elle a été réalisée au moment du pointage et de la datation en ajustant le pointage décennal selon la chronologie correcte. Une fiche papier a été créée par placette, dans laquelle l'emplacement chronologique des cernes manquants de chaque carotte a été noté.

Les décalages corrigés par l'interdatation sont attribués principalement à des particularités de croissance comme les faux-cernes ou les cernes manquants. Les faux cernes, repérés le plus souvent chez le hêtre, nous semblent correspondre à une diminution progressive de croissance dans le bois de printemps (diminution de la taille des cellules) suivie d'une reprise de la croissance. Ainsi, la zone du cerne concernée par un faux cerne peut être faussement interprétée

comme une zone de bois final. Les cernes manquants correspondent à une absence de production de bois pendant une ou plusieurs années sur le secteur de tronc traversé par la carotte. Ce phénomène correspond à un arrêt plus ou moins long du fonctionnement du cambium, et a été souvent constaté chez le sapin, particulièrement sur des arbres déjà très affaiblis et soumis au stress (Becker & Lévy, 1988). Il est également très fréquent chez le hêtre.

- *Mesure des largeurs de cernes*

Après la phase de lecture visuelle, les largeurs de cernes de toutes les carottes ont été mesurées avec le logiciel WinDendro (Régent Instrument Inc., 1996). Chaque carotte doit d'abord être scannée sous WinDendro. L'image grossie est visualisée sur l'écran et l'opérateur marque à l'aide de la souris le début (moelle) et la fin (écorce) de la carotte. La date de formation du dernier cerne sous écorce est saisie par l'opérateur. La détection des cernes est ensuite réalisée automatiquement par le logiciel entre ces deux points extrêmes. Une ligne tangente est affichée sur l'image à la limite de chaque cerne. Le logiciel corrige automatiquement les largeurs de cernes des carottes excentrées par rapport à la moelle (Régent instrument, 1996). La rectification manuelle éventuelle des limites détectées est ensuite réalisée par l'opérateur. Dans notre étude, les quatre essences résineuses ont été mesurées de façon semi-automatique, avec une première détection des limites des cernes réalisée par le système, et une correction manuelle des erreurs de détection. Par contre, chez les feuillus, la détection des limites de cernes a été faite de façon manuelle sur l'image, car le très faible contraste entre le bois initial et le bois final a rendu la détection automatique peu satisfaisante.

Les données de largeur de cernes sont stockées, avec une précision au centième de millimètre, dans un fichier Excel, où les lignes correspondent aux carottes et les colonnes aux années calendaires. Un fichier a été individualisé par placette. Pour chaque carotte, des largeurs de cernes égales à zéro sont rajoutées aux dates correspondant aux années manquantes repérées pendant la phase d'interdatation. Le tableau 5 montre que 9% de la totalité des carottes présentaient des années manquantes et que le nombre de cernes ajoutés dans la correction reste minime par rapport à la totalité des cernes mesurés. L'érable est l'essence qui présente la plus forte proportion de carottes avec des cernes manquants (17%). Pour le sapin et le hêtre, 11% des carottes ont dû être corrigées. Chez l'épicéa et le chêne, aucun décalage des séries de cernes n'a été repéré lors de l'interdatation.

Tableau 5. Bilan des carottes mesurées et interdatées.

essence	carottes prelevés	cernes mesurés	carottes avec cernes manquants		nb cernes manquants
			nb	[%]	
<i>Abies alba</i>	429	47772	47	11.0	96
<i>Picea abies</i>	167	16618	0	0.0	0
<i>Pinus sylvestris</i>	21	3123	2	9.5	2
<i>Acer pseudoplatanus</i>	40	4832	7	17.5	18
<i>Fagus sylvatica</i>	240	29065	26	10.8	75
<i>Quercus petraea</i>	27	3006	0	0.0	0
Total	924	104416	82	0.09	191

4.5.2. Détermination de l'âge des arbres

Pour les carottes ne passant pas exactement à la moelle, la distance "dmire" entre le dernier cerne mesuré et le cœur présumé est estimée à l'aide d'une mire transparente graduée sur laquelle sont tracés des cercles concentriques. La distance au cœur est évaluée en faisant coïncider les rayons de courbure des cernes avec ceux de la mire.

La figure 9 montre que la distance entre le dernier cerne mesuré et le cœur présumé varie le plus souvent entre 0 et 20 mm, avec une moyenne inférieure à 10 mm quelle que soit l'essence.

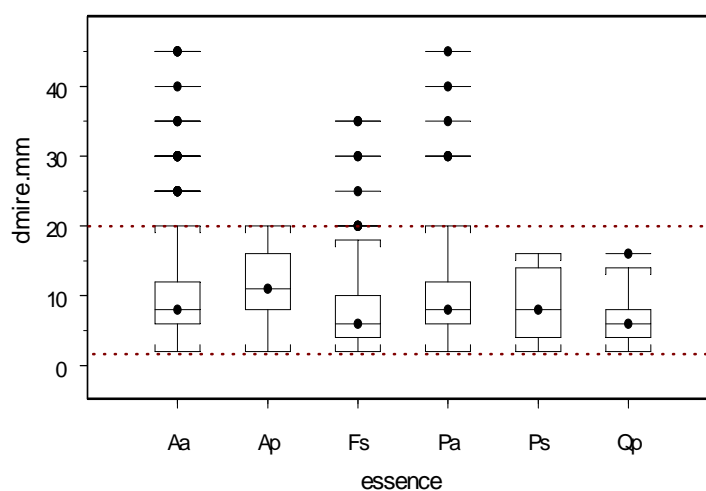


Figure 9. Distance (dmire) séparant le dernier cerne mesuré et le cœur présumé des carottes incomplètes selon l'essence. Aa, *Abies alba* ; Ap, *Acer pseudoplatanus* ; Fs, *Fagus sylvatica* ; Pa, *Picea abies* ; Ps, *Pinus sylvestris* ; Qp, *Quercus petraea*.

Afin de déterminer l'âge de l'arbre carotté, il est nécessaire de calculer le nombre d'années (de cernes) correspondant à la distance estimée entre la moelle et le dernier cerne mesuré. Pour estimer ce nombre d'années manquantes une méthode est traditionnellement utilisée, qui fait l'hypothèse d'une vitesse de croissance constante des premières années de croissance. Nous avons mis au point une autre approche, qui permet de tenir compte de l'évolution possible de la croissance au cours des premières années de développement. La comparaison de ces deux approches a été mise en œuvre afin de vérifier le bien-fondé de la méthode mise au point.

4.5.2.1 Estimation de l'âge par la méthode traditionnelle

La méthode, appelée par la suite "méthode A", est largement utilisée dans les études de dendrochronologie. Elle consiste à calculer l'âge d'une carotte n'étant pas réalisée à cœur par la formule suivante,

$$A = C + [dmire / LCmoy_{1-5}]$$

Où, A : âge estimé

C : nombre de cernes mesurés dans la carotte

dmire : distance présumée séparant le dernier cerne mesuré du cœur (mm)

LCmoy₁₋₅: largeur moyenne des 5 derniers cernes mesurés près du cœur (mm)

4.5.2.2 Méthode proposée pour l'estimation de l'âge

Dans cette approche, on suppose qu'il peut exister une différence de croissance entre les derniers cernes mesurés et les cernes manquants formés près du cœur. C'est pourquoi, les carottes à cœur sont utilisées pour établir un modèle linéaire simple de relation entre la largeur des derniers cernes mesurés et la largeur moyenne des cernes formés près du cœur. Le modèle est utilisé ensuite pour prédire le nombre de cernes qui correspond à la distance entre le dernier cerne mesuré et la moelle. Pour établir les paramètres du modèle, la distance moyenne (10 mm) entre le dernier cerne mesuré et la moelle a été utilisée. Elle correspond en moyenne à la formation de 5 cernes. La relation a donc été établie pour chaque essence entre la largeur annuelle moyenne de ces cinq cernes (LCmoy₁₋₅) et la largeur annuelle moyenne des cernes suivants. Le nombre de cernes suivants à prendre en compte a été testé de façon à optimiser la relation (Tableau 6).

Le tableau 6 montre que pour le sapin, la meilleure prédiction de la largeur annuelle moyenne des 5 premières années de croissance (LCmoy₁₋₅) est faite à partir de la largeur moyenne des cernes d'âge cambial 6 et 7 (LCmoy₆₋₇).

Tableau 6. Relation (R^2) ente la largeur moyenne de cerne des 5 premières années de croissance et les largeurs moyennes des cernes des années : 6 (LCmoy₆), 6 et 7 (LCmoy₆₋₇), 6 à 8 (LCmoy₆₋₈), 6 à 9 (LCmoy₆₋₉), 6 à 10 (LCmoy₆₋₁₀). ns, la variable indépendante n'est pas significative.

Essence	LCmoy6	LCmoy6-7	LCmoy6-8	LCmoy6-9	Lcmoy6-10
Abies alba	0.65	0.68	0.64	0.63	0.61
Picea abies	0.72	0.67	0.67	0.64	0.62
Fagus sylvatica	0.64	0.58	0.57	0.58	0.6
Pinus sylvestris	0.50	0.35	ns	ns	ns
Quercus petraea	0.17 ^{ns}	ns	ns	ns	ns
Acer pseudoplatanus	0.57 ^{ns}	0.46 ^{ns}	ns	ns	ns

En général, pour le sapin, le hêtre et l'épicéa une bonne relation existe entre Lcmoy₁₋₅ et la largeur de cerne de l'année cambiale 6 (LCmoy₆), ou avec la moyenne des deux années suivantes (LCmoy₆₋₇). Pour le pin sylvestre la relation est moins forte, et aucune relation significative n'a été mise en évidence pour l'érable et le chêne, probablement du fait du faible nombre de carottes utilisées dans l'analyse.

Le modèle établi avec la largeur moyenne de 2 cernes (LCmoy₆₋₇) est finalement retenu pour prédire la largeur moyenne des cernes manquants et calculer ainsi le nombre d'années à rajouter à la carotte pour obtenir l'âge de l'arbre. Les modèles et les coefficients correspondant à chacune des essences sont présentés dans la figure 10 qui illustre chacune des relations $Lcmoy_{1-5} = f(LCmoy_{6-7})$.

Cette nouvelle méthode conduit donc à estimer l'âge réel des arbres dont les carottes ne passent pas par le cœur avec la formule suivante :

$$A = C + dmire / [a+b*LCmoy_{i,i+1}] \quad , \text{ où}$$

A : age estimé d'une carotte de l'essence i

dmire : distance séparant le dernier cerne mesuré et le cœur présumé

LCmoy_{i,i+1} : largeur moyenne de cerne des 2 derniers cernes i et i+1 mesurés

a, b : paramètres de l'équation estimant la largeur moyenne des cernes manquants en fonction des deux derniers cernes mesurés. Les valeurs de ces paramètres sont indiquées dans la figure 10.

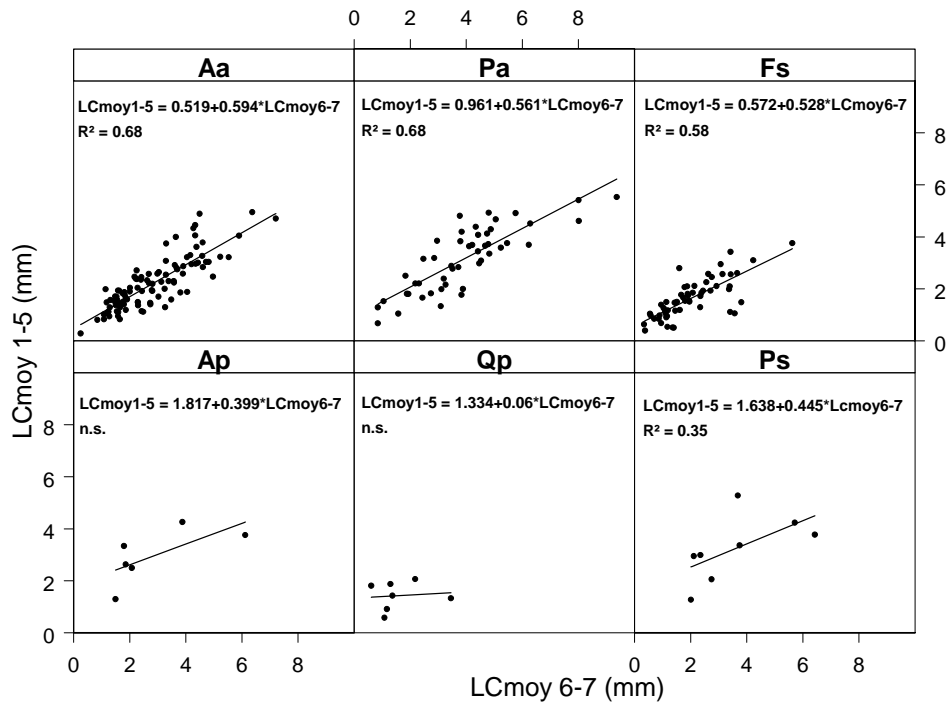


Figure 10. Relation entre les largeurs moyennes de cernes des années cambiales 6 et 7, et la largeur moyenne de cerne des 5 premières années cambiales. Pour les carottes à cœur des six essences de notre étude. [1] $LC_{1-5} = a + b \cdot LC_{6-7}$

4.5.2.3 Comparaison des deux méthodes

Cette comparaison a été effectuée à partir des carottes à cœur de sapin, hêtre et épicéa. Pour chacune des 207 carottes réalisées à cœur, une distance au hasard a été prise entre 2 et 20mm, correspondant aux premier et dernier déciles de la distribution des distances à la moelle des carottes n'étant pas réalisées à cœur dans notre étude (Fig. 9). Les 207 carottes ont ensuite été artificiellement tronquées en fonction de cette distance. L'estimation des cernes manquants a été réalisée à partir des méthodes traditionnelle et nouvelle puis l'erreur quadratique moyenne d'estimation du nombre de cernes manquants a été estimée pour chaque approche (Tableau 7). Pour les trois essences, l'erreur d'estimation est inférieure avec la nouvelle méthode. Pour ces trois essences, l'estimation est réalisée à +/- 2.9 ans avec la méthode traditionnelle et +/- 2.5 ans avec la nouvelle méthode.

Tableau 7. Erreur d'estimation (en années) du nombre d'années manquantes des carottes n'étant pas carottées à cœur pour une méthode traditionnelle (méthode A) et la méthode employée dans la thèse.

RMSE	n-carottes	méthode A	méthode proposée
toute essence confondue	207	2.91	2.53
<i>Abies alba</i>	100	2.94	2.85
<i>Picea abies</i>	49	1.88	1.49
<i>Fagus sylvatica</i>	58	3.53	2.61

Finalement, trois quart des carottes non carottées à cœur ont été corrigées en ajoutant de 0 à 5 cernes à partir des modèles établis. Dans 20 % des cas, la correction a été faite en ajoutant de 5 à 10 cernes aux carottes. Dans moins de 5% des cas, un nombre de cernes supérieur à 10 a été ajouté aux carottes. Les âges estimés pour les arbres qui n'ont pas été carottés à cœur sont donc assez précis.

4.6. Premiers traitements des données

4.6.1. Principales caractéristiques des peuplements échantillonnés

4.6.1.1 Surface terrière et densité des peuplements

La surface terrière moyenne pour l'ensemble des 143 placettes (calculée à partir de la classe de diamètre 20 cm incluse) est élevée pour tous les types de peuplements (Fig. 11). En effet, la gamme de valeurs s'étend de 28 à 74 m²/ha avec une moyenne, tous types de peuplements confondus, égale à 48 m²/ha.

Les caractéristiques des peuplements montrent bien que les critères établis dans le protocole de sélection des placettes ont été respectés. La proportion en surface terrière du sapin dans les mélanges est comprise entre 40% et 60%. Ce sont dans les sapinières-hêtraies que le sapin occupe la plus forte surface terrière en mélange. Pour les mélanges à trois essences, la proportion moyenne de l'essence la moins représentée est dans les trois cas supérieure à 20% de la surface terrière totale. Les peuplements sont donc mûrs, fermés, avec toutes les essences participant au mélange qui sont en moyenne bien représentées. La surface terrière des essences non souhaitées dans les mélanges, est par ailleurs très faible. Elle ne dépasse jamais 10% de la surface terrière totale.

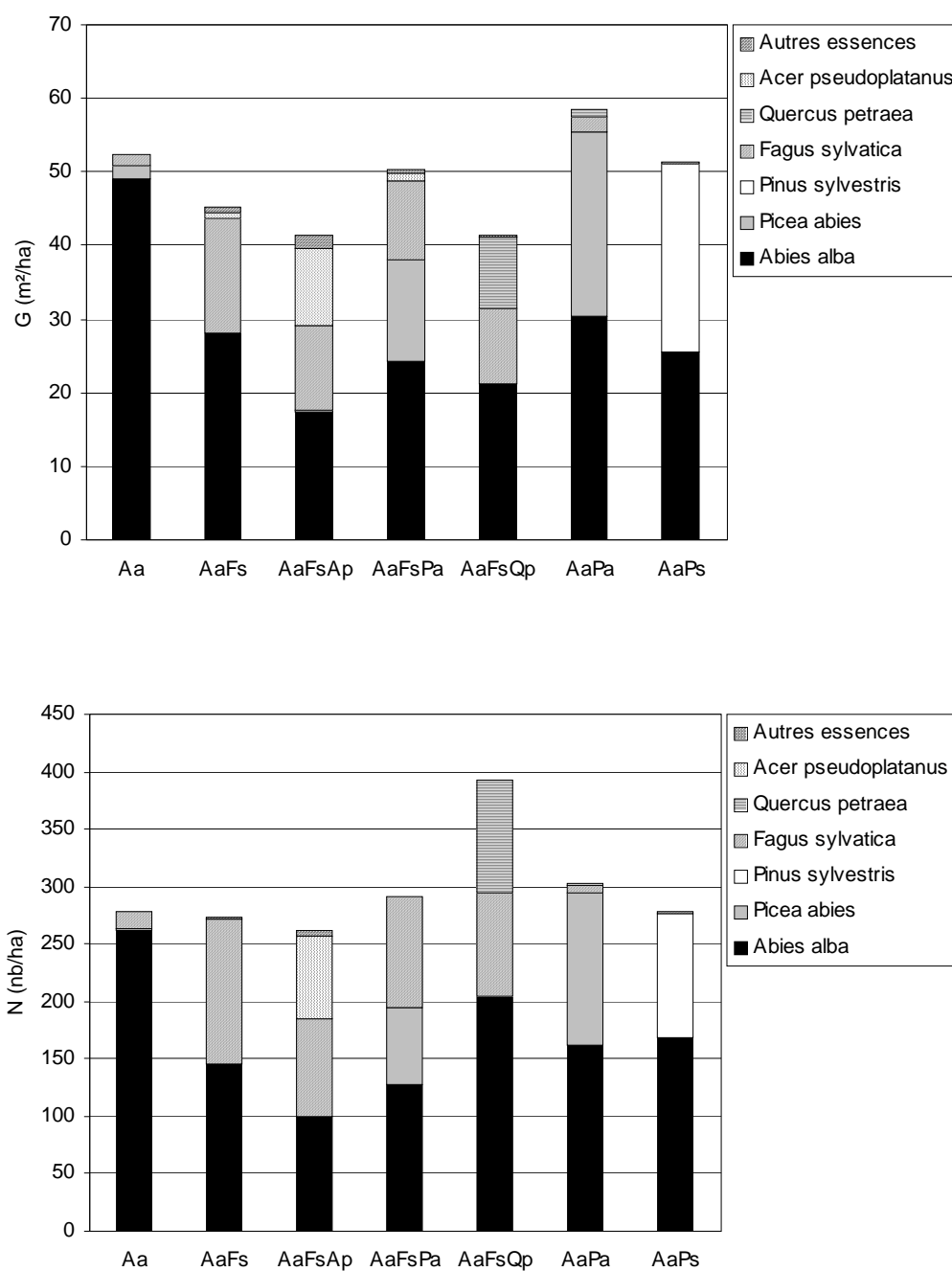


Figure 11. Surface terrière moyenne (G) et nombre moyen d'arbres (N) des essences participant aux sept types de peuplements étudiés.

Aa, *Abies alba* pur ; AaFs, *Abies alba-Fagus sylvatica* ; AaFsAp, *Abies alba-Fagus sylvatica-Acer pseudoplatanus* ; AaFsPa, *Abies alba-Fagus sylvatica-Picea abies* ; AaFsQp, *Abies alba-Fagus sylvatica-Quercus petraea* ; AaPa, *Abies alba-Picea abies* ; AaPs, *Abies alba-Pinus sylvestris*.

Les peuplements à plus forte surface terrière sont ceux à conifères : sapin-épicéa, sapin pur, sapin-pin sylvestre, puis viennent les sapinières-hêtraies-épicéas et finalement, avec des surfaces terrières plus basses, les trois mélanges sapin-feuillus. Une relation significative a été mise en évidence entre la surface terrière et le type de peuplement (Fig.12), laquelle est en concordance avec le comportement des essences conifères et feuillus (un stock sur pie supérieur dans les peuplements à résineux comparé à celui des peuplements feuillus).

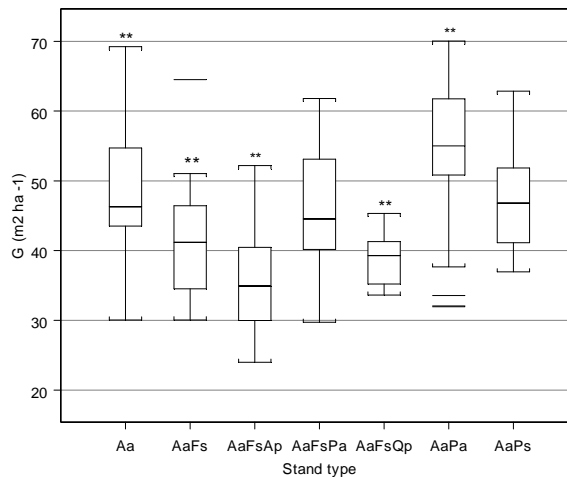


Figure 12. Surface terrière de la cohorte dominante (G) en fonction des sept types de peuplements étudiés. Pour chaque site, G a été calculé à partir des arbres d'hauteur supérieure à 75% de la hauteur dominante du peuplement (où la hauteur dominante est la hauteur moyenne des neuf arbres les plus grands). Nom des essences: Aa, *Abies alba*; Fs, *Fagus sylvatica*; Pa, *Picea abies*; Ap, *Acer pseudoplatanus*; Qp, *Quercus petraea* and Ps, *Pinus sylvestris*. ** p<0.001.

4.6.1.2 Structure du sapin et des essences accompagnatrices dans les peuplements

La figure 13 présente les gammes d'âge des arbres carottés, toutes essences confondues, dans chacun des types de peuplements. L'âge médian, assez stable d'un peuplement à l'autre, oscille entre 100 et 140 ans. Les arbres carottés les plus jeunes ont 47 ans, seul un arbre dépasse 250 ans. L'épicéa montre les âges les plus faibles dont la valeur médiane est de 99 ans. Globalement, les autres essences ont des âges médians qui s'écartent faiblement de 120 ans, à l'exception du pin sylvestre qui a un âge médian qui dépasse 150 ans. La différence d'âge entre épicéa et sapin peut être une conséquence de l'échantillonnage qui conduisait à rechercher des mélanges intimes où toutes les essences devaient être bien représentées dans la strate dominante. L'épicéa étant une essence à croissance plus rapide que le sapin, il est plus jeune en moyenne à diamètre égal. D'autre part, pour les mélanges sapin-pin sylvestre, cette deuxième essence héliophile s'installe en moyenne 20 ans avant l'arrivée du sapin qui lui, en revanche, est une essence d'ombre dans sa phase juvénile.

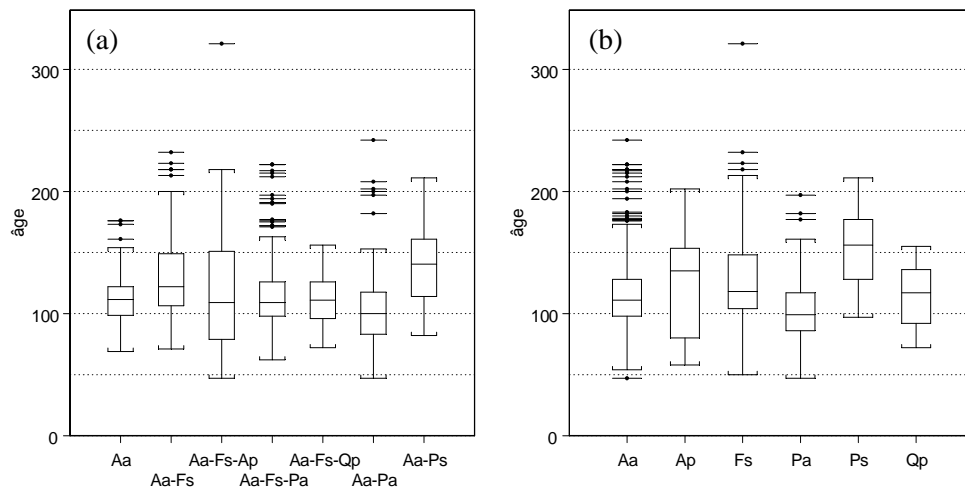


Figure 13. Distribution, pour l'ensemble des 143 placettes, des âges des arbres carottés selon le type de peuplement (a) et l'essence tous peuplements confondus (b). Aa, *Abies alba* pur ; AaFs, *Abies alba-Fagus sylvatica* ; AaFsAp, *Abies alba-Fagus sylvatica-Acer pseudoplatanus* ; AaFsPa, *Abies alba-Fagus sylvatica-Picea abies* ; AaFsQp, *Abies alba-Fagus sylvatica-Quercus petraea* ; AaPa, *Abies alba-Picea abies* ; AaPs, *Abies alba-Pinus sylvestris*.

Un modèle ANOVA à effet aléatoire, où les âges sont modélisés comme une fonction du facteur « placette » (déclaré comme effet aléatoire), montre que l'écart d'âge entre les arbres au sein des placettes est égal en moyenne à 22 ans. Cet écart est inférieur à 20 ans pour les sapinières pures, les mélanges sapin-épicéa, sapin-hêtre-épicéa et sapin-hêtre-chêne (Tableau 8). Il est de l'ordre de 25 ans pour la hêtraie-sapinière et la sapinière à pin sylvestre. Seuls les peuplements à sapin, hêtre et érable ont un écart qui dépasse 30 ans. Cette valeur élevée est due à la variabilité de l'âge des sapins (35.2 ans) au sein des placettes concernées. En effet, une fois éliminé un hêtre de 321 ans, l'écart d'âges intra-placettes toutes essences confondues retombe, dans ce peuplement, à 27 ans. Mis à part les peuplements sapin-hêtre-érable, la variabilité des âges du sapin au sein des placettes ne dépasse pas 20 ans (Tableau 8).

Tableau 8. Ecart-type des âges et des hauteurs, au sein des placettes, pour tous les arbres carottés : ET_{sapin} , écart-type des trois sapin ; $ET_{\text{toutes essences}}$, écart-type des trois, six ou neuf arbres carottés selon les types de peuplements étudiés.

Type de peuplement	Age		Hauteur (m)	
	ET_{Sapin}	$ET_{\text{Toutes essences}}$	ET_{Sapin}	$ET_{\text{Toutes essences}}$
Aa	16.10	16.10	2.54	2.54
Aa-Fs	20.30	24.77	2.45	2.66
Aa-Pa	16.43	17.40	1.83	2.35
Aa-Ps	12.28	25.12	1.29	2.05
Aa-Fs-Ap	35.21	31.37	5.68	4.23
Aa-Fs-Pa	16.29	18.39	2.67	2.97
Aa-Fs-Qp	9.26	17.47	2.12	2.22

Les sapins et les autres essences des mélanges étudiés se sont installés dans une période de temps généralement inférieure à 25 ans. La durée de cette période est certainement déterminée par la durée de la phase de régénération des peuplements du massif gérés en futaie régulière. Il est donc possible de considérer que les peuplements échantillonnés sont réguliers en âge et que les arbres carottés se sont développés le plus souvent ensemble.

La hauteur moyenne des peuplements varie le plus souvent entre 25 m et 35 m (Fig. 14). Les peuplements qui comprennent du chêne et de l'érable présentent les hauteurs les plus faibles. Cette situation est certainement liée à la hauteur moyenne plus faible de l'érable et du chêne dans les peuplements mélangés. La hauteur des autres peuplements, homogène, est comprise entre 30 et 35 m. Parmi les essences étudiées, c'est l'épicéa qui présente la hauteur moyenne la plus élevée (Fig. 14b).

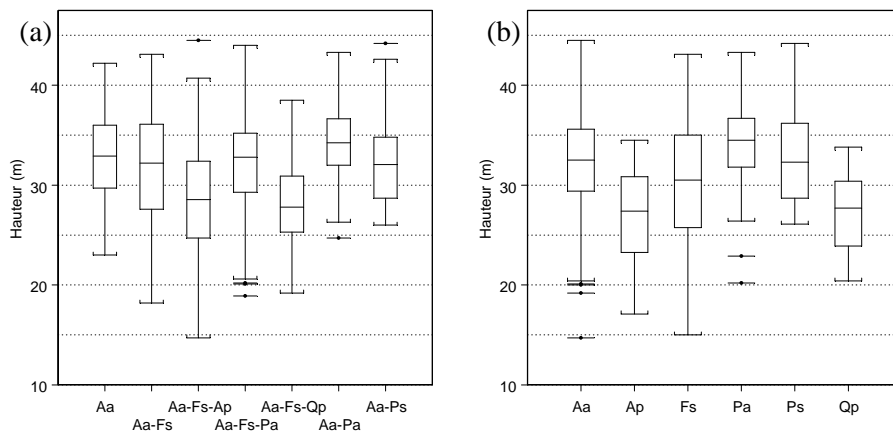


Figure 14. Distribution, pour l'ensemble des 143 placettes, des hauteurs des arbres carottés selon le type de peuplement (a) et l'essence (b).

Aa, *Abies alba* pur ; AaFs, *Abies alba-Fagus sylvatica* ; AaFsAp, *Abies alba-Fagus sylvatica-Acer pseudoplatanus* ; AaFsPa, *Abies alba-Fagus sylvatica-Picea abies* ; AaFsQp, *Abies alba-Fagus sylvatica-Quercus petraea* ; AaPa, *Abies alba-Picea abies* ; AaPs, *Abies alba-Pinus sylvestris*.

La variabilité des hauteurs, réduite au sein des placettes, est comprise entre 2 et 3 m, sauf pour le peuplement à sapin-hêtre-érable où elle est de 4.2 m (Tableau 8). Cette forte variabilité est due à des arbres de taille (hauteur et diamètre) très hétérogène. La faible différence de hauteur entre les arbres carottés au sein des placettes montre qu'ils appartiennent de façon générale à la cohorte des arbres dominants.

4.6.2. Correction de l'effet âge pour les mesures de hauteur et de diamètre

4.6.2.1 Sélection des arbres utilisés pour l'analyse de la croissance en hauteur et le calcul d'un indice de fertilité

L'analyse générale de la hauteur et des âges a montré que les peuplements étaient globalement réguliers. Afin de pouvoir comparer la croissance en hauteur du sapin entre les différentes placettes, l'effet de l'âge doit être corrigé. Cette correction a été réalisée sur les arbres sélectionnés comme représentatifs de la croissance des sapins dominants du peuplement.

Un examen de la relation entre hauteurs, diamètres et âges des arbres a été réalisé au sein de chacune des placettes pour éliminer les arbres carottés n'appartenant pas à la cohorte dominante représentative du peuplement en place. Pour cela, deux critères ont été établis :

- la différence d'âge entre arbres carottés doit être inférieure à 30 ans ;
- la différence de hauteur entre arbres carottés doit être inférieure ou égale à 5 m.

Lorsque ces conditions étaient remplies (Fig. 15a), les trois sapins carottés ont été utilisés dans le calcul de l'indice de fertilité. Dans le cas contraire (présence d'un individu dominé ou pré-existant) seuls deux arbres ont été utilisés (e.g. Fig. 15b). Au total, 58 sapins ont été éliminés et 371 ont été utilisés pour le calcul de l'indice de fertilité. Ce sont donc deux ou trois arbres par placette qui ont été utilisés pour calculer le couple hauteur-âge moyen dominant de la placette.

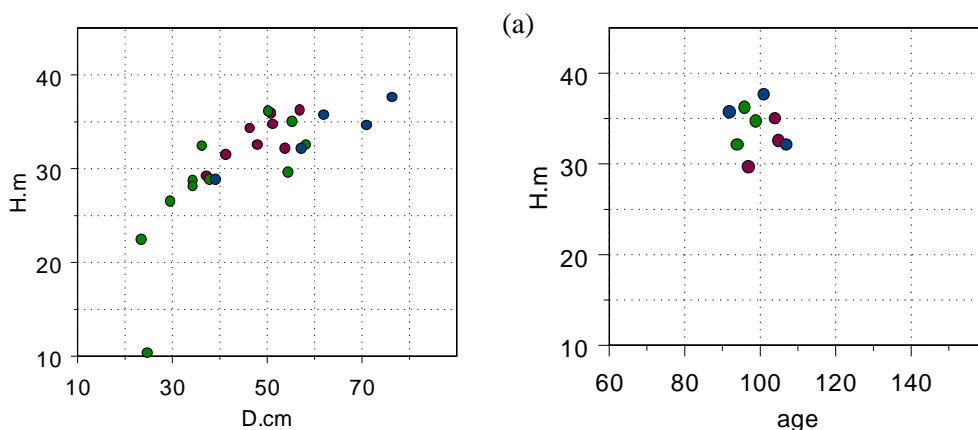


Figure 15a. Relation entre diamètre et hauteur (a), et entre âge et hauteur (b) des arbres d'une placette. Cas d'un peuplement mélangé sapin-hêtre-épicéa dont les trois sapins ont été sélectionnés pour calculer l'indice de fertilité. bleu : sapin ; vert : hêtre ; rouge : épicéa.

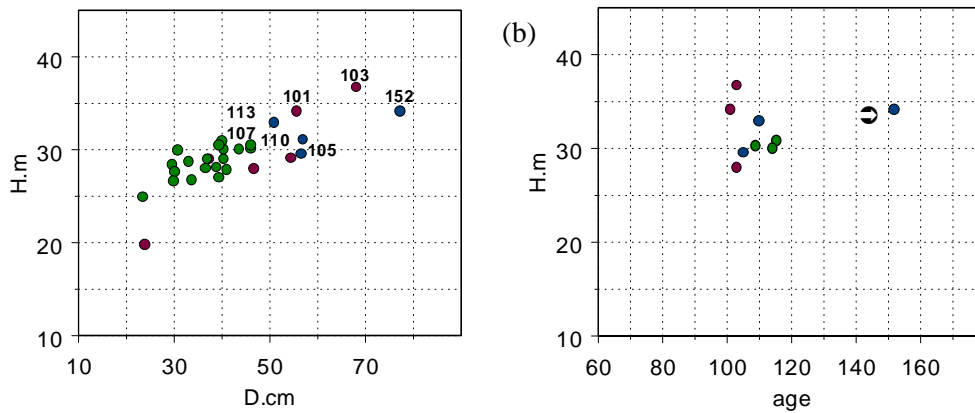


Figure 15b. Relation entre diamètre et hauteur (a), et entre âge et hauteur (b) des arbres d'une placette. Cas d'un peuplement mélangé sapin-hêtre-épicéa dont un sapin préexistant (flèche) a été éliminé pour calculer l'indice de fertilité. bleu : sapin ; vert : hêtre ; rouge : épicéa.

La hauteur dominante a été calculée pour chaque placette à l'âge de référence de 100 ans. Cette hauteur à 100 ans, également appelée indice de fertilité, a été calculée à partir d'un modèle de croissance en hauteur dominante dérivé de l'équation de Lunqvist-Matern, (Zeide, 1993). Ce modèle a été paramétré par Hervé (com. pers.) à partir des analyses de tiges réalisées pour l'épicéa dans le nord-est de la France (Vosges et Lorraine) :

$$[1] \quad H0 = K * \exp\left(f(\text{age})^{-\alpha}\right)$$

avec:

$$[2] \quad f(\text{age}) = \text{age} * \frac{R * \exp\left(\left(1 + \frac{1}{\alpha}\right) * (1 - \ln(1 + \frac{1}{\alpha}))\right)}{K * \alpha} + \ln\left(\frac{K}{1.3}\right) * \left(-\frac{1}{\alpha}\right)$$

où age est l'âge dominant à 1.3 m, $H0$ est la hauteur dominante, $K=50.7$ (m) et $\alpha=1.08$. R dépend de la fertilité.

Afin de vérifier la pertinence de ce modèle pour corriger l'effet de l'âge sur les hauteurs dominantes mesurées, il a été comparé à un modèle empirique établi par l'Office National des Forêts pour les sapinières pures des Vosges (Lespagnol, 1998). La figure 16 représente les deux faisceaux de courbes de croissance en hauteur correspondant à chacun de ces modèles. Pour les deux classes de fertilité inférieures à la moyenne, les courbes se superposent. Pour les deux classes supérieures, le modèle ONF montre une croissance plus faible pour la phase juvénile et plus élevée pour la phase adulte que le modèle Lunqvist-Matern. La superposition des couples

hauteur-âge moyen de chacune des 143 placettes sur les faisceaux de courbes, montre une bonne correspondance avec les courbes issues du modèle Lunqvist-Matern. Cet élément, s'ajoutant à une formalisation claire, a conduit à choisir le modèle Lunqvist-Matern pour le calcul de l'indice de fertilité à 100 ans.

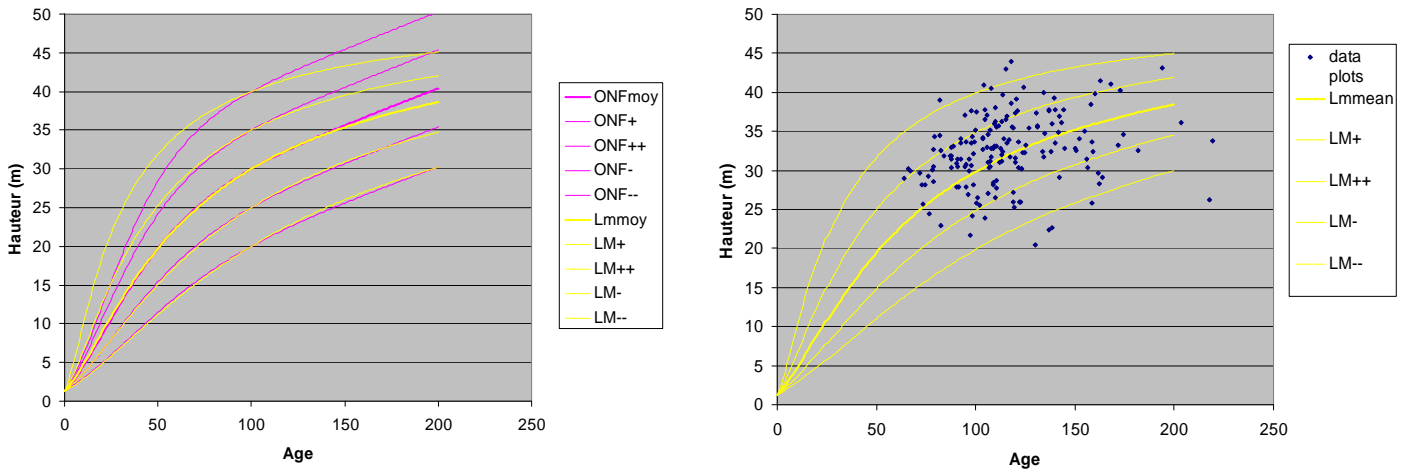


Figure 16. Faisceaux de courbes hauteur-âge établis à partir du modèle de Lunqvist-Matern (en jaune) et du modèle de l'ONF (en rose). Les points correspondent aux 143 couples hauteur-âge calculés pour les placettes.

Les indices de fertilité à 100 ans du sapin varient de 17.9 m à 40.5 m (Fig. 17). La moyenne est égale à 31.2 m avec un écart-type égal à 4.2 m.

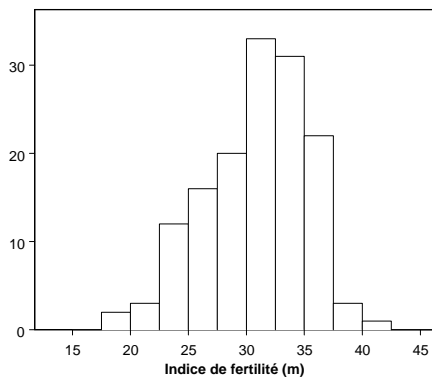


Figure 17. Distribution des indices de fertilité du sapin dans les 143 placettes étudiées.

4.6.2.2 Sélection des arbres utilisés pour l'analyse de la croissance radiale et calcul d'indices radiaux

Les largeurs de cernes des différentes essences échantillonnées en peuplements mélangés sont présentées dans les figures 18 et 19 en fonction de l'âge du cerne et du rayon de l'arbre. Les croissances juvéniles de l'épicéa et du pin sylvestre sont les plus importantes. Le sapin et l'érable sycomore ont des croissances juvéniles intermédiaires. Celles du chêne et du hêtre, les plus faibles, varient de 1.5 à 2 mm. Pour une essence d'ombre comme le sapin, la courbe observée au stade juvénile est une moyenne des arbres ayant poussé en croissance libre et de ceux s'étant lentement développé sous couvert. La croissance au stade adulte reste stable et comparable pour l'épicéa, le sapin, le hêtre et le chêne.

Les largeurs annuelles de cernes formés chez le sapin sont maximales et atteignent en moyenne 3 mm pendant les 10 premières années de développement. Les largeurs de cernes décroissent ensuite régulièrement avec l'âge. Lorsqu'on observe la croissance par rapport au rayon, les largeurs moyennes des cernes sont maximales pour un diamètre de 20 cm, qui correspond au maximum de croissance physiologique et à la mise en lumière de la plupart des individus. La courbe des largeurs de cernes moyennes du sapin en fonction du rayon présente ensuite une tendance positive au-delà de 50 cm de diamètre. Les cernes concernés, formés sur des arbres âgés, se sont tous développés durant la période récente. Plusieurs études ont déjà montré des tendances à l'augmentation de la croissance du sapin (Becker, 1989) et de celle d'autres essences pour le nord-est de la France sous l'effet des changements environnementaux à long terme (Badeau *et al.*, 1996). Ces changements pourraient expliquer la tendance à l'augmentation de croissance des cernes formés récemment.

Les effets de l'âge et de la période calendaire de formation des cernes ont été éliminés pour mieux mettre en évidence l'effet de la variabilité écologique inter-site sur la croissance radiale du sapin. Cette opération est présentée dans le chapitre 4 traitant de la croissance radiale du sapin. Dans ce chapitre, les arbres utilisés sont les mêmes que ceux utilisés pour l'étude de la croissance en hauteur. Ce choix a été fait pour permettre la comparaison des résultats de l'analyse de la croissance primaire avec ceux de la croissance secondaire.

La croissance radiale du sapin est la seule analysée dans ce travail de thèse. Les courbes de croissance des autres essences ont été utilisées dans le cadre de l'interprétation et de la meilleure compréhension de la réponse du sapin aux effets des essences accompagnatrices.

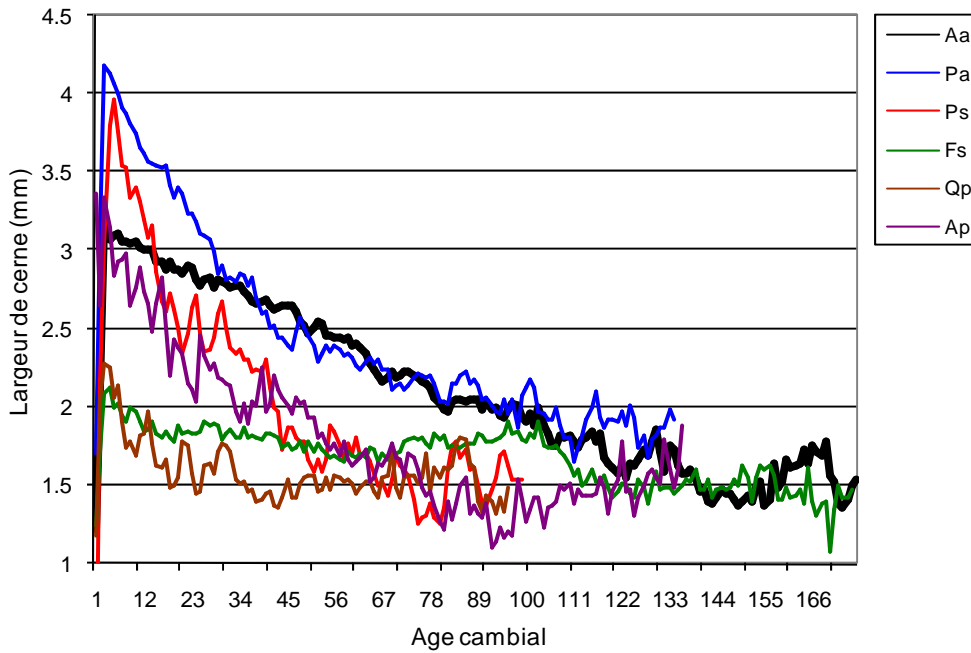


Figure 18. Largeurs de cernes moyennes des essences carottées en fonction de leur âge cambial. Aa, *Abies alba* ; Pa, *Picea abies* ; Ps, *Pinus sylvestris* ; Fs, *Fagus sylvatica* ; Qp, *Quercus petraea* ; Ap, *Acer pseudoplatanus*.

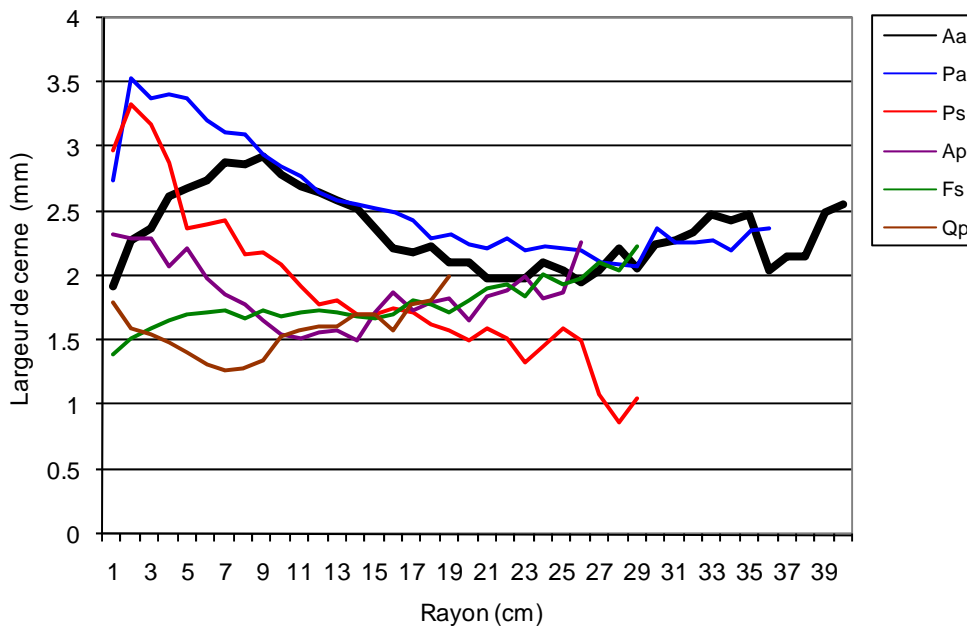


Figure 19. Largeurs de cernes moyennes des essences carottées en fonction du rayon de l'arbre. Aa, *Abies alba* ; Pa, *Picea abies* ; Ps, *Pinus sylvestris* ; Fs, *Fagus sylvatica* ; Qp, *Quercus petraea* ; Ap, *Acer pseudoplatanus*.

CHAPITRE 2

NICHE ECOLOGIQUE DES PRINCIPALES ESSENCES DU MASSIF VOSGIEN

Article associé

Paulina E. Pinto, Jean-Claude Gégout, 2005. Assessing the nutritional and climatic response of temperate tree species in the Vosges Mountains. *Annals of Forest Sciences*, 62, 761-770.

CHAPITRE 2: NICHE ECOLOGIQUE DES PRINCIPALES ESSENCES DU MASSIF VOSGIEN

1. INTRODUCTION

2. MATERIEL ET METHODES

- 2.1. Zone d'étude et données disponibles
- 2.2. Variables écologiques mesurés
- 2.3. Variables prédites par la flore
- 2.4. Analyses multivariés des communautés végétales
- 2.5. Modélisation du comportement des essences

3. RESULTATS

- 3.1. CA des essences et interprétation des gradients
- 3.2. CA de la flore et interprétation écologique
- 3.3. CCA et effets des principales variables écologiques sur la composition du peuplement
- 3.4. Comportement nutritionnel et climatique des principales essences

4. DISCUSSION

- 4.1. Facteurs déterminant la présence des espèces
- 4.2. Réponse écologique des essences
- 4.3. Efficacité des variables mesurés et estimés pour expliquer l'occurrence des essences

BIBLIOGRAPHIE

Assessing the nutritional and climatic response of temperate tree species in the Vosges Mountains

Paulina E. PINTO^{a,b*}, Jean-Claude GÉGOUT^a

^a Laboratoire d'Étude des Ressources Forêt-Bois, ENGREF, 14 rue Girardet CS 4216, 54042 Nancy Cedex, France

^b Departamento de Ciencias Forestales, Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal, Pontificia Universidad Católica de Chile, Casilla 306, Correo 22, Santiago, Chile

(Received 21 February 2005; accepted 16 June 2005)

Abstract – Tree species distribution according to climatic gradients is often analysed through geographic information systems modelling whereas their nutrient requirements is mainly studied by experimentation. Using 325 forest plots, this study analysed the response of frequent tree species in the Vosges mountains, a siliceous area in northeast France, along both climate and nutrient gradients. Besides a better understanding of species behaviour, our aim was to investigate if indicator plants can be used to accurately estimate species response to ecological factors. Results showed a main effect of climate on *Abies alba* and *Quercus petraea* with a transition between both species around –20 mm of June water balance. They also showed a combined effect of climate, base saturation and nitrogen nutrition on *Acer pseudoplatanus*, *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior* and *Pinus sylvestris* distribution. Nutritional and climatic variables estimated by Ellenberg indicator values or those established with the phytoecological database EcoPlant are almost as efficient as measured variables to assess tree species ecological response.

natural forest / nutrient availability / climate / generalized linear models / ecological niche

Résumé – Effet du climat et de la nutrition minérale sur la distribution des essences dans le massif vosgien. Le lien entre la distribution des essences forestières et les gradients climatiques est souvent analysé à partir de traitements sous système d'information géographique alors que leurs exigences nutritionnelles sont principalement déterminées par expérimentation. À partir de 325 relevés phytoécologiques forestiers, nous analysons dans ce travail la distribution de huit essences fréquentes dans le massif vosgien en prenant en compte simultanément les conditions nutritionnelles et climatiques des sites. En plus d'une meilleure connaissance de l'écologie des essences étudiées, notre objectif est de déterminer si la flore forestière peut être utilisée comme bioindicateur des conditions du milieu pour définir le comportement écologique des essences. Les résultats montrent un fort effet du climat sur *Abies alba* et *Quercus petraea* avec une transition entre les deux espèces autour de –20 mm de bilan hydrique climatique en juin. Il existe également un effet combiné du climat, du taux de saturation et de la nutrition azotée sur la distribution de *Acer pseudoplatanus*, *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior* et *Pinus sylvestris*. Les variables climatiques et nutritionnelles estimées par les valeurs indicatrices d'Ellenberg ou celles calculées à l'aide de la base de données phytoécologiques EcoPlant sont presque aussi efficaces que les variables mesurées pour définir la réponse des essences aux facteurs écologiques.

forêt naturelle / nutrition minérale / climat / modèles linéaires généralisés / niche écologique

1. INTRODUCTION

A knowledge of the ecological conditions under which the different tree species occur is an essential pre-requisite for forest management, particularly for the choice of tree species adapted to natural site conditions. In a long-term context, an accurate approach is required in order to ensure that environmental modifications should be taken into account in silvicultural decision-making processes.

Austin et al. [6] pioneered the analytical approach to predict species distribution in relation to a number of environmental factors. Since then, numerous studies have been conducted on

species-environment relationships around the world. Guisan and Zimmermann [35] provide an extensive review of those developments which have concerned plant species. Some authors have focused on tree species distribution in relation to ecological variables to elaborate conservation priorities for Australia's *Eucalyptus* spp. [5]. In addition, frequent evaluations of the effect of climatic change on forest stands have been undertaken, for example: in New Zealand's *Nothofagus* spp. forests [43], in Canadian boreal forest [45], or in the United States [38, 49]. The studies on global change effects in European temperate forests identify the distribution and behaviour of tree species in relation to climatic variables in the Swiss Alps [11].

* Corresponding author: pinto@engref.fr

Nutritional behaviour of European tree species has often been studied using bioindication by plant species. The value of an environmental factor at a site is estimated from Ellenberg species' indicator values [26], or using principal environmental axes from ordination methods [18, 42]. This approach, used in northern Europe, is not as accurate as direct field measurement variables, but has the advantage that soil nutritional variables can be obtained easily and at low cost by plant species bioindication.

Several approaches were also used in Europe by ecologists to describe tree species behaviour according to soil characteristics [21, 22, 25, 47], or to both soil and climatic gradient [26, 41, 58, 59]. These authors provide empirical value of tree species optima [26, 41] or a graphical display of their tolerance [58, 59] according to synthetic gradients of climate, soil moisture or nutrition.

Despite these various studies, the distribution of European tree species according to both climatic and soil resource measured variables has not been studied using an analytical approach. Furthermore, little is known from formalised methods about the ecological behaviour of some tree species (e.g. *Carpinus betulus* L.), or some areas (west and southwest Europe). A precise knowledge of tree species distribution according to measured variables is important when making an evaluation of species' ecological realized niche, to constitute a guiding framework for silvicultural practices or anticipate tree reaction to global change. Finally, niche evaluation uses either direct variables or estimated variables by bioindication, but there is little information about the relative efficiency of these two approaches.

The Vosges Mountains forests (northeast France) represent an important part of French temperate forest resources, with forest stands characterised by a mixture of coniferous and deciduous tree species, the most frequent being: silver fir (*Abies alba* L.), European beech (*Fagus sylvatica* L.), sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.), Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.), Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.), ash (*Fraxinus excelsior* L.) and hornbeam (*Carpinus betulus* L.). Forests of this area are particularly characteristic of the transition between colline deciduous sessile oak-European beech stands and montane mixed silver fir-European beech stands, which to date has not been studied. With both nutritional and altitudinal gradients, this natural area provides the species and environmental diversity useful for studying ecological behaviour of tree species and communities.

The purpose of this paper is to: (1) identify the chemical (soil conditions) and physical (climatic) variables that most strongly influence tree species composition in the forests of the Vosges Mountains; (2) estimate the response of tree species according to the main environmental factors; (3) compare the efficiency of plant bioindication and measured variables to explain stand composition, with the objective of making an easy assessment of environmental conditions.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1. Study area and data sources

The study area is limited to the crystalline Vosges Mountains, in northeastern France, located between 47° 33' to 48° 47' latitude and

5° 50' to 7° 28' longitude. The delimitation, based on the geological substrates, allowed us to establish a continuous study area with homogeneous geology and geomorphology. This natural region of 6 800 km² comprises a wide altitude range (400 to 1400 m) and a significant variability in soil nutrient status ($3 < \text{pH-H}_2\text{O}$ of A-horizon of soil < 7) [29]. 325 plots located within this study area were extracted from Eco-Plant, a forest sites database with complete floristic relevé and both climatic and measured soil nutritional variables available on each plot [32]. All these plots were sampled in mature natural forest stands of native species mainly composed of silver fir, European beech, sessile oak, Norway spruce, Scots pine and sycamore. For each sample plot, the presence of all vascular species and terricolous bryophytes was recorded over a surface area of 400 m². Two categories of species were distinguished in each plot: (i) tree species, divided into overstory (tree species taller than 7 m) and understory (tree species smaller than 7 m, excluding tree seedling) layers; (ii) shrubs, herbaceous species, and bryophytes.

2.2. Measured ecological variables

Soil nutrient resources were evaluated in the field through humus form description, a ground variable highly correlated with the soil nutrient regime [12, 23, 39]. Humus forms were grouped in five categories (dysmoder and eumoder, hemimoder and dysmull, oligomull, mesomull, eumull) [13]. In each plot, one soil sample was collected in the A-horizon for laboratory analyses. Soil samples were air-dried and sieved at 2 mm. Exchangeable Ca, K, Mg and Al, were extracted with 0.5 M NH₄Cl at soil pH and measured by spectrometry. Protons were measured by titration. Base Saturation (BS) was defined as $(\text{Ca}^{++} + \text{Mg}^{++} + \text{K}^+) / (\text{Ca}^{++} + \text{Mg}^{++} + \text{K}^+ + \text{Al}^{+++} + \text{H}^+)$ ratio. pH-H₂O was measured, after 1:2.5 dilution of fine earth, with pH-electrodes. Total nitrogen and organic carbon were measured using the Kjeldahl and Anne methods.

Climatic variables came from AURELHY, a 1 km gridded temperature and precipitation model which extends over France and takes into account the effect of altitude [9]. Data consists of 1961–1990 monthly mean precipitation (P) and monthly minimum, maximum and mean temperature (respectively: T_{min}, T_{max}, T). These variables allowed us to calculate climatic variables used successfully to explain plant species distribution such as monthly Thornthwaite potential evapotranspiration (PET) [67], monthly climatic water balance (e.g. $\text{WB}_{\text{June}} = \text{P}_{\text{June}} - \text{PET}_{\text{June}}$) and De Martonne monthly aridity index (e.g. $\text{AI}_{\text{June}} = \text{P}_{\text{June}} / (\text{T}_{\text{June}} + 10)$) [17]. This index, low when the aridity is high, has been used to explain tree species distribution [51, 61].

2.3. Predicted variables

The environmental variables were also estimated for each plot using plant species indicator values (IV). Ellenberg's indicator values were used to estimate three soil factors: moisture (F), reaction (R) and soil nitrogen availability (N) [26]. These values were assigned empirically on the basis of observations and measurements, and express the relative response of plant species in their natural environment as compared to other species. They have been successfully used in Northern Europe, Great Britain, Germany, Eastern Europe and the Mediterranean region to estimate environmental variables using vegetation (see [19]).

A formalized method to assess species IV was proposed by Ter Braak and Looman [65]. Under the hypothesis of an unimodal response of species to environmental variables, the presence probability curve of a species along any variable is modelled using logistic regression and the indicator value is defined as the value of the variable that maximises the presence probability of the species [64, 65]. Using this method the indicator values of the 700 most frequent plant species in French forests have been established for three nutritional and three

climatic variables [31]. Four thousands plots from EcoPlant, with complete plant species inventory, measured soil variables and modelled climatic variables were used to assess response curves and indicator values of these plant species according to: pH as an acidity variable (IV_{pH}), C:N ratio as a nitrogen availability variable ($IV_{C:N}$), base saturation as a mineral nutrition/toxicity variable (IV_{BS}), mean annual temperature as a variable linked to growth, mean January temperature as a variable of winter conditions and the De Martonne annual index of aridity (IV_{AI}).

For the two sets of indicator values, estimation of variables using plant species was based on the classical IVs approach, that consists in calculating mean IVs of the species present in the plot [26]. Only shrub, herbaceous species and bryophytes were considered. Forest tree species were excluded in order to ensure the independence of the response variable and the explanatory variables.

2.4. Multivariate analyses of vegetal communities

Two correspondence analyses (CA) were used to identify soil resources and climatic variables that have the greatest influence on tree species and other plant species communities respectively. CA were run on presence/absence species-by-plots tables with species present in more than 1% of the plots. The CA of tree species (CA_T) was run with 16 different tree species divided into two layers: overstory and understory tree species. The analysed data matrix, T , was constituted with 325 rows (plots) and 30 columns. The CA of shrubs, herbaceous species and bryophytes (CA_{SHB}) was run with the same 325 plots and 110 species in one layer. CA showed no arch effects that justify not using detrended correspondence analysis [66, 70].

Based on the hypothesis that environmental factors control the distribution of species and communities, the ecological interpretation of CA ordination axes was assessed by (multiple) linear regressions between plot scores and plot nutritional and climatic variables [57, 66].

Four canonical correspondence analyses (CCA) [63] were used as a direct means of explaining stand composition, according to soil nutrient availability and climatic variables. For each CCA, the data analysed were present in two tables: (i) the presence/absence tree species-by-plots table, T , with n rows ($n = 325$) and p columns ($p = 30$); (ii) the ecological table, E , with n rows and q columns: the i th row in E as well as in T correspond to the same plot, each column in E correspond to an ecological measured or estimated variable. In order to compare the efficiency of measured variables and plant indicator variables, CCA was performed on four pair of tables T (unchanged) and E , where four different series of environmental variables were selected: E_1 , measured variables: BS, C:N ratio and WB_{June} ; E_2 , plot scores on CA_{SHB} for axis 1 and axis 2; E_3 , EcoPlant indicator values estimations: $IV_{C:N}$, IV_{BS} , IV_{AI} ; E_4 , Ellenberg indicator values estimations: R, F and N.

As shown by Lebreton et al. [44] and Gégout and Houllier [30], the following ratio can be used as a means of assessing the relative efficiency of CCA versus CA:

$$e_m = \frac{\sum_{k=1}^m \lambda_{CCA,k}}{\sum_{k=1}^m \lambda_{CA,k}} \leq 1 \quad (1)$$

where, λ is the eigenvalue associated to the k th ordination axis of CCA or CA and e_m can be considered as the empirical index that measures the efficiency of the ecological variables used in E for predicting the composition of the vegetation. The closer the eigenvalues of the m first axes of CCA are to the m first axes of CA, the greater the efficiency of environmental variables and the closer e_m is to 1. The efficiency of the different sets of environmental variables to explain tree composition of plots was achieved by means of this e_m ratio.

2.5. Modelling of tree species behaviour

The ecological response of the eight most frequent tree species was derived from multiple logistic regression models [65]. Logistic regression is a generalized linear modelling approach [48], with a logit link function and binomial error distribution, and is one of the most popular models for characterizing species presence/absence as a function of environment [4, 35]. The goal of logistic regressions was to define the environmental response of the most frequent tree species in the Vosges natural forest, according to the key environmental predictors explaining stand composition and tree species distribution. The probability of occurrence of each tree species was determined using the 4 sets of ecological variables used in the CCA, either measured directly or estimated by plant species. For all variables of each set (E_1, E_2, E_3, E_4), we tested the significance (at the 0.05 level) of the Gaussian logit model (bell-shaped unimodal response curve) against the linear logit model (increasing or decreasing sigmoidal response curve), or against the null model (no reaction and flat response curve). A residual deviance test, based on the Akaike Information Criterion (AIC) [1], was then achieved for all the significant models including one or several variables simultaneously. The selected model, for each of the 4 sets of variables, was the one that minimized AIC. All computations were performed with S-PLUS 2000 statistical package [46].

Based on the resulting logistic regression equations we then could model the response surface for each tree species. This shape is a first approximation to define the environmental behaviour of tree species according to both nutritional and climatic factors.

3. RESULTS

3.1. CA of tree species and gradient interpretations

The first two axes of tree species CA have a significant ecological meaning. A strong correlation was observed between the first axis and nutritional variables, either base saturation or C:N ratio (Tab. I). The multiple regression model including both variables demonstrated that this major gradient is a mineral and nitrogen resources gradient ($R^2 = 0.50$; $p < 0.0001$ or $R^2 = 0.61$; $p < 0.0001$ with integration of humus forms), ranging from oligotrophic forests with low BS values and a high C:N ratio to forests with good nutrient availability, high BS and a low C:N ratio. According to this gradient, coniferous species, especially *Pinus sylvestris*, are present on the oligotrophic soils, as opposed to *Acer* spp., *Fraxinus excelsior* and more generally broadleaved species that occur on rich soils (Fig. 1).

Axis 2 is correlated with summer water availability mainly represented by water balance of June ($r = 0.66$; $p < 0.0001$) and aridity index of June ($r = 0.64$; $p < 0.0001$). Its link with temperature variables or elevation is less important (Tab. I). Axis 2 covers a vegetation moisture gradient ranging from low water availability and elevation with *Quercus petraea*, *Carpinus betulus* and *Castanea sativa* to humid forest stands with *Acer* spp. and *Picea abies* (Fig. 1).

3.2. CA of other plant species communities and ecological interpretation

Although not presented in detail, the CA concerning shrubs, herbaceous species and bryophytes (CA_{SHB}) also showed two axes with a clear ecological meaning. Species known to occur on oligotrophic soils, like *Vaccinium myrtillus*, *Deschampsia*

Table I. Correlation coefficients between environmental variables and CA plot scores for: CA_T, correspondence analysis of tree species; CA_{SHB}, correspondence analysis of shrubs, herbaceous species and bryophytes. T, mean temperature; P, mean precipitation. Bold indicates variables included in the multiple regression models. n.s., non-significant at $p < 0.0001$.

Variable	CA _T		CA _{SHB}	
	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2
Nutritional:				
Base Saturation	0.65	n.s.	0.74	n.s.
ln(Ca)	0.60	n.s.	0.75	n.s.
ln(Mg)	0.58	n.s.	0.58	n.s.
ln(K)	0.33	n.s.	0.28	n.s.
ln(Al)	-0.52	n.s.	-0.51	0.27
ln(H)	-0.48	n.s.	-0.57	0.23
pH	0.58	n.s.	0.59	-0.34
C:N ratio	-0.52	n.s.	-0.63	n.s.
Eumull humus form	0.66	n.s.	0.47	-0.34
Dysmoder-Eumoder humus form	-0.42	n.s.	-0.57	n.s.
Climatic:				
Elevation	n.s.	0.59	n.s.	0.60
Water balance of June	n.s.	0.66	n.s.	0.53
Aridity index of June	n.s.	0.64	n.s.	0.53
P annual	n.s.	0.52	n.s.	0.26
P June	n.s.	0.64	n.s.	0.46
T annual	n.s.	-0.59	n.s.	-0.63

flexuosa, *Calluna vulgaris* or the bryophytes *Bazzania trilobata* and *Leucobryum glaucum*, had low scores on the first CA axis. In contrast, nutrient-demanding species, like *Geum urbanum*, *Primula elatior*, *Mercurialis perennis* or *Euphorbia amygdaloides* had positive scores on this axis. Multiple regression analyses between environmental variables and plot scores (Tab. I) revealed that the first gradient was greatly determined by base saturation and C:N ratio ($R^2 = 0.67$; $p < 0.0001$) with humus form offering complementary information ($R^2 = 0.70$; $p < 0.0001$ for the model with BS, C:N ratio and humus forms).

As for tree species' CA, the second axis of CA_{SHB} was correlated to climatic factors (Tab. I). It showed a gradient from colline to montane species such as *Rumex arifolius*, *Lonicera nigra*, *Adenostyles alliariae* or *Cicerbita alpina*. However, as opposed to tree species results, plot scores here were more correlated to temperature ($R^2 = 0.40$ with T annual; $p < 0.0001$) than to water-related variables ($R^2 = 0.28$ with WB_{June}; $p < 0.0001$).

3.3. CCA and effect of main ecological variables on stand composition

The CCA used with measured ecological variables (E_1) confirmed the importance of both nutrient and water availability factors to explain the composition of tree communities (Tab. II). The first ordination axis was a mineral and nitrogen nutrient gradient, fairly similar to the first axis of CA ($e_1 = 0.62$

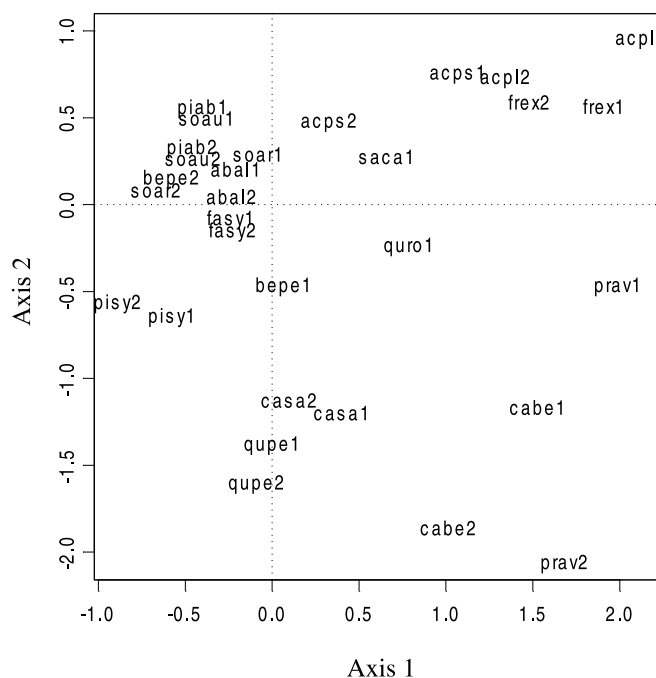


Figure 1. Tree species on correspondence analysis (CA_T) ordination diagram 1-2. Tree species abbreviations: 1, tree layer; 2, understory tree layer; abal, *Abies alba*; acpl, *Acer platanoides*; acps, *Acer pseudoplatanus*; bepe, *Betula pendula*; cabe, *Carpinus betulus*; casa, *Castanea sativa*; fasy, *Fagus sylvatica*; frex, *Fraxinus excelsior*; piab, *Picea abies*; pisy, *Pinus sylvestris*; prax, *Prunus avium*; qupe, *Quercus petraea*; quro, *Quercus robur*; saca, *Salix caprea*; soar, *Sorbus aucuparia*.

Table II. Efficiency of measured variables (E_1) and estimated variables by indicator plants (E_2 , E_3 , E_4) to predict tree species composition.

Analyses	Constrain variables	Eigenvalue		Efficiency index	
		λ_1	λ_2	e_1^*	e_2^*
CA _T		0.41	0.36		
CCA on (T, E_1)	BS, C:N ratio, WB _{June}	0.25	0.19	0.62	0.57
CCA on (T, E_2)	CA _{SHB} axis 1, CA _{SHB} axis 2	0.27	0.14	0.65	0.53
CCA on (T, E_3)	IV _{BS} , IV _{C:N} , IV _{AI}	0.26	0.14	0.64	0.51
CCA on (T, E_4)	R, N, F	0.25	0.12	0.61	0.48

* See formula (1).

with measured variables). The second CCA axis, linked to WB_{June}, clearly accounted for summer water availability and also confirmed the gradient obtained with the CA ($e_2 = 0.57$).

The CCA ordination diagram provides an overview of tree species behaviour according to measured soil resources (BS and C:N ratio) and climatic variables (WB_{June}) (Fig. 2). Five tree species are found in the driest conditions. The arrangement of these species along the nutrient gradient (axis 1) ranged from *Pinus sylvestris* through *Quercus petraea*, *Castanea sativa* and *Carpinus betulus* to *Prunus avium*. Only one species, *Sorbus aucuparia* (in the tree strata) is found at the highest WB values. It is always found, in the tree layer, at more than 800 m in

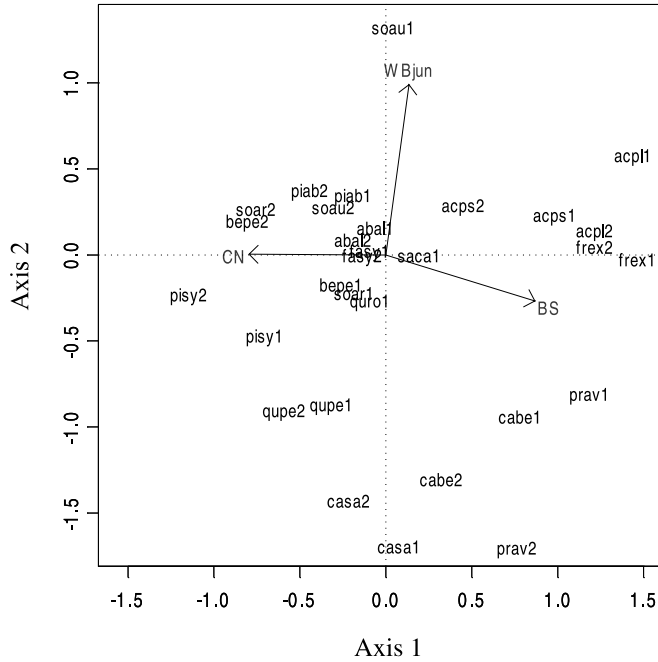


Figure 2. Tree species on CCA ordination diagram 1-2. (see Fig. 1 legend for abbreviations).

elevation with annual rainfall above 1450 mm and often found among the timberline species. For other favourable WB conditions (null values for axis 2 and middle elevation forests), *Acer pseudoplatanus*, *Acer platanoides* and *Fraxinus excelsior* occur in fertile soils and *Abies alba*, *Fagus sylvatica* and *Picea abies* are found in more acidic soils. Compared to CA, *Quercus robur* and *Salix caprea* seemed to move towards more acidic soils in CCA and *Sorbus aria* and *Castanea sativa* moved to more extreme water balance conditions. These four species are poorly represented in the data set (frequency < 10) and their ecological requirements cannot be specified accurately.

In order to investigate the relevance of ground vegetation as surrogate of measured variables, the first two axes of the CA_{SHB} were used in CCA as environmental variables to explain tree stand composition. Estimated nutritional and climatic variables with species indicator values for Central

Europe (Ellenberg IV) and indicator values from the EcoPlant database, respectively, were also used as instrumental variables in CCA. According to CCA results reported in Table II, the prediction quality of tree species composition according to both nutrient (axis 1) and climatic gradient (axis 2), allowed of rank the 4 groups of predictors as follows for axis 1: CA_{SHB} Axis 1-2 > EcoPlant IV > measured variables > Ellenberg IV; for axis 1 + 2: measured variables > CA_{SHB} Axis 1-2 > EcoPlant IV > Ellenberg IV. Differences between methods are not important and as compared to variables measured directly, variables estimated by plant species showed similar efficiency to predict tree species composition.

3.4. Nutritional and climatic behaviour of main tree species

The behaviour of the 8 most frequent tree species in the Vosges Mountains – silver fir, European beech, Norway spruce, sessile oak, Scots pine, sycamore, hornbeam and ash – was modelled with logistic regression according to the three main environmental variables determining the distribution of tree species: measured base saturation, C:N ratio and June water balance (Tab. III).

Three tree species – Scots pine, Norway spruce and especially European beech – did not appear to be strongly linked to the variables studied. The opposite was clearly observed for sycamore, hornbeam, ash and sessile oak that occur only in a narrow range of ecological conditions in the Vosges Mountains (Tab. IV).

As shown in Figure 3, Norway spruce, sessile oak and Scots pine are frequent on oligotrophic sites (low BS values), Norway spruce in wet sites, and sessile oak and Scots pine in dry conditions. The occurrence probability of this last species was highest in the worse conditions of mineral, nitrogen and water availability. European beech and silver fir prefer intermediate nitrogen availability. However, both species have low nutritional requirements, as evidenced by their high probability of occurrence along the whole nutrient gradient. European beech is present along the full WB gradient, while silver fir presents a quadratic response with a preference for sites where WB_{June} is positive. In hornbeam, ash and sycamore models, the nutritional factor (BS) was highly significant (Tab. III). These tree

Table III. Coefficient of logit models predicting the occurrence of main tree species in the Vosges Mountains, according to measured environmental variables. BS is base saturation; C:N is C:N ratio and WB is June Water Balance. Max. *p* is the maximum probability value of the *t* statistic associated to the variables.

Species	Terms of model suggested						Max <i>p</i>	
	Intercept	BS	BS ²	C:N	C:N ²	WB		WB ²
<i>Abies alba</i>	-6.3297	0.0153		0.5768	-0.0112	0.0310	-0.0008	< 0.01
<i>Acer pseudoplatanus</i>	-0.2637	0.0268		-0.1784		0.0218		< 0.01
<i>Carpinus betulus</i>	1.8667	0.0165		-0.3216		-0.0737	-0.0012	< 0.05
<i>Pinus sylvestris</i>	-3.6536	-0.0187		0.1219		-0.0304		< 0.05
<i>Picea abies</i>	-0.2577	-0.0150				0.0195		< 0.01
<i>Quercus petraea</i>	-0.8093	-0.0137				-0.0699		< 0.05
<i>Fraxinus excelsior</i>	1.2048	0.0388		-0.4002				< 0.01
<i>Fagus sylvatica</i>	-3.6276			0.4223	-0.0093			< 0.01

Table IV. Akaike Information criteria (AIC) of models predicting the occurrence of tree species (tree layer) in the study area. Four models are shown by tree species in relation to different predicted variables used: measured variables (BS, C:N ratio, WB_{June}); locally estimated variables by plant species (CA_H-axis 1, CA_H-axis 2); estimated variables by EcoPlant IV (IV_{BS}, IV_{C:N}, IV_{AI}); estimated variables by Ellenberg IV (R, N, F).

Species	Deviance null model	* AIC of models according to predicted variables			
		Measured variables	Estimated variables		
			CA _S HB Axes	EcoPlant IV	Ellenberg IV
<i>Abies alba</i>	448	43.4	41.1	41.3	31.0
<i>Acer pseudoplatanus</i>	299	65.4	68.8	64.2	67.9
<i>Carpinus betulus</i>	195	51.5	91.8	80.3	40.0
<i>Fagus sylvatica</i>	421	8.1	11.8	15.1	13.7
<i>Fraxinus excelsior</i>	209	79.4	92.2	84.9	86.7
<i>Picea abies</i>	420	23.8	18.0	25.8	32.9
<i>Pinus sylvestris</i>	242	29.4	23.9	25.3	22.7
<i>Quercus petraea</i>	367	97.4	73.2	78.7	83.6

* AIC = Null deviance – Residual deviance – 2 × (number of parameters).

species preferred sites with high levels of exchangeable base cations (Ca, Mg, K), favourable nitrogen nutrition (low C:N ratio) and low Al toxicity. Sycamore, at lower elevations (lower values of WB) was only predicted at rich sites (BS > 80%), while its presence was predicted throughout the entire range of BS at the highest elevations (> 1000 m, high WB) with the highest values of occurrence probability in highest nutrient availability sites. With the same preference for a favourable nutrient supply, hornbeam is located on more dry sites. Ash clearly has the narrowest nutrient availability range: it occurs only when BS > 30% and C:N ratio < 15 (Fig. 3).

Although not present in detail, the models obtained with estimated variables based on vegetation provided similar results to those found with measured variables: the positive or negative effect of significant variables was the same for both types of model. Differences were observed due to the ecological meaning of climatic variables: for example, climatic variables had a significant effect (at 0.01 *p*-level) on the sycamore occurrence model only when they clearly indicated a climatic water availability gradient (measured WB and EcoPlant IV for aridity index). A thermic gradient (axis 2 of CA_SHB) or a soil moisture gradient (F value of Ellenberg) did not have any significant effect on the response curve of this species. Furthermore, models do not always incorporate the same nutritional variables: nitrogen availability assessed by vegetation was thus significant in the 8 tree species models whereas measured C:N, as shown in Table III, was significant for 6 species.

Table IV shows the efficiency, based on the Akaike Information Criterion (AIC), of measured variables and plant indicator variables to model tree species occurrence. Clear differences between measured variables and those estimated by plant species predictors were only obtained for *Quercus petraea* and *Fraxinus excelsior*, while for the 5 species *Abies alba*, *Fagus sylvatica*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris* and *Acer pseudoplatanus*, both methods gave equivalent results. As compared with measured variables, the results for *Carpinus betulus* are clearly better for EcoPlant IV and CA plot scores while Ellenberg IV showed worse results.

4. DISCUSSION

4.1. Factors determining species occurrence

Gradient analyses carried out in our study to determine ecological factors responsible for shrub, herbaceous and bryophytes composition showed a first gradient correlated with both nitrogen nutrition (evaluated by C:N ratio) and soil base saturation that is a direct measure of exchangeable cation pools. This result confirmed the importance of changing soil properties along the acid-base gradient with nitrogen nutrition, aluminium and proton toxicity influencing the composition of European forest plant communities [27], previously observed in Norway [24], Sweden [14, 20], Britain [28], Denmark [34], and northern Germany [37]. Furthermore, our study showed that the same direct nutritional factors also explain the main gradient of tree species distribution of mature deciduous, mixed or coniferous forests in the Vosges Mountains. It completes previous investigations that have shown a link between tree species and indirect soil-related variables, such as geology or soil types [55, 60]. However, our results could be more detailed with the integration of other nutritional variables such as phosphorus, which has been determinant to species distribution in other areas [24, 50]. Complementary investigations could also be carried out with direct measures of mineralization rates of N, such as incubation methods that are probably better indicators of N availability than C:N ratio.

The weaker relationship between nutritional factors and tree species composition as compared to the relationship linking nutritional factors to other plant species can probably be accounted for by silvicultural practices that influence stand composition. As plantations were avoided in this study, silvicultural practices could only modify stands by selective cutting that decreases the occurrence probability of tree species. However, under the reasonable assumption of homogeneous practices along ecological gradients, this does not modify their ecological optimum, but reduces the ecological interpretation and the projected dispersion on the CCA axes. On the other

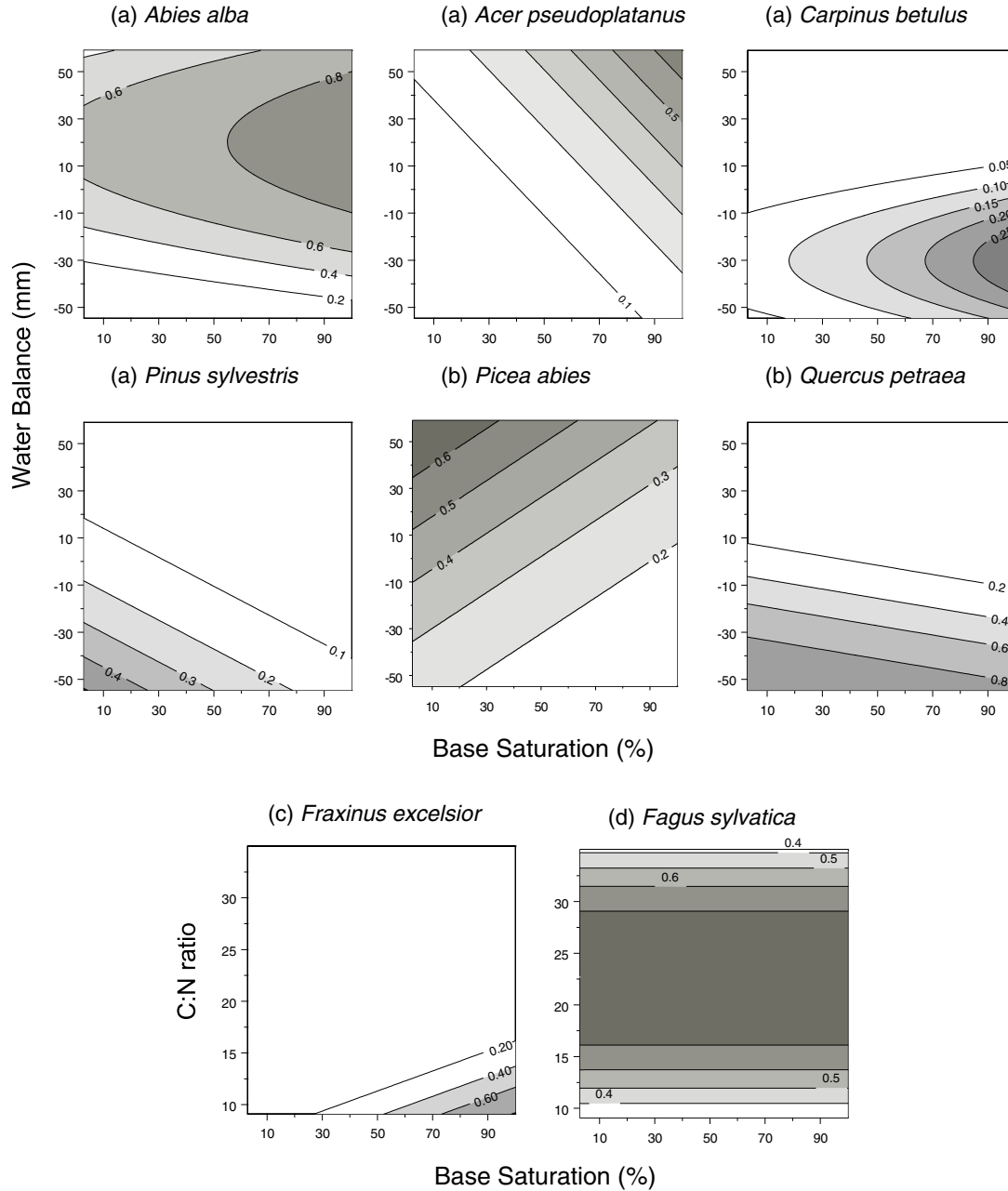


Figure 3. Predicted probability of occurrence for eight tree species according to main ecological factors structuring tree species composition. (a) models with Base Saturation (BS), C:N ratio and June Water Balance (WB_{June}) where C:N ratio = 17; (b) models with Base Saturation and June Water Balance (WB_{June}); (c) model with Base Saturation (BS) and C:N ratio; (d) model with C:N ratio.

hand, the better relationship between the composition of shrubs, herbaceous species and bryophytes and the nutritional variables measured at the A-horizon may be due to their higher dependence on upper horizon nutrition than for tree species. Their root system is, in fact, not very deep in relation to that of tree species.

The other main gradient for both trees and other plant species composition is related to climatic variables. The relevance of these variables to vegetation composition was always shown

in mountainous areas [10, 55]. With separate analyses of trees and other plant species on the same set of plots, we showed that water availability was the main climatic factor determining tree species, while it was temperature for shrubs, herbaceous species and bryophytes. This difference is consistent with the higher water requirements of tree species as compared to those of shrubs, herbaceous species and bryophytes, and it is probable that water availability is a stronger limiting factor for tree species than for herbaceous species. The evaluation of soil water

content available for roots is difficult to measure on a great number of plots, but the taking into account of this variable in addition to climate could improve the modelling of tree species distribution.

4.2. Ecological response of tree species

The ecological response of tree species showed, for the entire nutritional range, the decreasing occurrence of silver fir and a simultaneous increase in the occurrence of sessile oak below -10 to -30 mm WB deficit in June. These values give the transition between sessile oak-European beech forest in the colline zone and silver fir-European beech forest in the mountain zone. Cachan [15], confirmed by the AURELHY model of Météo France, showed for the Vosges mountains that precipitation values are higher in the west of the mountain crest than in the eastern side, leading at a value of -20 mm of WB deficit in June for 400 m of altitude in the west side of the crest and 550 m of altitude in the east side. Similar transitions took place for the same level of WB on oligotrophic soils between Scots pine at low altitude and Norway spruce, and on nutrient-rich soils between hornbeam at low altitude and sycamore at high altitude. The relevant factors and limit values that control these transitions must be verified in a larger geographical and ecological context. In the Swiss Alps, for example, European beech and silver fir seemed to have similar water balance requirements [11], while at low values of WB in the Vosges Mountains, European beech extends with sessile oak in the absence of silver fir.

Conifers, European beech and sessile oak occur on soils with low BS values in the Vosges Mountains, as compared to hornbeam, ash and sycamore that require fertile sites. The high nutrient requirements of ash were observed in other field studies of realized niche, carried out in Sweden [18] and in Denmark [42]. These different nutrient requirements between species are consistent with experiments carried out to analyse Al toxicity or Ca, Mg deficiency effects [62, 71]. They are also consistent with the nutrient contents of tree species: higher for the most nutrient demanding species such as sycamore, hornbeam and ash than for low relative nutrient requirement species such as Scots pine or Norway spruce [2, 3, 36, 56]. Because of their lower nutrient requirements, Scots pine and Norway spruce can endure more oligotrophic conditions, which can explain their higher occurrence in acid soils in the Vosges context. However, they can grow in a wide range of mineral soil conditions (i.e. base saturation ratio and pH) in other mountainous areas and in particular in the inner Alps [7, 33, 52]. In this area, it has been shown that, in contrast to the Vosges mountains, the available N and P content can be low in neutral and basic soils as well as in very acidic soils [50]. The consistency between our field results and those provided by previous field studies and experiments suggests that the different responses of tree species according to mineral soil characteristics can be extended over the Vosges Mountains context.

Nutritional behaviour was related to climatic behaviour for some tree species, such as sycamore, which is present in negative water balance sites only in areas with high nutritional levels. On the contrary, this species is present throughout the entire nutrient gradient for high water balance conditions. This can be explained by the strong competition from hornbeam, ash and

sessile oak in sites with low water availability (at low elevation). The taking into account of both nutrient and climatic effects on species distribution provides a better understanding of their response to environmental factors.

4.3. Efficiency of measured and estimated variables to explain tree species occurrence

Plant bioindication of ecological factors has been traditionally widely used by forest managers to assess site quality, particularly soil moisture and nutrient availability, in order to satisfy sustainable management objectives [8, 16, 69, 72]. The herbaceous vegetation was also used in forest management to predict tree species productivity, either directly [40, 53], after a multivariate analysis [54] or using ecological groups of plant species [68]. Our study tested the efficiency of understory vegetation to predict stand composition and occurrence probability of native commercial tree species, which is also of great importance in forest management.

Understory vegetation, through CA sites scores, Ellenberg or EcoPlant indicator values, gave results that were as effective as measured ecological variables to predict forest composition or species niche. Indicator values established on a national scale, such as indicator values from EcoPlant database or Ellenberg indicator values, seem to be more interesting than multivariate ordination scores extracted from regional floristic analysis, because they can be used over a broader area with a fairly similar efficiency. The formalization and reproducibility of EcoPlant IV construction represent their main interest as compared to Ellenberg values. The high level of IV efficiency confirms the approaches of Diekmann [18] and Laweson and Oksanen [42], who derived the nutritional realized niche of tree species using plant indicator characteristics. The estimation of nutrient availability in sites using the plant indicator approach, matched with GIS extraction of climatic variables, would allow the use of numerous plots to assess realized niche of tree species over wide areas according to the main ecological factors.

Acknowledgements: The authors wish to thank J.-C. Hervé for his help and useful suggestions on an earlier version of this manuscript, as well as D. Lopez and anonymous reviewers for their appropriate comments. This study was financed through grant to Paulina Pinto by the French Government. EcoPlant is a phytocological database supported by the French Institute of Agricultural Forest and Environmental Engineering (ENGREF), the French Ministry of Agriculture (DERF) and the French Agency for Environment and Energy Management (ADEME).

REFERENCES

- [1] Akaike H., Information theory as an extension of the maximum likelihood principle, in: Petrov B.N., Csaki F. (Eds.), Second Symposium on Information Theory, Akademiai Kiad, Budapest, 1973, pp. 267–281.
- [2] André F., Ponette Q., Comparison of biomass and nutrient content between oak (*Quercus petraea*) and hornbeam (*Carpinus betulus*) trees in a coppice-with-standards stand in Chimay (Belgium), Ann. For. Sci. 60 (2003) 489–502.
- [3] Augusto L., Ranger J., Ponette Q., Rapp M., Relationships between forest tree species, stand production and stand nutrient amount, Ann. For. Sci. 57 (2000) 313–324.

- [4] Austin M.P., Spatial prediction of species distribution: An interface between ecological theory and statistical modelling, *Ecol. Model.* 157 (2002) 101–118.
- [5] Austin M.P., Meyers J.A., Current approaches to modelling the environmental niche of eucalyptus: implication for management of forest biodiversity, *For. Ecol. Manage.* 85 (1996) 95–106.
- [6] Austin M.P., Cunningham R.B., Fleming P.M., New approaches to direct gradient analysis using environmental scalars and statistical curve-fitting procedures, *Vegetatio* 55 (1984) 11–27.
- [7] Bartoli C., Étude écologique sur les associations forestières de la Haute-Maurienne, *Ann. Sci. For.* 23 (1966) 432–761.
- [8] Becker M., Le Goff N., Diagnostic stationnel et potentiel de production, *Rev. For.* 40 (1988) 29–43.
- [9] Benichou P., Le Breton O., Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques, *Météorologie* 7 (1987) 23–34.
- [10] Bergmeier E., Dimopoulos P., *Fagus sylvatica* forest vegetation in Greece: Syntaxonomy and gradient analysis, *J. Veg. Sci.* 12 (2001) 109–126.
- [11] Bolliger J., Kienast F., Zimmermann N.E., Risks of global warming on montane and subalpine forests in Switzerland – a modeling study, *Reg. Environ. Change.* 1 (2000) 99–111.
- [12] Bonneau M., Evolution of the mineral fertility of an acidic soil during a period of ten years in the Vosges mountains (France). Impact of humus mineralisation, *Ann. For. Sci.* 62 (2005) 253–260.
- [13] Brêthes A., Brun J.J., Jabiol B., Ponge J.F., Toutain F., Classification of forest humus forms: a French proposal, *Ann. Sci. For.* 52 (1995) 535–546.
- [14] Brunet J., Falkengren-Grerup U., Tyler G., Pattern and dynamics of the ground vegetation in south Swedish *Carpinus betulus* forests: Importance of soil chemistry and management, *Ecography* 20 (1997) 513–520.
- [15] Cachan P., Étude bioclimatique du Massif Vosgien, *Bull. E.N.S.A.I.A. Nancy* 16 (1974) 1–45.
- [16] Cajander A.K., The theory of forest types, *Acta For. Fenn.* 29 (1926) 1–108.
- [17] De Martonne E., Une nouvelle fonction climatologique: l'indice d'aridité, *Météorologie* 2 (1926) 449–458.
- [18] Diekmann M., Ecological behaviour of deciduous hardwood trees in Boreo-nemoral Sweden in relation to light and soil conditions, *For. Ecol. Manage.* 86 (1996) 1–14.
- [19] Diekmann M., Species indicator values as an important tool in applied plant ecology: A review, *Basic Appl. Ecol.* 4 (2003) 493–506.
- [20] Diekmann M., Falkengren-Grerup U., A new species index for forest vascular plants: development of functional indices based on mineralization rates of various forms of soil nitrogen, *J. Ecol.* 86 (1998) 269–283.
- [21] Duchaufour P., Pédologie et groupes écologiques. I. Rôle du type d'humus et du pH, *Bull. Ecol.* 20 (1989) 1–6.
- [22] Duchaufour P., Pédologie et groupes écologiques. II. Rôle des facteurs physiques : aération et nutrition en eau, *Bull. Ecol.* 20 (1989) 99–107.
- [23] Duchaufour P., Toutain F., Apport de la pédologie à l'étude des écosystèmes, *Bull. Ecol.* 17 (1985) 1–9.
- [24] Elgersma A.M., Dhillon S.S., Geographical variability of relationships between forest communities and soil nutrients along a temperature-fertility gradient in Norway, *For. Ecol. Manage.* 158 (2002) 155–168.
- [25] Ellenberg H., *Vegetation ecology of Central Europe*, Cambridge University Press, Cambridge, 1988.
- [26] Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulißen D., *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*, 1992.
- [27] Falkengren-Grerup U., Brunet J., Quist M.E., Sensitivity of plants to acidic soils exemplified by the forest grass *Bromus benekenii*, *Water Air Soil Pollut.* 85 (1995) 1233–1238.
- [28] Ferris R., Peace A.J., Humphrey J.W., Broome A.C., Relationships between vegetation, site type and stand structure in coniferous plantations in Britain, *For. Ecol. Manage.* 136 (2000) 35–51.
- [29] Gégout J.-C., Étude des relations entre les ressources minérales du sol et la végétation forestière dans les Vosges, thèse de l'Université de Nancy I, Nancy, 1995, 215 p.
- [30] Gégout J.-C., Houllier F., Canonical correspondance analysis for forest site classification. A case study, *Ann. Sci. For.* 53 (1996) 981–990.
- [31] Gégout J.-C., Coudun C., Brisse H., Bergès L., Comportement écologique des espèces forestières vis-à-vis du climat et du sol en France: application à l'évaluation des charges critiques d'acidité et d'azote, Rapport final de la convention de recherche ADEM/ENGREF n° 9962003, ENGREF, Nancy-France, 2002, 51 p.
- [32] Gégout J.-C., Coudun C., Bailly G., Jabiol B., EcoPlant: A forest site database linking floristic data with soil and climatic variables, *J. Veg. Sci.* 16 (2005) 257–260.
- [33] Gensac P., Les forêts d'épicéa de Tarentaise. Recherche de différents types de Pessières, *Rév. Gén. Bot.* 74 (1967) 425–528.
- [34] Graae B.J., Heskjaer V.S., A comparison of understorey vegetation between untouched and managed deciduous forest in Denmark, *For. Ecol. Manage.* 96 (1997) 111–123.
- [35] Guisan A., Zimmermann N.E., Predictive habitat distribution models in ecology, *Ecol. Model.* 135 (2000) 147–186.
- [36] Hagen-Thorn A., Armolaitis K., Callesen I., Stjernquist I., Macro-nutrients in tree stems and foliage: a comparative study of six temperate forest species planted at the same sites, *Ann. For. Sci.* 61 (2004) 489–498.
- [37] Härdtle W., Von Oheimb G., Westphal C., The effects of light and soil conditions on the species richness of the ground vegetation of deciduous forests in northern Germany (Schleswig-Holstein), *For. Ecol. Manage.* 182 (2003) 327–338.
- [38] Iverson L.R., Prasad A.M., Predicting abundance of 80 tree species following climate change in the eastern United States, *Ecol. Monogr.* 68 (1998) 465–485.
- [39] Klinka K., Wang Q., Carter R.E., Relationships among humus forms, forest floor nutrient properties, and understorey vegetation, *For. Sci.* 36 (1990) 564–581.
- [40] Lahti T., Understorey vegetation as an indicator of forest site potential in southern Finland, *Acta For. Fenn.* 246 (1995) 2–69.
- [41] Landolt E., *Ökologische zeigerwerte zur Schweizer flora*, Veröff. Geobot. Inst. ETH, Zürich, 1977.
- [42] Lawesson J.E., Oksanen J., Niche characteristics of Danish woody species as derived from coenoclines, *J. Veg. Sci.* 13 (2002) 279–290.
- [43] Leathwick J.R., Austin M.P., Competitive interactions between tree species in New Zealand's old growth indigenous forests, *Ecology* 82 (2001) 2560–2573.
- [44] Lebreton J.D., Chessel D., Prodon R., Yoccoz N., L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances. I. Variables de milieu quantitatives, *Acta Oecol.* 9 (1988) 53–67.
- [45] Lenihan J.M., Ecological response surfaces for North American boreal tree species and their use in forest classification, *J. Veg. Sci.* 4 (1993) 667–680.
- [46] Mathsoft I., *S-Plus 2000, Programmer's Guide*, MathSoft, Inc., Seattle, 1999.
- [47] Mayer H., *Waldbau auf soziologisch-ökologischer Grundlage*, Gustav Fisher, Stuttgart, Germany, 1992.
- [48] McCullagh P., Nelder J.A., *Generalized linear models*, Chapman & Hall, London, UK, 1989.
- [49] McKenzie D., Peterson D.W., Peterson D.L., Thornton P.E., Climatic and biophysical controls on conifer species distributions in mountain forests of Washington State, USA, *J. Biogeogr.* 30 (2003) 1093–1108.
- [50] Michalet R., Gandoy C., Joud D., Pages J.P., Choler P., Plant community composition and biomass on calcareous and siliceous substrates in the northern French Alps: Comparative effects of soil chemistry and water status, *Arct. Antarct. Alp. Res.* 34 (2002) 102–113.

- [51] Michalet R., Rolland C., Joud D., Gafta D., Callaway R.M., Associations between canopy and understory species increase along a rainshadow gradient in the Alps: habitat heterogeneity or facilitation? *Plant Ecol.* 165 (2002) 145–160.
- [52] Michalet R., Cadel G., Joud D., Pache G., Pautou G., Richard L., Synthèse phytocéologique des forêts de l'arc alpin, *Ecologie* 29 (1998) 99–104.
- [53] Nioppola J., Understorey plants as indicators of site productivity in *Pinus sylvestris* L. stands, *Scand. J. For. Res.* 8 (1993) 49–65.
- [54] Nioppola J., Carleton T.J., Relations between understorey vegetation, site productivity, and environmental factors in *Pinus sylvestris* L. stands in southern Finland, *Vegetatio* 93 (1991) 52–72.
- [55] Ohmann J.L., Spiess T.A., Regional gradient analysis and spatial pattern of woody plant communities of Oregon forests, *Ecol. Monogr.* 68 (1998) 151–182.
- [56] Pagès J.P., Pache G., Joud D., Magnan N., Michalet R., Direct and indirect effects of shade on four forest tree seedlings in the French Alps, *Ecology* 84 (2003) 2741–2750.
- [57] Prodon R., Lebreton J.-D., Breeding avifauna of a Mediterranean succession: the holm oak and cork oak series in the eastern Pyrénées. 1. Analysis and modelling of the structure gradient, *Oikos* 37 (1981) 21–38.
- [58] Rameau J.-C., Mansion D., Dumé G., Flore forestière française. Guide écologique illustré. Tome 2 : Montagnes, Institut pour le Développement Forestier, Paris, 1993.
- [59] Rameau J.-C., Mansion D., Dumé G., Timbal J., Lecoine A., Dupont P., Keller R., Flore forestière française. Guide écologique illustré. Tome 1 : Plaines et collines, Institut pour le Développement Forestier, Paris, 1989.
- [60] Roche P., Taton T., Médail F., Relative importance of abiotic and land use factors in explaining variation in woody vegetation in a French rural landscape, *J. Veg. Sci.* 9 (1998) 221–228.
- [61] Rol R., Contribution à l'étude de la répartition du sapin (*Abies alba* Mill.), *Ann. Éc. Natl. Eaux For.* 7 (1937) 1–68.
- [62] Sverdrup H., Warfvinge P., The effect of soil acidification on the growth of trees, grass and herbs as expressed by the (Ca+Mg+K)/Al ratio, Lund University, Department of Chemical Engineering, Lund-Sweden, 1993, 108 p.
- [63] Ter Braak C.J.F., Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis, *Ecology* 67 (1986) 1167–1179.
- [64] Ter Braak C.J.F., Barendregt L.G., Weighted averaging of species indicator values: its efficiency in environmental calibration, *Math. Biosci.* 78 (1986) 57–72.
- [65] Ter Braak C.J.F., Looman C.W.N., Weighted averaging, logistic regression and the Gaussian response model, *Vegetatio* 65 (1986) 3–11.
- [66] Ter Braak C.J.F., Prentice I.C., A theory of gradient analysis, *Adv. Ecol. Res.* 18 (1988) 271–317.
- [67] Thornthwaite C.W., Mather J.R., Instructions and tables for computing potential evapotranspiration and the water balance, *Publications in Climatology* 10 (1957) 183–311.
- [68] Wang G.G., White spruce site index in relation to soil, understory vegetation, and foliar nutrients, *Can. J. For. Res.* 25 (1995) 29–38.
- [69] Wang G.G., Use of understory vegetation in classifying soil moisture and nutrient regimes, *For. Ecol. Manage.* 129 (2000) 93–100.
- [70] Wartenberg D., Ferson F., Rohlf F., Putting things in order: A critique of detrended correspondence analyses, *Am. Nat.* 129 (1987) 434–448.
- [71] Weber-Blasschke G., Claus M., Rehfuess K.E., Growth and nutrition of ash (*Fraxinus excelsior* L.) and sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.) on soils of different base saturation in pot experiments, *For. Ecol. Manage.* 167 (2002) 43–56.
- [72] Wilson S.M., Pyatt D.G., Malcolm D.C., Connolly T., The use of ground vegetation and humus type as indicators of soil nutrient regime for an ecological site classification of British forests, *For. Ecol. Manage.* 40 (2001) 101–116.

CHAPITRE 3

CROISSANCE EN HAUTEUR DU *ABIES ALBA* DANS LE MASSIF VOSGIEN

Article associé

Paulina E. Pinto, Jean-Claude Gégout, Jean-Christophe Hervé, Jean-François Dhôte. 2008. Respective importance of ecological conditions and stand composition on *Abies alba* Mill. dominant height growth. *Forest Ecology and Management*, 255, 619-629.

CHAPITRE 3 : CROISSANCE EN HAUTEUR DU ABIES ALBA DANS LE MASSIF VOSGIEN

1. INTRODUCTION

2. MATERIEL ET METHODES

- 2.1. Zone d'étude
- 2.2. Plan d'échantillonnage et choix des peuplements
- 2.3. Acquisition de données
- 2.4. Analyses statistiques

3. RESULTATS

- 3.1. Variables climatiques
- 3.2. Caractéristiques nutritionnelles
- 3.3. Effet de la compétition et des variables abiotiques sur l'indice de fertilité du sapin
- 3.4. Effet des feuillus et des résineux sur l'indice de fertilité du sapin

4. DISCUSSION

- 4.1. Effet du climat et de la nutrition sur la croissance en hauteur du sapin
- 4.2. Effet de la compétition sur la croissance en hauteur du sapin

5. CONCLUSIONS

BIBLIOGRAPHIE

Respective importance of ecological conditions and stand composition on *Abies alba* Mill. dominant height growth

Paulina E. Pinto ^{a,*}, Jean-Claude Gégout ^b,
Jean-Christophe Hervé ^c, Jean-François Dhôte ^d

^a Pontificia Universidad Católica de Chile, Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal, Departamento de Ciencias Forestales, Casilla 306, Correo 22, Santiago, Chile

^b AgroParisTech, UMR1092 Laboratoire d'étude et des Ressources Forêt-Bois (LERFoB), 14 rue Girardet, 54000 Nancy, France

^c Inventaire Forestier National, Château des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France

^d INRA, UMR1092 Laboratoire d'étude et des Ressources Forêt-Bois (LERFoB), 54280 Champenoux, France

Received 3 August 2005; received in revised form 13 July 2007; accepted 6 September 2007

Abstract

In mixed stands, abiotic effects and interspecific interactions on tree height growth remain largely unknown. We investigated the effects of climate, nutrition and stand composition on silver fir (*Abies alba* Mill.) height growth in the Vosges Mountains (northeastern France). Data were collected from 143 plots established on seven stand types of silver fir (*Abies alba* Mill.): pure silver fir stands and six mixed stands of silver fir with *Fagus sylvatica*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Quercus petraea* and *Acer pseudoplatanus*, along both elevation and nutritional gradients. Silver fir dominant height was characterised by the site index, which was related by multiple-regression analyses with measured nutritional variables, climatic variables and stand composition descriptors. The results showed that silver fir site index was significantly correlated with climate, nutrition and stand composition. Among climatic variables, elevation was responsible for a large portion of the site index variance ($R^2 = 0.13$). Slope aspect showed an important positive effect of eastern oriented plots on silver fir site index, as did mild winter temperature. Variables related to water availability showed a positive effect on site index only at elevations below 600 m, where lower precipitations and higher temperatures lead to a water-limiting factor. Nutritional resources were the second factor determining silver fir site index by both nitrogen nutrition and protons and aluminium acidity or toxicity. An environmental model, including climatic and nutritional variables, explained 64% of site index variance with a standard error of 2.7 m. For equivalent sites, basal area of the dominant cohort, as well as basal area of conifer species, showed a positive effect on site index, while broadleaved basal area did not show any significant effect in addition to that of conifers. A final model including abiotic variables and conifer basal area explains 71% of site index variance with a standard error of 2.5 m in the study area. The search for ecological drivers of tree height that control access to light is of great importance in the context of environmental changes in predicting tree species relationships in mixed stands.

© 2007 Elsevier B.V. All rights reserved.

Keywords: Mixed-species stands; Silver fir; Soil chemical properties; Site index; Climatic variables; Temperate forest

1. Introduction

Considerable attention has been paid, in the recent past, to an increasing demand for more “natural forests” because of biodiversity and aesthetic considerations, the unpopularity of silviculture plantation, and the high cost of artificial regeneration. Thus, national and regional forest policies tend to encourage establishment of mixed-species stands in countries

of North America (Chen and Klinka, 2003) as well as in Europe (Graae and Heskjaer, 1997; OFEFP, 1997). In France, since 1993, forest management guidelines favour mixed stands of two or more species wherever site conditions are favourable (ONF, 1993; DERF, 2000). The impact of these policies will lead to an increasing role of mixed stand silviculture and a better knowledge of the dynamics of these complex forest communities becomes necessary.

Analysis of height growth patterns is fundamental to understanding forest dynamics. Height growth determines the vertical structure of the forest community and the potential light interception of trees. Hence, height represents a key

* Corresponding author. Tel.: +56 2 6865751; fax: +56 2 6865982.

E-mail address: ppintog@uc.cl (P.E. Pinto).

determinant of individual success in forest communities (King, 1990). In pure, even-aged stands, site index, the height of the dominant trees at a reference age, is almost independent of competition (Lanner, 1985). This property allows foresters to use site index as a surrogate for site quality (MacFarlane et al., 2000). Thus, the effect of abiotic factors driving height growth (site index) has been examined in many pure stand studies devoted to productivity assessment (Monserud et al., 1990; Wang, 1995; Chen et al., 1998; Seynave et al., 2005). However, some experimental work provides evidence for the density-dependence of height growth even for dominant trees in pure stands (Curtis and Reukema, 1970; MacFarlane et al., 2000). Observed variations of height growth according to spacing have been explained by competition for light (Oliver and Larson, 1990).

Thus, in mixed stand, we expect that the height growth pattern is driven by both abiotic factors and the effect of intra- or inter-specific competition for light by neighbouring trees. In a context of long-term change of environmental factors, better knowledge of both site effects and neighbour interactions on tree height growth will be necessary to understand how mixed stands function, e.g. to predict changes in species' relative competitiveness in mixtures.

The purpose of this study was to assess the relative effects of site and stand competition on height growth for pure and mixed silver fir (*Abies alba* Mill.) stands. The specific objectives were to determine: (i) the main nutritional and climatic factors that affect the variability of silver fir height growth; (ii) whether silver fir height growth differs between pure and mixed stands composed of two or three coniferous or broadleaf species on equivalent sites; (iii) whether the effect of mixture on silver fir height growth is constant along soil resources and climatic gradients.

In Europe, the main mixed coniferous–deciduous forests are silver fir-based ecosystems (Ellenberg, 1988). France is at the western limit of its distribution, where this species covers 566,696 ha with a standing volume of 156.5 millions m³. The Vosges Mountain forests (in northeastern France) represent an important part of the national *Abies alba* forest resource, with both pure and mixed stands, with *Fagus sylvatica*, *Picea abies*, *Quercus petraea*, *Acer pseudoplatanus* and *Pinus sylvestris*. With both nutritional and altitudinal gradients, this natural area provides the stands and the environmental diversity necessary to compare site-height growth relationships between pure and mixed stands. In spite of its great importance, silver fir behaviour and growth have been examined in very few studies devoted to pure stands. Becker (1982) showed that productivity (stand volume) of silver fir pure stands is related to the local climate (rainfall and temperature) and rather poorly correlated with site nutritional quality in a mesotrophic context.

2. Materials and methods

2.1. Study area

The study area is limited to the crystalline Vosges Mountains, in northeastern France, located between 47°33'

to 48°47' latitude north and 5°50' to 7°28' longitude east. This natural 6800 km² region covers a wide altitude range (400–1400 m) and a significant variability in soil nutrient status (3 < pH-H₂O of the A-horizon of soil < 7). Mean annual precipitation varies from 600 to 2000 mm at the highest elevations in the southern zone and falls to 600 mm on the eastern side of Vosges Mountains. Mean annual temperature ranges from 9 °C at 350 m to 4 °C at highest elevations.

2.2. Stands and sampling design

A stratified sampling design was set up to sample pure and mixed silver fir (*Abies alba* Mill.) stands, according to both climate conditions and the nutritional status of soils. Seven forest stand types with *Abies alba* were selected among the 10 most frequent types in the Vosges region (Pinto et al., 2007): pure stands of *A. alba* (Aa) and six types of mixed stands containing *A. alba* with *Fagus sylvatica* (Aa–Fs), *Picea abies* (Aa–Pa), *Fagus sylvatica* and *Picea abies* (Aa–Fs–Pa), *Fagus sylvatica* and *Quercus petraea* (Aa–Fs–Qp), *Fagus sylvatica* and *Acer pseudoplatanus* (Aa–Fs–Ap), *Pinus sylvestris* (Aa–Ps). The soil nutritional status (SNS) was assessed in the field according to three classes of humus forms (Brêthes et al., 1995), a ground variable highly correlated with the soil nutrient regime (Klinka et al., 1990): (1) eutrophic (eumull/mesomull); (2) mesotrophic (oligomull/dysmull/amphimull); (3) oligotrophic (hemimoder/eumoder/dysmoder). Three sample strata were also defined for climatic conditions according to elevation: (1) colline zone below 600 m; (2) submontane zone between 600 and 900 m, and (3) montane zone above 900 m. These limits were justified because changes in vegetation were minor within each stratum.

At least three plots were sampled within each stratum. Only state forests were considered, in order to limit the variability of silvicultural practices. The final site selection was made in the field in order to include naturally established, even-aged (the age range of the dominant silver fir trees had to be less than 20 years) and mature stands without visible, recent storm damage. Two additional conditions had to be fulfilled: (i) stand basal area had to be larger than or equal to 20 m² ha⁻¹ and dominant tree diameter over 40 cm; (ii) less than 5% of the stand basal area to be occupied by species other than those defined in the corresponding type.

A total of 143 plots, located throughout the study area, were assigned to 45 of the 63 theoretical sampling strata according to tree species composition, humus form and elevation (Table 1). The mixed-stands Aa–Fs–Ap at the lower altitude and oligotrophic sites, Aa–Fs–Qp at the medium and higher elevations, as well as Aa–Ps at elevations above 600 m and mesotrophic or eutrophic sites were not sampled because they are rare or absent in the Vosges Mountains (Pinto and Gégout, 2005). Each circular sample plot of 0.1 ha was located in uniform topography, soil, vegetation and stand characteristics.

2.3. Data collection

In each plot, location, elevation, aspect and slope were measured by a global positioning system unit, altimeter,

Table 1

Number of plots in each sampling stratum, according to 3 elevation (ELEV) classes: ELEV < 600, ELEV 600–900, ELEV > 900; 3 soil nutrient statuses: oligotrophic, mesotrophic and eutrophic; and 7 stand types: pure stand of *Abies alba* (Aa) and six stands of *Abies alba* associated with 6 different species: Fs, *Fagus sylvatica*; Pa, *Picea abies*; Ap, *Acer pseudoplatanus*; Qp, *Quercus petraea*; Ps, *Pinus sylvestris*

Stand types	ELEV < 600 m			ELEV 600–900 m			ELEV > 900 m			Total	
	Oligotrophic	Mesotrophic	Eutrophic	Oligotrophic	Mesotrophic	Eutrophic	Oligotrophic	Mesotrophic	Eutrophic	Plots	Abies alba cores
Aa	3	3	3	4	3	3	3	3	3	28	84
Aa-Fs	6	3	3	3	3	3	3	3	3	30	90
Aa-Pa	3	3	3	4	3	3	3	3	3	28	84
Aa-Fs-Pa	3	3	3	4	3	3	3	3	3	28	84
Aa-Fs-Ap	–	–	–	–	3	4	–	3	3	13	39
Aa-Fs-Qp	3	3	3	–	–	–	–	–	–	9	27
Aa-Ps	4	–	–	3	–	–	–	–	–	7	21
Total	22	15	15	18	15	16	12	15	15	143	429

compass and clinometer, respectively. Aspect is a circular variable which was converted into two continuous variables: the sinus transformation (from -1 to 1) was used to represent the west-east (WE) gradient and the cosine transformation was used to represent the north-south (NS) gradient. A similar transformation was carried out to represent the northeast-southwest (NeSw) gradient. A local topographic variable, curvature rank (from -1 to 1) was generated with a 50-m digital elevation model (DEM) in ArcInfo GIS. Negative values indicate concave relief, positive values indicate convex relief and values around zero indicate flat terrain (Table 2).

The potential rooting zone was evaluated by the depth to the root restricting layer. Two horizons were sampled in each plot: the A-horizon (0–10 cm) and B-horizon (40–50 cm), and were analysed in the laboratory. The volume (%) of soil coarse fragments was estimated either visually in the field for coarse fragments >7.5 cm and measured in the laboratory for coarse fragments <7.5 cm. Soil samples were air-dried and sieved at 2 mm. Particle size distribution of soil was determined using a hydrometer method, then soil texture was determined according to the percentage of sand, silt and clay (Jamagne et al., 1977). Exchangeable Ca, K, Mg and Al, were extracted with 0.5 M NH_4Cl at soil pH and measured by spectrometry. Protons were measured by titration. Base saturation (BS) was defined by the $(\text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+} + \text{K}^+) / (\text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+} + \text{K}^+ + \text{Al}^{3+} + \text{H}^+)$ ratio. The pH-H₂O was measured with pH electrodes after 1:2.5 dilution of fine earth. Phosphorous was measured by Duhaufour's method (Duhaufour and Bonneau, 1959). For the A-horizon, total nitrogen and organic carbon were measured with the Kjeldahl and Anne methods, and the C/N ratio was calculated. Analytical results of cations and C, N, P₂O₅ were expressed as a concentration over dry-mass in cmol+/kg and g/kg, respectively (Table 2). Available water storage capacity (WSC) was calculated according to the texture method (Baize and Jabiol, 1995).

Climatic variables came from AURELHY, a 1 km gridded temperature and precipitation model, which takes into account the effect of altitude (Benichou and Le Breton, 1987). Data consisted of 1961–1990 monthly mean precipitation (P) and monthly minimum, maximum and mean temperature (T_{\min} ,

T_{\max} , T , respectively). Direct radiation was estimated from a GIS-based model (Piedallu and Gégout, 2007), which takes into account both local parameters (topography) and global parameters (cloudiness and latitude). The model was run on the study area with a 50-m digital elevation model for each month of the year. These variables allowed the calculation of monthly Turc potential evapotranspiration (PET) (Turc, 1961) and a monthly climatic water balance ($\text{WB} = P - \text{PET}$) (Table 2).

Stand variables were measured over each 1000 m² plot. Height and diameter were inventoried for all trees of diameter greater than 17.5 cm at 1.3 m (d.b.h). According to Duplat (1989) the dominant height of an $n \times 100$ m² plot can be computed from the $n - 1$ biggest trees. Thus, the nine largest trees were identified and ordered according to decreasing d.b.h. The three individuals of each species closest to the first, fifth and ninth trees were cored 1.3 m from soil. Three, six or nine increment cores were taken per plot, depending on stand type (pure or mixed: two or three species). Rings were counted on increment cores under the microscope in the laboratory and stand age was calculated as the mean of the three silver firs measured ages on each plot. The mean height of these three dominant silver firs was also determined on each plot. In order to correct this height taking into account the stand age, the site index (SI) defined as the height of the dominant trees at a given reference age, was calculated for each plot. The site index was calculated at the reference age of 100 years, using the dominant height growth curves based on the Korf model (Zeide, 1993; Seynave et al., 2005). In this study, the site index was not used as a measure of production, in the sense usually used by foresters, but as a measure of silver fir dominant height growth independent of the age effect. This height index varied from 18 to 41 m in the plots, with a mean and standard deviation of 31 and 4.5 m, respectively (Table 2).

Variables related to stand biomass were calculated from a cohort of dominant trees. Dominant height was computed as the mean of the nine biggest trees. Within each plot, trees higher than 75% of the dominant height were used to calculate the basal area (BA), basal area of conifers ($\text{BA}_{\text{conifer}}$), basal area of broadleaves ($\text{BA}_{\text{broadleaved}}$) and broadleaved proportion of basal area ($\text{BA}_{\text{broadleaved}}/\text{BA}$).

Table 2
Summary of principal climatic, soil and stand characteristics of the 143 stands

Variable	Abbreviation	Range		Mean
		Min	Max	
Climate and topography				
Elevation (m.a.s.l) ^c	ELEV	330	1100	725
Slope (%)	SLOP	0	66	37
Aspect for west-east oriented plot ^c	WE	−1.0	1.0	−0.12
Aspect for northeast-southwest oriented plot	NeSw	−1.0	1.0	−0.10
Curvature rank for elevation <600 ^c	ELEV ₁ × CU	−1.09	0.88	0.01
Mean annual precipitation (mm)	MAP	877	2345	1561
Mean annual temperature (°C)	MAT	6.2	9.2	8.0
Mean temperature of February (°C) ^c	MAT _{February}	−0.8	2.0	0.7
Yearly potential evapotranspiration (mm)	PET _{Tu}	453	710	588
Water balance of May (mm)	WB _{May}	−26	38	10
Water balance of May for elevation <600 (mm) ^c	ELEV ₁ × WB _{May}	−26	30	−1
Soil				
C:N ratio ^c	C:N	11	45	18
B-horizon				
pH	pH	3.8	5.7	4.6
Exchangeable calcium (cmol+/kg)	Ca	0.02	11.69	0.65
Exchangeable magnesium (cmol+/kg)	Mg	0.03	2.28	0.18
Exchangeable potassium (cmol+/kg)	K	0.33	14.76	1.62
Exchangeable aluminium (cmol+/kg) ^c	Al	0.38	12.32	3.59
Exchangeable proton (cmol+/kg) ^c	H ⁺	0.05	1.0	0.14
Phosphorus (g/kg)	P ₂ O ₅	0.002	3.21	0.45
Base saturation (%)	BS	0	92	14
Stand				
Stand density (stem/ha) ^a	N _{total}	130	560	290
Diameter (cm) ^a	Dg	30.2	72.1	47.2
Basal area (m ² /ha) ^a	BA _{total}	28.2	74.0	48.2
Basal area (m ² /ha) ^{b,c}	BA	24	70	46.0
Basal area of conifer (m ² /ha) ^{b,c}	BA _{conifer}	8.8	70	38.0
Silver fir age (year)	AGE	64	219.5	114.5
Site index (m)	SI	17.9	40.6	30.9

^a For trees with DBH > 17.5 cm.

^b For trees of dominant cohort.

^c Variables present in models of silver fir site index.

2.4. Statistical analyses

Statistical analyses were carried out using the S-PLUS 6.1 computation package (MathSoft, 1999). The level of statistical significance was set at $\alpha = 0.05$. An analysis of variance (ANOVA) was carried out to determine the main factors among elevation, nutrient status and stand type that affect the variability of silver fir site index. Simple regression analysis was used to relate soil, climatic and stand variables to site index. Each variable was analysed graphically, in order to choose the most appropriate mathematical relationship between the variable and site index (e.g. linear or non-linear relationship). Then, step-by-step multiple regression analyses using various combinations of climatic (including topography), soil and stand-related variables were performed. Among stand variables, basal area was included in the site index modelling as a variable related to inter-specific competition to understand if there is a significant effect of stand species composition on silver fir site index. Three possible interpretations can be given to its significance (i) BA partly expresses site productivity and reflects residuals of environmental factors not explained by the

abiotic variables modelled; (ii) BA expresses the effect of stand stocking, and so may reflect the effect of stand biomass on site index; (iii) For a given biomass at a given site BA can also reflect the positive or negative influence of other species on silver fir site index. Our analyses were carried out in order to distinguish between these three types of effects.

Firstly, sample size for all the statistical analyses was 143 plots, and secondly a subset of 114 plots including Aa, Aa–Fs, Aa–Pa and Aa–Fs–Pa stand types, which were recorded over the whole elevational and nutritional gradients, was used to better assess the effect of stand types using a fully orthogonal sampling design.

3. Results

The mean values of silver fir site index according to sampling stratum suggest significant relationships between silver fir dominant height at 100 years and elevation, soil nutrient status and stand composition (Table 3). Mean site index decreases with elevation and from rich to poor nutritional sites. Among the four stand types, sampled over the wide range of

Table 3
Mean site index (m) of study plots according to stand type, elevation class (ELEV) and soil nutrient status

Stand types	ELEV < 600 m			ELEV 600–900 m			ELEV > 900 m			Mean (m)	S.D. ^a (m)	
	Oligotrophic	Mesotrophic	Eutrophic	Oligotrophic	Mesotrophic	Eutrophic	Oligotrophic	Mesotrophic	Eutrophic			
	Mean	Mean	Mean	Mean	Mean	Mean	Mean	Mean	Mean			
Aa	31.9	32.7	38.0	34.2	31.0	31.7	27.2	28.6	31.9	29.2	31.7	4.0
Aa-Fs	31.2	34.5	33.2	32.5	27.8	33.9	24.5	26.9	28.2	26.5	30.1	5.1
Aa-Pa	33.4	35.1	35.5	34.6	28.8	34.9	29.8	30.7	35.0	31.8	32.8	3.5
Aa-Fs-Pa	33.4	33.0	32.2	32.8	28.4	32.7	25.9	27.3	31.1	28.1	30.9	4.4
Aa-Fs-AP				30.6		33.3		25.2	31.3		30.4	4.1
Aa-Fs-Qp	30.2	29.6	26.9	28.9							28.9	4.3
Aa-Ps	29.1		29.1	26.1							27.8	3.5
Mean (m)	31.4	33.0	33.2	32.3	28.6	33.3	26.8	27.7	31.5	28.8	30.9	4.5

^a S.D.: standard deviation (m).

Table 4

Analysis of variance (ANOVA) of site index according to elevation, nutrient status and stand factor (model 1)

Factor	d.f.	Sum square	Mean square	F-value	p
Elevation	2	482.7	241.3	16.9	<0.001
Soil nutrient status	2	257.5	128.8	9.0	<0.001
Stand type	6	337.9	56.3	4.0	<0.005
Residuals	132	1880.8	14.2		

environmental conditions, silver fir has a site index that differs when it is growing with *F. sylvatica* or *P. abies* as accompanying species. Analysis of variance highlights these significant relationships between silver fir site index and elevation, soil nutrient status and stand type ($R^2 = 33.7\%$; S.E. = 3.8 m; $n = 143$) (Table 4). Elevation, stand type and nutrient status explained, respectively, 17, 11.9 and 9.1% of site index variability. We did not find significant interactions between these factors, so interactions were not included in the model. Coefficients of three-way ANOVA suggest restrictive conditions for silver fir height growth at high elevation where silver fir height at 100 years can be 5 m lower than at low elevation (model 1; Table 5). The most favourable soil conditions for silver fir site index were eutrophic and mesotrophic sites where site index was, respectively, 3.5 and 1.8 m higher than site index in oligotrophic sites. With respect to tree species composition effect, slope coefficients associated with stand type were negative except for *A. alba*-*P. abies* mixed stands. A second three-way ANOVA was carried out over a subset that included the four stand types (Aa, Aa-Fs, Aa-Pa and Aa-Fs-Pa), which were sampled in all the elevation and nutritional classes (model 2; Table 5). Model 2 showed stable coefficients with respect to the previous one, and only the mesotrophic level of soil nutrient status showed a 20% variation of its coefficients.

Three principal variables were identified as important for silver fir site index in the Vosges Mountains: climate, nutrition

Table 5

Coefficients of three-way ANOVA

Model variables	Coefficient	
	Model 1 ($n = 143$)	Model 2 ($n = 114$)
Intercept	32.37	32.12
ELEV 600–900	-2.15	-2.16
ELEV >900	-4.91	-4.80
SNS _{mesotrophic}	1.76	2.11
SNS _{eutrophic}	3.45	3.73
ST _{Aa-Fs}	-1.68	-1.66
ST _{Aa-Pa}	1.09	1.09
ST _{Aa-Fs-Pa}	-0.82	-0.82
ST _{Aa-Fs-AP}	-1.24	
ST _{Aa-Ps}	-3.63	
ST _{Aa-Fs-Qp}	-5.17	
R^2 (%)	33.8	35.4
S.E. (m)	3.8	3.7

ELEV: elevation; SNS: soil nutrient status; ST: stand type; S.E.: standard error.

Table 6
Coefficients associated with each variable in four different models explaining the variability in site index

Factors	Model variables ^a	Coefficients			
		General model (model 3) <i>n</i> = 143	Environmental model (model 4) <i>n</i> = 143	Final model (model 5) <i>n</i> = 143	Subset model (model 6) <i>n</i> = 114
	Intercept	31.5	36.0	34.3	34.7
Climatic and water	exp(ELEV/100)	-1.40×10^{-4}	-1.69×10^{-4}	-1.47×10^{-4}	-1.39×10^{-4}
	WE	2.03	1.84	2.04	2.15
	ELEV ₁ × CU	-2.68*	-2.87*	-2.37*	-0.72 ns
	ELEV ₁ × WB _{May}	0.08**	0.08*	0.07*	0.11**
	MT _{February}	1.65	1.21**	1.50	1.98
Nutritional	C:N ratio	-0.36	-0.34	-0.39	-0.50
	ln(Al _{B-Horizon})	-1.06**	-0.93*	-1.02**	-1.09**
	ln(H _{B-Horizon})	-0.86**	-1.18	-0.93**	-1.19
Stand	BA	0.11			
	BA _{conifer}			0.08	0.09
<i>R</i> ²		0.70	0.64	0.71	0.73
S.E. (m) ^b		2.52	2.75	2.50	2.4

All variables were significant at $p < 0.001$ except: ** $0.001 < p < 0.01$; * $0.01 < p < 0.05$; ns: not significant at $p < 0.05$.

^a ELEV, ELEV₁, WE, CU, WB_{May}, MT_{February}, BA and BA_{conifer} denote elevation, elevation range <600 m, aspect for west-east oriented plot, curvature rank, climatic water balance of May, mean temperature of February, basal area and conifer basal area, respectively.

^b S.E.: standard error.

and stand composition. In order to clarify the underlying causes of these effects, different climatic, nutritional and stand variables were related to silver fir site index by regression analysis. We obtained a general model which explained 70% of site index variance with a standard error of estimation of 2.5 m (model 3; Table 6).

3.1. Climatic variables

Among climatic variables of model 3 (Table 6), elevation is responsible for a large portion of the site index variance. The most significant effect was obtained with the exponential of elevation. Among direct climatic variables, the water balance of May was significantly related alone to site index at elevations lower than 600 m ($r = 0.16$; $p < 0.0005$). The effect was the same in model 3 showing that May water balance had a significant effect on site index only under dry conditions (elevation < 600 m): the water deficit (negative values of water balance) below 550 m leads to a decrease in site index. Mean February temperature was also significantly related to site index ($r = 0.30$; $p < 0.0005$), both alone and with other variables of model 3 along the whole elevational gradient. The positive effect of mean February temperature on site index showed that silver fir site index can be affected by hard winter mountainous conditions. The cumulative effect of altitude, water balance and February temperature leads to an increase in site index from 300 to 550 m (linked to water deficit), an optimum site index between 550 and 600 m, a slight decrease between 600 and 850 m and a strong decrease after 850 m (Fig. 1).

Local topography effect was modelled by two indirect variables: aspect and curvature rank (CU). Taken alone, aspect variables that contrast west-east (WE) or northeast-southwest (NeSw) were the most correlated with site index ($r = 0.39$ and 0.38 , respectively at $p < 0.0001$): highest site index values were

reached in the east oriented plots, where radiation and evapotranspiration are lower and water availability is more favourable. WE aspect, included in model 3, showed the same positive effect on site index as when taken alone (Fig. 1). In the same way, curvature rank was significantly related to site index ($r = -0.28$, $p < 0.001$), indicating that the greatest site index values were reached in downhill sites where the lateral runoff raises the water supply, in contrast to summit and uphill sites, where the water outflow is greater than inflow. In the general model (model 3; Table 6), this effect was strongest for

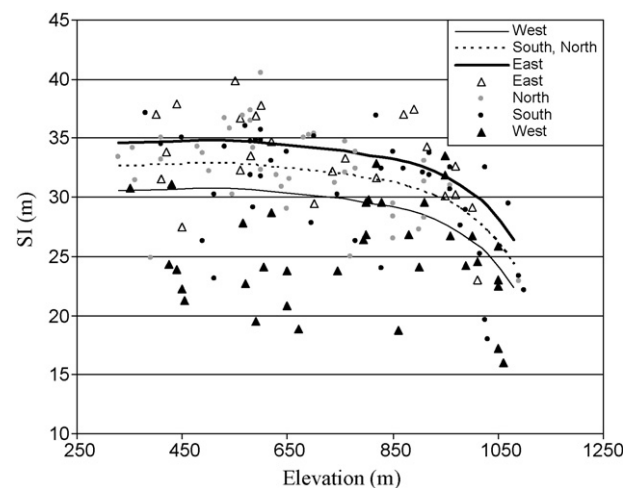


Fig. 1. Climatic effects, elevation (ELEV), aspect (WE), mean temperature of February (MT_{February}) and water balance of May (WB_{May}), on silver fir site index estimated by the general model (model 3). MT_{February} and WB_{May} according to elevation gradient were modelled from the studied data set of 143 plots: $WB_{May} = -30.27 + 0.056 \times ELEV$; $MT_{February} = 2.11 - 0.002 \times ELEV$. Curvature, nutritional and stand variables were fixed at their mean values for the 143 plots. The measured site indices for each of the 143 plots are identified according to their exposure: West, East, North and South.

elevations <600 m (sample strata ELEV₁) where plant water demand is higher.

3.2. Soil nutritional properties

Variables related to acidity, aluminium toxicity and nitrogen availability showed a significant effect on silver fir site index (model 3). The two most significant variables, C:N ratio and Al concentration of the B-horizon, were negatively correlated with silver fir site index. The highest site index (33–35 m) was estimated at sites with lower values of C:N ratio (<15) and favourable nitrogen availability, while a low site index of 28–30 m was estimated at sites with higher values of C:N ratio (>25) (Fig. 2). Taken alone, the exchangeable Al concentration of both the A- and B-horizons had a significant effect, but when they were fitted together into model 3 only exchangeable Al concentration of the B-horizon had a significant effect. Similar coefficients of exchangeable Al and H in equation 3, equal to -1.1 and -0.9, respectively, suggest that a positive charge of Al has the same decreasing effect on silver fir site index as a positive charge of H. Finally, estimated site index in the best nutritional conditions, according to C:N and Al values, was 7 m over site index at the poorest sites (Fig. 2).

3.3. Competition versus abiotic variable effects on silver fir site index

In addition to abiotic variables, the stand competition representing by the basal area (BA) showed a positive effect on silver fir site index: an increase of 10 m² in basal area leads to an increase of 1.1 m in silver fir site index (model 3). To distinguish the basal area effect on site index from the effect of the abiotic variables, basal area was correlated alone with silver fir site index. The same positive effect of basal area was shown

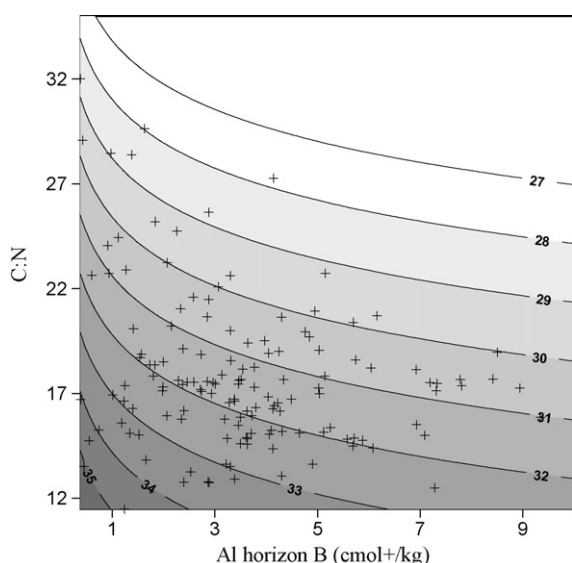


Fig. 2. Effect of Al (B-horizon) and C:N ratio on silver fir site index (m) estimated with model 3. Other variables of the model were fixed at their mean values. 143 study plots show the range of possibilities of both variables in the study area.

with a coefficient of 0.12 ($r = 0.29$, $p < 0.001$), which was similar to that of BA in model 3. Conversely, we used only abiotic variables as predictors of silver fir site index (model 4; Table 6). This environmental model explained 64% of the total site index variance with an S.E. = 2.7 m. Variables of model 3 remained significant and, except for protons and temperature, the coefficient associated with each one did not change more than 20% as compared with those of the general model (model 3). The stability of coefficients of abiotic variables and basal area considered together or separately suggests an effect of BA on silver fir site index independently of the effect of abiotic factors.

3.4. Broadleaf versus conifer effects on silver fir site index

A high proportion of broadleaved species occurs only for stand basal areas less than 50 m² (Fig. 3). This significant relation between basal area and stand composition is in accordance with the different growth behaviours of conifer and broadleaved species (higher basal area in conifers than in broadleaves). In order to distinguish the composition from the biomass effect on silver fir site index, a model was built using, in addition to abiotic variables, both conifer and broadleaved basal area. This was done with all plots ($n = 143$) and with a subset of plots with $BA \leq 50 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ ($n = 98$). For both data sets, only basal area of conifers was significantly related to silver fir site index, so the final model (model 5; Table 6) only includes conifer basal area in addition to abiotic factors. Furthermore, the independent effect of conifer basal area on site index, using $n = 143$, was the same (0.09) as its effect seen with abiotic variables in model 5, suggesting the independence of conifer basal area and the abiotic variables included in this model. To avoid another possible bias linked to the stands, not present in all ecological sampling strata, the general model was evaluated with the subset of 114 plots which ensures a perfect orthogonal sampling design including Aa, Aa-Pa, Aa-Fs and Aa-Fs-Pa stand types (model 6; Table 6). In this new model, only curvature rank does not have a significant effect and coefficient of water balance increases by 35%, but other climate, local topography and basal area effects remain stable.

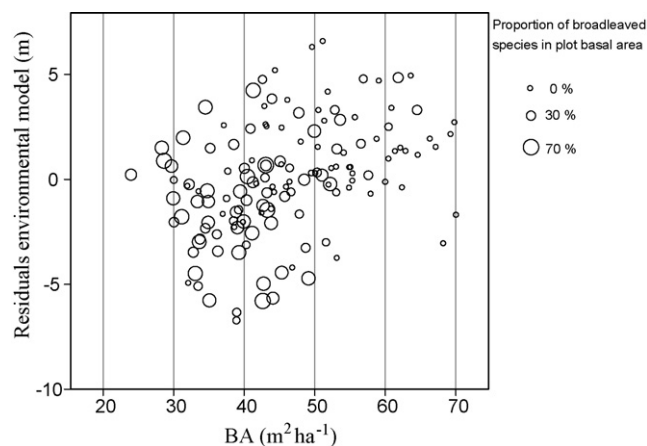


Fig. 3. Residuals of environmental model (model 4) related to total basal area (BA). Point size shows the proportion of broadleaved species in the basal area.

These results suggest that Aa–Fs–Ap, Aa–Fs–Qp and Aa–Ps stand types did not introduce bias when all plots were included in the analyses.

Finally, to investigate whether the conifer basal area effect was related to particular species, coniferous basal area was divided into basal areas of *Abies alba*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris* (Aa, Pa and Ps, respectively) and these variables were used instead of BA_{conifer} in model 5. Coefficients of abiotic variables varied no more than 10% as compared with those of model 5. Coefficients of Aa, Pa, Ps were equal to 0.055, 0.058 and 0.07, respectively. Coefficients of Aa and Pa are significant and roughly similar and the low number of stands with Ps ($n = 7$) can explain the difference in its coefficients as compared with those of other conifers. Used with the conifer basal area, none of these three variables had a significant effect and we thus used the basal area of conifers as the significant biotic variable to explain silver fir site index in pure or mixed stands.

4. Discussion

Nutritional resources and climatic conditions are important factors in explaining site index, the height of dominant trees at a reference age, of various species (Monserud et al., 1990; Wang, 1995; Chen et al., 1998). In our study, a rigorous sampling design allowed us to investigate their effect on silver fir dominant height in a context of both intraspecific (pure stands) and interspecific (mixed stands) competition. In the wide range of Vosges Mountains ecological conditions, nutritional resources and climatic variables had a clearly stronger effect than stand composition on silver fir site index as shown by the regression models developed in this study. However, the effect of stand composition is underestimated because only one measure of stand variables was used, and this variable does not take into account past silviculture interventions and past natural disturbances.

4.1. Climatic and nutritional factors related to silver fir height growth

In the mountainous regions, local climatic conditions may vary greatly within a reduced geographical area from optimal conditions to the limit level of tree species growth. Climate is the principal factor influencing silver fir site index in the Vosges Mountains through both indirect variables like elevation and aspect and direct ones like mean temperature of February and water balance of May.

Becker (1982) showed a “critical elevation” at 550 m below which silver fir productivity, estimated according to height and age of dominant trees, increases with elevation and above which silver fir productivity decreases with elevation. This author suggests the positive effect of precipitation and the negative effect of temperature to explain this result. These hypotheses were confirmed by our results, which quantified the decrease in silver fir site index with the decrease in May water balance below 600 m, suggesting that water availability is a limiting factor for height growth only at the lowest elevations, while above 600 m lower temperatures and higher precipitation

both lead to a lower evapotranspiration and a higher water availability. More precisely, there are two opposite direct effects from 300 to 600 m of elevation: dominant height increases with water availability and decreases with the fall of winter temperature, and between the studied limits the positive effect of water balance prevails. Above 600 m, precipitation is not limiting and a decrease in temperature leads to a decrease in silver fir dominant height.

Silver fir from mild winter climatic areas has been described as a partially frost-tolerant species (Sakai, 1983; Guehl, 1985). Our results shows that mild winter temperatures (particularly, mean temperature of February) have a positive effect on site index over the altitude range of 300–1100 m. This positive effect may be related to capacity for photosynthesis, which can be active in conifers from temperate zones during the winter months (Emmingham and Waring, 1977; Guehl, 1985) and positively affect the spring initial aerial growth phase (Choisnel et al., 1990). February temperatures are also an index of winter snow precipitation: there is liquid water precipitation for high February temperatures at low elevation and snow precipitation for low February temperatures at high elevation. A high snow precipitation is the cause of broken tops and consequently a decrease in tree height.

Height growth is slightly influenced by elevation at lower sites (lower than 650 m), but decreases strongly above an elevation threshold of 850 m. Direct effects underlying elevation such as temperature or precipitation were modelled by MT_{February} and WB_{May} , respectively (models 3–6). Thus, this negative effect of elevation is most probably linked to increasing winds and snowfall near the crest line and consequently it decreases considerably below 850 m and is nil at lower elevations (Fig. 1). Elevation has already been identified as an important factor of productivity in Norway spruce (Hägglund and Lundmark, 1977; Seynave et al., 2005) and European beech (Seynave et al., 2006) in temperate forests. The silver fir site index model, developed for the Vosges Mountains in this study, clarified the respective effects of temperature, precipitation and elevation and showed different impacts of these variables along the elevational gradient.

Among topographic properties, aspect was the most significant factor in determining silver fir site index, with higher silver fir site index on eastern and northeastern oriented slopes. This shows that silver fir is a partially frost-tolerant species (Sakai, 1983; Guehl, 1985) and its growth is probably greater under favourable moisture conditions (north and east oriented sites) and favourable conditions of temperature that, with moisture requirements, focus on east oriented sites as the most favourable sites. Furthermore, the effect of curvature rank highlights the importance of groundwater supply provided by topography for a good height growth below 600 m where climatic conditions are limiting for growth. Several other studies have reported similar consequences of local topography for different species growing mainly in pure stands (Le Goff and Levy, 1984; Chen et al., 1998).

Edaphic factors such as soil nutrients have an important effect on silver fir dominant height. This study demonstrates the negative effect of acidity (protons), aluminium toxicity and the

positive effect of nitrogen availability, while no effect was detected for available P or exchangeable cations (Ca, Mg, K). Nitrogen availability expressed as total N had a negative effect on silver fir growth. This variable had the same effect on growth of *Picea glauca* (Wang, 1995) and *Pinus radiata* (Sánchez-Rodríguez et al., 2002), but seemed to be a poor indicator of nitrogen availability. The C:N ratio appears to be a better nutritional determinant of silver fir site index in our study. A decrease in C:N ratio is related to an increase in nitrogen availability which induces an increase in silver fir site index. The effect of nitrogen availability on silver fir height was shown previously by Becker (1982) for pure silver fir stands only in mesotrophic contexts. Our study extends this result to mixed stands for the whole nutritional gradient. The increase of 3 or 4 m of site index for a decrease of 10 units of C:N ratio is equivalent to that observed by Seynave et al. (2005) for *Picea abies* in eastern France. This effect of C:N ratio justifies its wide use and confirms its relevance in relating N availability and tree growth (Bonneau, 1995). In the Vosges geological context, higher C:N values are reached in podzol soils, which are common in dry conditions (south and west oriented sites) (Duchaufour et al., 1958; Guillet, 1972; Bonneau et al., 1978). Thus, the exposure correlated with unfavourable nutritional conditions explains why the silver fir site index measured at west oriented plots is lower than that predicted by the climatic model (Fig. 1). This difference is corrected when climatic and nutritional variables are both included in the model (Fig. 4).

Our results are particularly interesting because they allow the separation of the effects of H and of Al on silver fir dominant height at 100 years. They quantify for the first time the negative effect of both proton and aluminium toxicity on the height of silver fir mature stands in natural conditions. We confirm experimental characterisations of silver fir as an Al-sensitive species whose growth declines at lower levels of Al concentration than other conifers such as Scots pine and Norway spruce (Sverdrup and Warfvinge, 1993). The ratio of base cation to Al (BC:Al ratio) is widely used as an Al toxicity indicator with a threshold <1 as a critical value below which negative effects on growth can be expected for the majority of tree species (Sverdrup and Warfvinge, 1993). As already shown by van Scholl et al. (2004), our results clarify the relevance of exchangeable Al concentration as an indicator of Al toxicity rather than BC:Al ratio, which is not significantly related to silver fir site index in our study.

4.2. Stand competition related to silver fir height growth

Through the sampling of a wide range of ecological conditions, the accurate modelling of nutritional and climatic effects made it possible to filter out abiotic factors and hence to estimate effects due to stand composition. As silver fir site index models showed that the coefficient associated with the basal area was unchanged when used with abiotic variables or separately, we can suggest that this coefficient reflects the effect of stand stocking on silver fir site index. Thus, the hypothesis that the basal area reflects residuals of abiotic factors can be rejected. Besides climate and nutritional effects, our results showed a

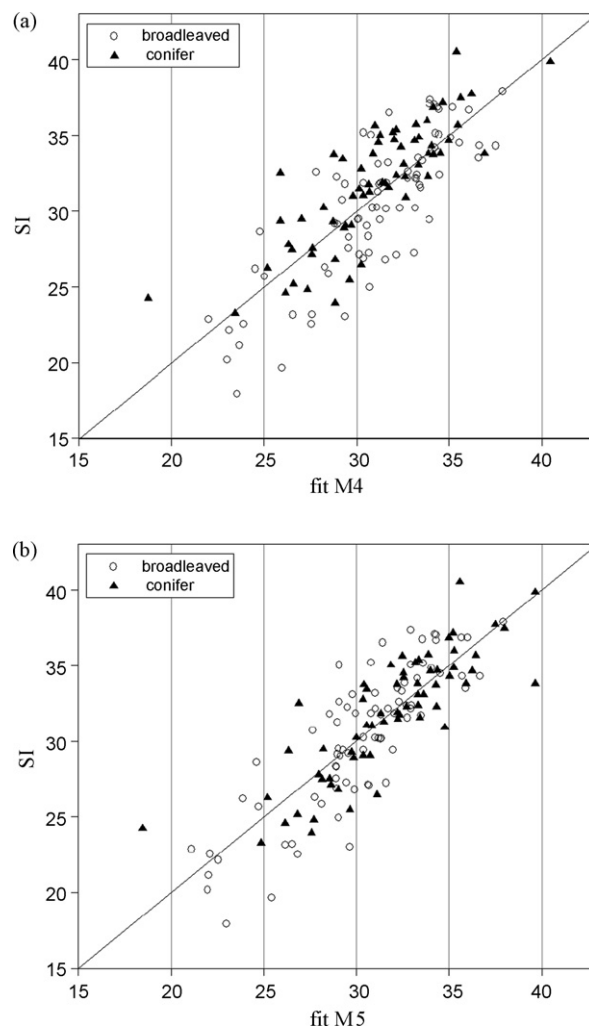


Fig. 4. Relationships between site index and fitted values from: (a) environmental model (model 4) developed from climatic and soil nutritional variables; (b) final model (model 5) developed with climatic, nutritional and stand variables.

significant positive effect of stand basal area of the dominant cohort on silver fir site index, i.e. an increase of coniferous basal area is associated with an increase of silver fir dominant height. Previous work shows a decrease in tree dominant height with intraspecific competition (Curtis and Reukema, 1970; MacFarlane et al., 2000). Our result shows that tree species can also increase their height with interspecific competition.

While coniferous basal area, and particularly that of Norway spruce, was positively related to silver fir site index (final model), basal area of broadleaves did not show any significant effect in addition to that of conifers. A first explanation could be a general enhancement due to stocking (total biomass) associated with a negative effect of basal area of broadleaved species, such as beech, which has wide crowns and creates a light-limited environment for the silver fir. A second and more parsimonious explanation is an enhancement of silver fir height growth by conifer stocking, such as faster growing Norway spruce (Assmann, 1970), which competes with silver fir for light, improving silver fir elongation. This is in accordance with results reported by Pinto et al. (2007), where Norway spruce

showed a negative effect on silver fir radial growth when both species coexist in mixed stands. The spruce competition could lead silver fir to allocate a part of its biomass production from diameter to height growth in order to keep its access to light. Furthermore, because of its greater demand for water (Assmann, 1970), silver fir has deeper and stronger roots and is able to open soil layers where rooting is difficult, while Norway spruce has a superficial root system (Polomski and Kuhn, 1998). Thus, in silver fir-Norway spruce stands, species explore different root horizons that lead to a complementary use of the soil. The two species use a different ecological niche, thereby reducing competition at the root system level.

5. Conclusion

The results of this study contribute to understanding of tree height growth in pure and mixed stands over a wide range of ecological conditions and including the tree's entire life cycle. The connection between ecosystem fertility and height growth was clarified by identifying the main drivers of growth and precisely quantifying the effects of climate, groundwater, nitrogen supply and toxicity on silver fir height growth. Besides these abiotic effects, we highlighted a plasticity phenomenon of silver fir which increases its height growth, probably to conserve its access to light, in the presence of the fast growing species *Picea abies*. In a context of global changes, models pursuing understanding of height growth drivers provide a useful tool to predict future height growth changes and shifts in competitiveness between tree species, which can lead to changes in stand composition.

Acknowledgements

The authors wish to thank Christian Piedallu for his GIS contribution, Daniel Rittié, Sebastian Davillé and Nicolas Foy for their support in the field and laboratory. This study was supported by the French National Forest Service (ONF) and Fondecyt (Project 11060313).

References

- Assmann, E., 1970. The Principles of Forest Yield Study. Studies in the Organic Production, Structure, Increment and Yield of Forest Stands. Pergamon Press, Oxford.
- Baize, D., Jabiol, B., 1995. Guide Pour la Description des Sols. Institut National de Recherche Agronomique, Paris.
- Becker, M., 1982. Influence relative du climat et du sol sur les potentialités forestières en moyenne montagne. Exemple des sapinières à fétuque (*Festuca sylvatica*) dans les Vosges alsaciennes. Ann. For. Sci. 39, 1–32.
- Benichou, P., Le Breton, O., 1987. Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques. Météorologie 7, 23–34.
- Bonneau, M., Faivre, P., Gury, M., Hetier, J.M., Le Tacon, F., 1978. Carte Pédologique de France à 1/100.000: St Dié Institut National de Recherche Agronomique, Versailles.
- Bonneau, M., 1995. Fertilisation des forêts dans les milieux tempérés. Théorie, bases du diagnostic, conseils pratiques, réalisations expérimentales. Ecole Nationale de Génie Rural des Eaux et des Forêts, Nancy.
- Brêthes, A., Brun, J.J., Jabiol, B., Ponge, J.F., Toutain, F., 1995. Classification of forest humus forms: a French proposal. Ann. For. Sci. 52, 535–546.
- Chen, H.Y.H., Klinka, K., Kabzems, R.D., 1998. Site index, site quality, and foliar nutrients of trembling aspen: relationships and predictions. Can. J. For. Res. 28, 1743–1755.
- Chen, H.Y.H., Klinka, K., 2003. Aboveground productivity of western hemlock and western redcedar mixed-species stands in southern coastal British Columbia. For. Ecol. Manage. 184, 55–64.
- Choisnel, E., Jacq, V., Guehl, J.M., Aussenac, G., 1990. Simulation of the variability of winter photosynthesis of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) under French climatic conditions. Ann. For. Sci. 47, 495–508.
- Curtis, R.O., Reukema, D.L., 1970. Crown development and site estimates in a douglas-fir plantation spacing test. Forest Sci. 16, 287–301.
- DERF, 2000. Les indicateurs de gestion durable des forêts françaises. Ministère de l'Agriculture et du Développement Rural. Direction de l'Espace Rural et de la Forêt, Paris.
- Duchaufour, P., Pardé, J., Jacamon, M., Debazac, E., 1958. Un exemple d'utilisation pratique de la cartographie des stations: la forêt du Ban d'Etival (Vosges). Rev. For. Fr. 10, 597–630.
- Duchaufour, P., Bonneau, M., 1959. Une méthode nouvelle de dosage du phosphore assimilable dans les sols forestiers. Bull. Ass. Fr. étude du sol 4, 193–198.
- Duplat, P., 1989. Indice de fertilité basé sur un modèle de croissance en hauteur. In: Buffet, M., Girault, D. (Eds.), Station Forestières, Production et Qualité des Bois: Éléments Méthodologiques. Cemagref, Paris, pp. 51–71.
- Ellenberg, H., 1988. Vegetation Ecology of Central Europe, fourth ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Emmingham, W.H., Waring, R.H., 1977. An index of photosynthesis for comparing forest sites in western Oregon. Can. J. For. Res. 7, 165–174.
- Graae, B.J., Heskjaer, V.S., 1997. A comparison of understorey vegetation between untouched and managed deciduous forest in Denmark. For. Ecol. Manage. 96, 111–123.
- Guehl, J.M., 1985. Etude comparée des potentialités hivernales d'assimilation carbonée de trois conifères de la zone tempérée (*Pseudotsuga menziesii* Mirb *Abies alba* Mill et *Picea excelsa* Link). Ann. For. Sci. 42, 23–38.
- Guillet, B., 1972. Relation entre l'histoire de la végétation et la podzolsation dans Les Vosges. Thèse Doctorale, Université de Nancy I, Nancy.
- Hägglund, B., Lundmark, J.-E., 1977. Site index estimation by means of site properties Scots pine and Norway spruce in Sweden. Stud. Forest. Suecica 138, 1–38.
- Jamagne, M., Bétrémieux, R., Bégon, J.C., Mori, A., 1977. Quelques données sur la variabilité dans le milieu naturel de la réserve en eau des sols. Bull. Tech. d'Information du Ministère de l'Agric. 627–641.
- King, D.A., 1990. The adaptative significance of tree height. Am. Nat. 135, 809–828.
- Klinka, K., Wang, Q., Carter, R.E., 1990. Relationships among humus forms, forest floor nutrient properties, and understorey vegetation. For. Sci. 36, 564–581.
- Lanner, R.M., 1985. On the insensitivity of height growth to spacing. For. Ecol. Manage. 13, 143–148.
- Le Goff, N., Levy, G., 1984. Productivité du frêne (*Fraxinus excelsior* L) en région Nord-Picardie. B - étude des relations entre la productivité et les conditions de milieu. Ann. For. Sci. 41, 135–170.
- MacFarlane, D.W., Green, E.J., Burkhart, H.E., 2000. Population density influences assessment and application of site index. Can. J. For. Res. 30, 1472–1475.
- MathSoft, I., 1999. S-Plus 2000, Programmer's Guide. MathSoft, Inc., Seattle.
- Monserud, R.A., Moody, U., Breuer, D.W., 1990. A soil-site study for inland Douglas-fir. Can. J. For. Res. 20, 686–695.
- OFEPF, 1997. Critères et indicateurs de la gestion durable des forêts Suisses. Office Fédéral de l'Environnement, des forêts et du paysage, Berne.
- Oliver, C.D., Larson, B.C., 1990. Forest Stand Dynamics. Mc-Graw-Hill, New York, NY.
- ONF, 1993. Prise en compte de la diversité biologique dans l'aménagement et la gestion forestière. Guide. Office National des Eaux et des Forêts, Paris.
- Piedallu, C., Gégout, J.C., 2007. Multiscale computation of solar radiation for predictive vegetation modelling. Ann. For. Sci.
- Pinto, P.E., Gégout, J.C., 2005. Assessing the nutritional and climatic response of temperate tree species in the Vosges Mountains. Ann. For. Sci. 62, 761–770.

- Pinto, P.E., Gégout, J.C., Hervé, J.C., Dhôte, J.F., 2007. Changes in environmental controls on the growth of *Abies alba* Mill. in the Vosges Mountains, north-eastern France, during the 20th century. *Global Ecol. Biogeogr.* 16, 472–484.
- Polomski, J., Kuhn, N., 1998. *Wurzelsysteme*. Paul Haupt Berne, Bern.
- Sakai, S., 1983. Comparative study on freezing resistance of conifers with special reference to cold adaptation and its evolutive aspects. *Can. J. Bot.* 61, 2323–2332.
- Sánchez-Rodríguez, F., Rodríguez-Soalleiro, R., Español, E., López, C.A., Merino, A., 2002. Influence of edaphic factors and tree nutritive status on the productivity of *Pinus radiata* D. Don plantations in northwestern Spain. *For. Ecol. Manage.* 171, 181–189.
- Seynave, I., Gégout, J.-C., Hervé, J.-C., Dhôte, J.-F., Drapier, J., Bruno, E., Dumé, G., 2005. *Picea abies* site index by environmental factors and understory vegetation: a two-scale approach based on survey databases. *Can. J. For. Res.* 35, 1669–1678.
- Seynave, I., Gégout, J.-C., Hervé, J.-C., Dhôte, J.-F., 2006. Facteurs écologiques et production du hêtre en France. *Forêt-entreprise* 167, 41–45.
- Sverdrup, H., Warfvinge, P., 1993. The Effect of Soil Acidification on the Growth of Trees, Grass and Herbs as Expressed by the (Ca + Mg + K)/Al Ratio. Lund University, Department of Chemical Engineering, Lund-Sweden.
- Turc, L., 1961. Evaluation des besoins en eau d'irrigation. Evapotranspiration potentielle (Formule climatique simplifiée mise à jour). *Ann. Agronom.* 12, 13–49.
- van Scholl, L.V., Keltjens, W.G., Hoffland, E., Breemen, N.V., 2004. Aluminium concentration versus the base cation to aluminium ratio as predictors for aluminium toxicity in *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings. *For. Ecol. Manage.* 195, 301–309.
- Wang, G.G., 1995. White spruce site index in relation to soil, understory vegetation, and foliar nutrients. *Can. J. For. Res.* 25, 29–38.
- Zeide, B., 1993. Analysis of growth equations. *For. Sci.* 39, 595–616.

CHAPITRE 4

CROISSANCE RADIALE DU *ABIES ALBA* DANS LE MASSIF VOSGIEN

Article associé

Paulina E. Pinto, Jean-Claude Gégout, Jean-Christophe Hervé, Jean-François Dhôte. 2007. Changes in environmental controls on the growth of *Abies alba* Mill. in the Vosges Mountains, north-eastern France, during the 20th century. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 472-484.

CHAPITRE 4 : CROISSANCE RADIALE DU ABIES ALBA DANS LE MASSIF VOSGIEN

1. INTRODUCTION

2. MATERIEL ET METHODES

- 2.1. Région d'étude
- 2.2. Sélection des peuplements et plan d'échantillonnage
- 2.3. Prise de données sur le terrain
- 2.4. Largeur de cernes et indices radiaux
- 2.5. Analyse de la variabilité de la croissance radiale du sapin
- 2.6. Analyse de la stabilité des facteurs écologiques au cours du temps

3. RESULTATS

- 3.1. Analyse de la variance de la croissance radiale moyenne
- 3.2. Effet de la compétition et du milieu sur la période 1976-2000
- 3.3. Effet des facteurs écologiques au cours du 20^{ème} siècle

4. DISCUSSION ET CONCLUSION

- 4.1. Effet de la compétition sur la croissance radiale moyenne du sapin
- 4.2. Effet du milieu sur la croissance radiale moyenne du sapin
- 4.3. Changements des effets du milieu au cours de la vie du peuplement et du temps

BIBLIOGRAPHIE

RESEARCH
PAPER



Changes in environmental controls on the growth of *Abies alba* Mill. in the Vosges Mountains, north-eastern France, during the 20th century

Paulina E. Pinto^{1*}, Jean-Claude Gégout², Jean-Christophe Hervé³
and Jean-François Dhôte⁴

¹Pontificia Universidad Católica de Chile, Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal, Departamento de Ciencias Forestales, Casilla 306, Correo 22, Santiago, Chile, ²AgroParisTech, LERFoB, École Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts, 14, Rue Girardet, CS 4216, 54042 Nancy Cedex, France,

³Inventaire Forestier National, Château des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France,

⁴INRA, LERFoB, École Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts, 14, Rue Girardet, CS 4216, 54042 Nancy Cedex, France

ABSTRACT

Aim To analyse the radial growth of silver fir (*Abies alba* Mill.) in north-eastern France in relation to soil, climate and interspecific competition factors and to check the temporal stability of their effects during the 20th century.

Location The Vosges Mountains, located in north-eastern France.

Methods Data were collected from 143 plots regularly distributed over three altitude ranges (from 330 to 1100 m), three humus forms (moder to mull) and seven types of stands, including a pure stand of silver fir and six mixed stands containing this species. For each plot, an index of mean radial growth of silver fir was calculated, independent of tree age and calendar year of ring formation. Relationships between radial growth and ecological factors were analysed using linear mixed-effects models.

Results Radial growth of silver fir is low in the presence of *Picea abies* or of a high density of other dominant trees. Low aluminium concentration and good nitrogen supply, measured by the soil C:N ratio, are correlated with high radial growth. Water reserves, related to available water storage capacity and to lateral run-off, are also correlated with high radial growth. Analysis of environmental effects during the 20th century showed that growth was strongly correlated with nitrogen supply at the start of the century, and with aluminium toxicity and climate at the end of the century. The radial growth of trees located on sites with low nitrogen supply was lower before 1970 than that of trees located on nitrogen-rich soils. At the end of the century, radial growth of silver fir was the same for all levels of nitrogen nutrition.

Main conclusions Our results indicate that nitrogen supply was a limiting factor for the mean radial growth of silver fir before the 1970s. Eutrophication during the 20th century may then have eliminated limitation by nitrogen.

Keywords

Aluminium toxicity, climate, drought, eutrophication, interspecific competition, nitrogen supply, radial growth, tree ring.

*Correspondence: Paulina E. Pinto, Pontificia Universidad Católica de Chile, Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal, Departamento de Ciencias Forestales, Casilla 306, Correo 22, Santiago, Chile. E-mail: ppintog@uc.cl

INTRODUCTION

Environmental factors have changed during the 20th century as a result of human activities. These factors include increases in atmospheric CO₂ and SO₂ concentration and deposition of nitrogen via agriculture or the combustion of fossil fuels (Galloway *et al.*, 1995). The global climate has warmed by approximately 0.6 °C over the last 100 years with two main

periods of warming: between 1910 and 1945, and from 1976 onwards (WMO, 2002). There is now ample evidence that these global changes have affected productivity in many temperate forest ecosystems around the world. In European managed forest ecosystems, which are typically limited by the supply of biologically available nitrogen (Vitousek & Howarth, 1991), primary production has increased by 50–200% since the 1950s (Spiecker, 1996). Moreover, these environmental changes

can modify interactions, such as competition, between species if they impact upon different species to different degrees (Loehle, 2003). Thus, it is plausible that abiotic controls of both tree growth and established patterns of competition between different species may have been modified over the last century.

Information on the relationships between ecological factors and radial growth has come mainly from dendroecological studies, usually of pure stands and more rarely of mixed stands. Given recent interest in climate change, work has focused on the effects of climate on growth. To enhance our understanding of how species react differently to climate, their annual growth patterns have been compared (Desplanque *et al.*, 1998; Tardif *et al.*, 2003). The findings of climate-related studies are of little help in assessing the effect of the principal site-related environmental factors on radial growth, for three main reasons: (1) because environmental variables are often correlated, random sampling does not allow one to disentangle their separate effects; (2) several variables can potentially control growth (climate, soil resources, competition) and these are rarely all recorded exhaustively at each plot; and (3) analysis is done at the ring level, leading to very large interannual variability, compared to intersite variability. This lack of knowledge of the effects of both resources and climatic factors varying spatially or over long temporal scales makes it difficult to predict the mean radial growth of species at different sites, while taking into account the effect of their past or present ecological conditions.

We examined here the effects of environmental and competitive factors that determine the spatial variability of radial growth. When analysing the effect of competition, we attempted to distinguish the effect on radial growth of biomass (volume) from that of tree species composition. In terms of the abiotic effects, we sought to distinguish climatic from edaphic effects. In a context of long-term changes of soil and climate conditions, we also wished to examine the stability of environmental effects during the 20th century.

We studied the radial growth of silver fir (*Abies alba* Mill.) in the Vosges Mountains. This region is an isolated mountain range in north-eastern France, where pure and mixed stands are dominated by silver fir. This is a very suitable species for a long-term analysis of the effect of site and competition factors on radial growth because of its importance in European mountainous regions (Ellenberg, 1988), its sensitivity to climatic changes (Huntley *et al.*, 1995) and its capacity to form mixed stands (Ellenberg, 1988). Numerous studies have examined the relationships between climate and annual radial growth of silver fir in the Vosges Mountains (Becker, 1989), the Jura (Bert, 1993), the Alps (Desplanque, 1998) and the Pyrenees (Tardif *et al.*, 2003). The main factors that influence the inter-annual variability of radial growth of silver fir are summer rainfall (May and June) in the Alps (Desplanque, 1998) and the Vosges (Becker, 1989), and winter and spring (April) temperatures. However, the climatic, edaphic and competitive factors that control the spatial variability of radial growth remain poorly understood.

MATERIALS AND METHODS

Study area

The study area is limited to the crystalline Vosges Mountains, in north-eastern France, located between 47°33' and 48°47' latitude north and 5°50' to 7°28' longitude east. This 6800 km² region covers a wide altitude range (350 to 1400 m) and a significant variability in soil nutrient status [$3 < \text{pH}(\text{H}_2\text{O})$ of the A-horizon of soil < 7]. Mean annual precipitation varies from 600 mm to 2000 mm at the highest elevations in the southern zone. Mean annual temperature ranges from 9 °C at 350 m to 4 °C at the highest elevations.

Stands and sampling design

We selected from the French National Forest Inventory (IFN) 4824 data plots throughout the study area, excluding plantations. The IFN stratified sampling ensures a good representation of various stands and ecological conditions present in the study area and allows determination of the most frequent tree species and composition types of stands in the Vosges Mountains. We selected seven forest stand types with *Abies alba* among the 10 most frequent types in the Vosges region: pure stands of *A. alba* (Aa) and six types of mixed stands containing *A. alba* with *Fagus sylvatica* (beech; Aa-Fs), *Picea abies* (Norway spruce; Aa-Pa), *Pinus sylvestris* (Scots pine; Aa-Ps), *Fagus sylvatica* and *P. abies* (Aa-Fs-Pa), *F. sylvatica* and *Quercus petraea* (sessile oak; Aa-Fs-Qp), *F. sylvatica* and *Acer pseudoplatanus* (sycamore; Aa-Fs- Ap). Associations with *P. abies* and *F. sylvatica* are very frequent through a wide range of environmental conditions, while those with *A. pseudoplatanus* are present only at higher-elevation sites characterized by good nutrition. Associations with *Q. petraea* and *P. sylvestris* are frequent only at lower elevations, and in poor soil conditions for stands with Scots pine (Pinto & Gégout, 2005).

A stratified sampling design was set up to sample the seven stand types, according to both climate conditions and the nutritional status of soils. The soil nutritional status (SNS) was assessed in the field according to three classes of humus form (Brêthes *et al.*, 1995), a ground variable highly correlated with soil nutrient regime: (1) eutrophic (eumull/mesomull); (2) mesotrophic (oligomull/dysmull/amphimull); and (3) oligotrophic (hemimoder/eumoder/dysmoder). Three sample strata were also defined for climatic conditions according to elevation: (1) colline zone below 600 m altitude; (2) submontane zone between 600 and 900 m; and (3) montane zone above 900 m. These limits were justified because changes in vegetation were minor within each stratum.

At least three plots were sampled within each stratum. Only state forests were considered, in order to limit the variability of silvicultural practices. The final site selection was made in the field in order to include naturally established and mature stands without visible, recent storm damage. Two additional conditions had to be fulfilled: (1) stand basal area had to be larger than or equal to 20 m² ha⁻¹ and the dominant tree diameter over 40 cm; and (2) less than 5% of the stand basal area had to be occupied by species other than those defined in the corresponding type.

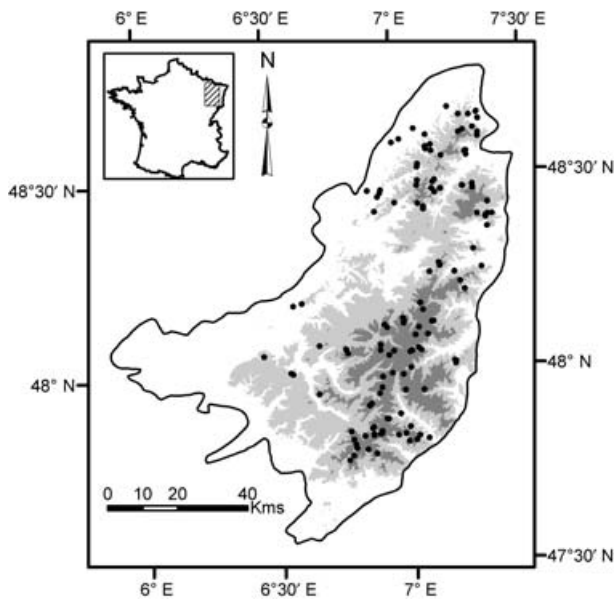


Figure 1 Map of the 143 plots sampled in the Vosges Mountains (north-eastern France).

A total of 143 plots, located throughout the study area, were assigned to 45 of the 63 theoretical sampling strata according to tree species composition, humus form and elevation (Fig. 1). The mixed-stands Aa-Fs-Ap at the lower-altitude and the oligotrophic sites, Aa-Fs-Qp at the medium and higher elevations, as well as Aa-Ps at elevations above 600 m and mesotrophic or eutrophic sites were not sampled because they are rare or absent in the Vosges Mountains (Table 1). Each circular sample plot of 0.1 ha was located in uniform topography, soil, vegetation and stand characteristics.

Data collection

In each plot, location, elevation, aspect and slope were measured by a global positioning system unit, altimeter, compass and clinometer, respectively. Aspect is a circular variable which was converted into two continuous variables: the sine transformation (from -1 to 1) was used to represent the west-east (WE) gradient and the cosine transformation was used to represent the north-south (NS) gradient. A similar transformation was carried out to represent the north-east-south-west (NeSw) gradient. A local topographic variable, curvature rank, was generated with a 50-m digital elevation model (DEM) in ArcInfo GIS. Negative values indicate concave relief, positive values indicate convex relief and values around zero indicate flat terrain.

The potential rooting zone was evaluated from one soil pit extending down to the root-restricting layer. Two horizons were sampled in each plot: the A-horizon (0–10 cm) and the B-horizon (40–50 cm), and were analysed in the laboratory. The volume (%) of coarse soil fragments was estimated either visually in the field for coarse fragments > 7.5 cm or measured in the laboratory for coarse fragments < 7.5 cm. Soil samples were

Table 1 Grid sampling of plots and *A. alba* cores according to three sampling factors: soil nutritional status with three levels defined by humus form (oligotrophic, mesotrophic and eutrophic); climatic conditions with three levels defined by altitude ranges ($A < 600$; $600 < A < 900$ and $A > 900$); and stand types with a pure stand of *A. alba* (Aa) and six mixed-stands of *A. alba* with *F. sylvatica* (Fs), *P. abies* (Pa), *A. pseudoplatanus* (Ap), *Q. petraea* (Qp), *P. sylvestris* (Ps)

Stand type	Oligotrophic			Mesotrophic			Eutrophic			Plots	<i>Abies alba</i> cores
	A < 600 m	A 600–900 m	A > 900 m	A < 600 m	A 600–900 m	A > 900 m	A < 600 m	A 600–900 m	A > 900 m		
Aa	3	4	3	3	3	3	3	3	3	28	84
Aa-Fs	6	3	3	3	3	3	3	3	3	30	90
Aa-Pa	3	4	3	3	3	3	3	3	3	28	84
Aa-Fs-Pa	3	4	3	3	3	3	3	3	3	28	84
Aa-Fs-Ap					3	3		4	3	13	39
Aa-Fs-Qp	3			3			3			9	27
Aa-Ps	4	3								7	21
Plots	22	18	12	15	15	15	15	16	15	143	
<i>A. alba</i> cores	66	54	36	45	45	45	45	48	45		429

air-dried and sieved at 2 mm. Exchangeable Ca, K, Mg and Al were extracted with 0.5 M NH₄Cl at soil pH and measured by spectrometry. Protons were measured by titration. Base saturation (BS) was defined by the $(Ca^{2+} + Mg^{2+} + K^+) / (Ca^{2+} + Mg^{2+} + K^+ + Al^{3+} + H^+)$ ratio. The pH(H₂O) was measured with pH electrodes after 1:2.5 dilution of fine earth. Phosphorus was measured using Duchaufour’s method (Duchaufour & Bonneau, 1959). For the A-horizon, total nitrogen and organic carbon were measured with the Kjeldahl and Anne methods, and the C:N ratio was calculated. Analytical results of cations and C, N, P₂O₅ were expressed as a concentration over dry mass in cmol+ kg⁻¹ and g kg⁻¹, respectively (Table 2). Available water storage capacity (WSC) was calculated according to the texture method (Baize & Jabiol, 1995).

Climatic variables came from AURELHY, a 1-km gridded temperature and precipitation model, which takes into account the effect of altitude (Benichou & Le Breton, 1987). Data consist of 1961–90 monthly mean precipitation (*P*) and monthly minimum, maximum and mean temperature (*T*_{min}, *T*_{max}, *T*, respectively). Direct radiation was estimated from a GIS-based model, which takes into account both local parameters (topography) and global parameters (cloudiness and latitude). The model was run on the study area with a 50-m DEM for each month of the year. These variables allowed the calculation of monthly Turc potential evapotranspiration (PET) (Turc, 1961) and a monthly climatic water balance (WB = *P* – PET) (Table 2). According to the sampling stratification of the 143 plots, there are poor correlations between nutritional and climatic variables, allowing an unbiased study of the effects of both types of variables (Table 3).

Height and diameter were inventoried for all trees of diameter greater than 17.5 cm at 1.3 m (d.b.h.) on each 1000 m² plot. The nine largest trees were identified and ordered according to decreasing d.b.h. The three individuals of each species closest

Table 2 Summary of the main climatic and soil variables, and characteristics of the stands of the 143 studied plots. d.b.h., diameter at breast height

Variable	Abbreviation	Mean	Range	
			min	max
Stand				
Stand density (stem ha ⁻¹) (for d.b.h. > 17.5)	<i>N</i>	290	130	560
Mean quadratic diameter (cm) (for d.b.h. > 17.5)	<i>dg</i>	47.2	30.15	72.13
Basal area (m ² ha ⁻¹) (for d.b.h. > 17.5)	<i>BA</i>	48.2	28.2	74.0
Number of dominant <i>Picea abies</i> (stem/ha) (max = 100)	<i>N100_{Pa}</i>	14	0	70
Relative density index	<i>Rdi</i>	0.64	0.39	1
Spacing index for dominant trees	<i>s_D</i>	20.9	14.1	37.5
Silver fir age (years)	AGE	114.5	64	219
Silver fir radial index for the period 1976–2000 (%)	<i>Ir_{1976–2000}</i>	104.4	26.4	248.4
Climate and topography				
Altitude (m)	A	725	330	1100
Slope (%)	SLOP	37	0	66
Curvature rank	CU	0.05	-1.08	1.00
Mean annual precipitation (mm)	P	1561	877	2345
Mean annual temperature (°C)	T	8.0	6.2	9.2
Annual potential evapotranspiration (mm)	PET	588	453	710
Available water storage capacity (mm)	WSC	62.5	12.3	184.3
Soil				
<i>A-horizon:</i>				
pH (water)	pH	4.2	3.6	5.5
Exchangeable calcium (cmol+/kg)	Ca	1.5	0.02	23.62
Exchangeable aluminium (cmol+/kg)	Al	4.5	0.191	15.8
Phosphorus (Duchaufour method) (g/kg)	P ₂ O ₅	0.39	0.011	2.508
Base saturation (%)	BS	24.2	0	97.5
C:N ratio	C:N	18	11.5	45.5
<i>B-horizon:</i>				
pH (water)	pH	4.6	3.8	5.7
Exchangeable calcium (cmol+/kg)	Ca	0.65	0.02	11.69
Exchangeable aluminium (cmol+/kg)	Al	3.59	0.38	12.32
Exchangeable proton (cmol+/kg)	H+	0.14	0.05	1.0
Phosphorus (Duchaufour method) (g/kg)	P ₂ O ₅	0.45	0.002	3.21
Base saturation (%)	BS	14.6	0	92.0

to the first, fifth and ninth trees were cored 1.3 m from the soil to determine the growth of the stand's dominant trees. Three, six or nine cores were taken per plot, depending on stand type (pure or mixed: two or three species) (Table 1).

Table 2 shows the principal stand variables calculated for the plots. Three competition indices based on the height–density relationship were calculated. The first, *Rdi* (relative density index), is based on Reineke's self-thinning rule (Reineke, 1933). *Rdi* for a stand of mean quadratic diameter (*Dg*) is the ratio between the number of stems of the stand (*N*) and the maximum number of stems (*N_{max}*) that can be supported by a site for the same mean quadratic diameter:

$$Rdi = N/N_{max} \quad (1)$$

The maximum density is determined using the self-thinning rule. *Rdi*, which ranges from 0 (weak competition) to 1 (maximum

competition), is independent of the stand's age and the site's fertility. As there is no available function for *Rdi* for silver fir, we used the *Rdi* adjusted for Norway spruce (Bossuat, 1990). The second calculated competition index is a spacing index (*s*) which is the ratio of the mean spacing of the trees to the dominant height of the stand (Plauborg, 2004):

$$s = (10,000/N)^{1/2}/H_{100} \times 100 \quad (2)$$

where *N* is the number of trees per hectare and *H₁₀₀* the dominant height of the stand.

To avoid taking intermediate trees into account, a third competition index was calculated from the spacing index (eqn 2). This index, *s_D*, again uses the formula for the spacing index, but *N* was calculated from the subset of trees reaching a height greater than 75% of the dominant height of the plot (*H₁₀₀*). The densest stands will have a low value of *s_D*. Other variables related

Table 3 Correlation matrix of the main environmental variables measured in the 143 plots. See Table 2 for abbreviations of the variables

Variables	pH (A-horizon)	Ca (A-horizon)	Al (A-horizon)	C:N ratio	P ₂ O ₅ (A-horizon)	pH (B-horizon)	Ca (B-horizon)	Al (B-horizon)	P ₂ O ₅ (B-horizon)	Altitude	CU	PET	WSC	P	T
pH (A-horizon)	1.00	0.65	-0.20	-0.49	0.16	0.66	0.64	-0.06	0.18	0.03	-0.16	-0.16	-0.08	0.12	0.09
Ca (A-horizon)		1.00	-0.24	-0.25	0.06	0.48	0.87	-0.03	0.06	0.18	-0.10	-0.23	-0.15	0.24	-0.02
Al (A-horizon)			1.00	-0.18	0.11	0.01	-0.29	0.53	0.08	0.34	0.08	-0.04	0.23	0.33	-0.28
C:N ratio				1.00	-0.19	-0.52	-0.27	-0.24	-0.18	-0.25	0.24	0.24	-0.15	-0.25	0.15
P ₂ O ₅ (A-horizon)					1.00	0.18	-0.01	-0.01	0.90	0.18	-0.04	-0.11	-0.01	0.05	-0.32
pH (B-horizon)						1.00	0.63	-0.25	0.19	0.18	-0.16	-0.13	-0.08	0.26	-0.03
Ca (B-horizon)							1.00	-0.21	0.00	0.14	-0.04	-0.23	-0.17	0.24	0.01
Al (B-horizon)								1.00	-0.04	0.31	-0.09	-0.15	0.10	0.19	-0.27
P ₂ O ₅ (B-horizon)									1.00	0.18	-0.05	-0.12	-0.02	-0.04	-0.28
Altitude										1.00	0.00	-0.09	-0.21	0.74	-0.67
CU											1.00	0.11	-0.13	-0.01	-0.01
PET												1.00	0.12	-0.02	0.24
WSC													1.00	-0.18	0.15
P														1.00	-0.32
T															1.00

to density were also calculated: the number of trees per hectare for each species $i(N_i)$, the number of dominant trees for each species $i(N100_i)$, the total basal area (BA) and the basal area for each species $i(BA_i)$.

Ring width and radial indices

For each plot, cores were prepared and cross-dated following standard dendrochronological techniques (Stockes & Smiley, 1968). Cross-dating consists of assigning a calendar year to each ring in every sample by comparing growth patterns among the different cores from one site (Fritts, 1976). This was done visually with a binocular magnifier, using the narrow marked years published for tree species in north-eastern France (see Becker, 1989). After cross-dating, the ring widths of all the cores were measured with a precision of 0.01 mm using WINDENDRO software (Regent Instruments Inc.). The age effect (Fritts, 1976) and the calendar period of ring formation were then eliminated to reveal how intersite ecological variability affects radial growth. Three radial growth curves were plotted as a function of ring age for three tree age classes. These reference curves were modelled using a second-degree polynomial, where the width of each ring $i, R w_i$, is modelled as a function of its age, $R A_i$:

$$R w_i = a + b R A_i + c R A_i^2 + e. \tag{3}$$

Only the trees of the age class concerned were used in the model (Table 4). The radial index was then calculated for each annual ring as the ratio:

$$I r_i = R w_i / R w_i^* \tag{4}$$

where $R w_i$ is the ring width i and $R w_i^*$ is the modelled width.

Indices of mean radial growth were calculated per tree to identify environmental controls in silver fir growth. The mean radial growth index per tree was calculated using the mean of annual indices $I r_i$ for three periods of increasing length: 1976–2000, 1951–2000 and 1901–2000, in order to be representative of both values of variables measured in 2002–03 and tree life span.

To identify whether the environmental effects on silver fir growth were stable during the 20th century, the mean growth for the last 25 years (1976–2000) was compared with the mean growth of the period 1926–50. This time period was chosen because it precedes the increasing anthropogenic changes (warming, acidification, eutrophication) reported in north-eastern France from 1950 onward (Thimonier et al., 1994; Dambrine et al., 1995) and also allowed the selection of a large number of trees.

Analysis of silver fir radial growth variability

To identify the principal factors that determine the mean radial growth of silver fir on the study plots, the radial growth index calculated for each tree for the last 25, 50 and 100 years ($I r_{1976-2000}$, $I r_{1951-2000}$ and $I r_{1901-2000}$, respectively) was related to the ecological variables. The relationships were first analysed graphically and then modelled by linear regression using mixed-effects models.

Table 4 Reference curves used to model *A. alba* ring widths (Rw) according to ring cambial age (RA) for three age classes, 50–100, 100–150 and 150–250 years in 2000

Age class	Total n° of trees	Total n° of rings	Reference curves
50–100	119	9,656	$Rw = 3.468 - 0.015 * RA + 0.718 10^{-4} * (RA^2)$
100–150	261	29,696	$Rw = 3.307 - 0.022 * RA + 0.794 10^{-4} * (RA^2)$
150–250	49	8,420	$Rw = 2.125 - 0.005 * RA + 4.498 10^{-7} * (RA^2)$
	429	47,772	

This type of modelling allows the decomposition of the total variability into between-plot and within-plot components:

$$y_{ij} = a + bX_i + \alpha_i + \varepsilon_{ij} \quad (5)$$

where i, j correspond, respectively, to the plot ($i = 1 \dots I$) and the tree ($j = 1 \dots J$), y_{ij} is the radial index to be explained, X_i is the fixed effects vector (environmental variables), a represents the intercept, b is the vector of fixed-effect parameters, α_i represents a random (unexplained) plot effect and ε_{ij} is the residual tree within-plot effect. The term bX_i represents the variation of y_{ij} explained by the site environmental variables and the sum $\{\alpha_i + \varepsilon_{ij}\}$ is the unexplained variation, therefore formally decomposed into two parts, ε_{ij} , which represents within-plot tree variability, and α_i , which describes between-plot variability. So, α_i will be called the 'plot' effect. Only the between-plot variation can be explained by plot-level environmental variables and so between-plot variance was used as reference to calculate the R^2 of the adjusted models. To be included in the models, the environmental and stand variables (fixed effects) had to have a significant effect at the 5% level.

Analysis of the stability of ecological effects over time

A comparison of mean radial growth between the beginning and the end of the 20th century is required in order to assess the stability of ecological effects on growth. Two causes can be sought to explain a difference shown by the use of the entire data set. (1) An age effect: at the beginning of the century, rings are formed in young trees, whereas at the end of the century, rings are formed in old trees. If the tree's nutritional or climatic requirements change during a tree's lifetime, then it is normal that the models differ. (2) A period effect: global warming, soil acidification and nitrogen supplies altered the environmental conditions during the 20th century. Therefore, the factors limiting growth may differ between the beginning and end of the 20th century.

In order to select one of these two putative causes, it is necessary to distinguish the 'age' effect from the 'period' effect by comparing rings formed at the same period but at different ages, or rings formed at different periods but at the same age. Two generations of silver fir were individualized among the 429 cored trees to separate both effects: the 98 young silver firs aged 75 to 100 in 2000, and the 59 old silver firs aged 125 to 150 in 2000. The rings series of these two generations, formed during the periods 1926–50 and 1976–2000, respectively, allowed the creation of four subsets with: (1) rings aged 0–50 in 1950 with

young silver firs in 2000; (2) rings aged 50–100 in 1950 with old silver firs; (3) rings aged 50–100 in 2000 with young silver firs; and (4) rings aged 100–150 in 2000 with old silver firs. Comparison of subsets (2) and (3) allowed testing of the 'period' effect and comparison of subsets (1) and (2) or (3) and (4) allowed testing of the 'age' effect.

RESULTS

Variability in the radial growth of silver fir corrected for the age effect is large at the ring level, and decreases substantially when mean radial growth is considered at the tree level, and even more so at the plot level. The distribution of the radial growth indices for these three levels is indicated in Fig. 2. The standard deviation of the radial index is close to 80% for rings, essentially reflecting interannual variability of tree growth, which is linked to inter-annual variability of climatic conditions. The variability of the mean index of trees, close to 52%, is clearly greater than that of the mean index calculated for plots using three cored trees (standard deviation = 41%).

Analysis of variance of mean tree radial growth

The random analysis of variance (ANOVA) model, where the radial growth index of silver fir for the period 1976–2000 ($Ir_{1976-2000}$) is modelled as a function of the plot factor (as a random effect), shows that between-plot variance represents 24.7% of the total variation of tree radial growth index and tree within-plot variance represents 75.3%. This within-plot variability (genetic, tree microenvironment, between-tree differences in competitive status or social rank) was not taken into account, since our plot environmental variables cannot explain it. We are seeking to explain between-plot variability related to exogenous factors (climate, nutrition, stand composition) in terms of the ecological variables characterizing the different sites.

Effects of competition and environment during the period 1976–2000

The mean radial growth of silver fir for the period 1976–2000 is correlated with both competition and site variables (Table 5). The model explains 48.6% of between-plot variance. The stand has a twofold effect on radial growth of silver fir: a biomass effect represented by the spacing index s_D and a composition effect revealed by the significant correlation between growth and the number of dominant Norway spruces in the stand. An increase in s_D , reflecting a greater spacing between dominant trees, leads

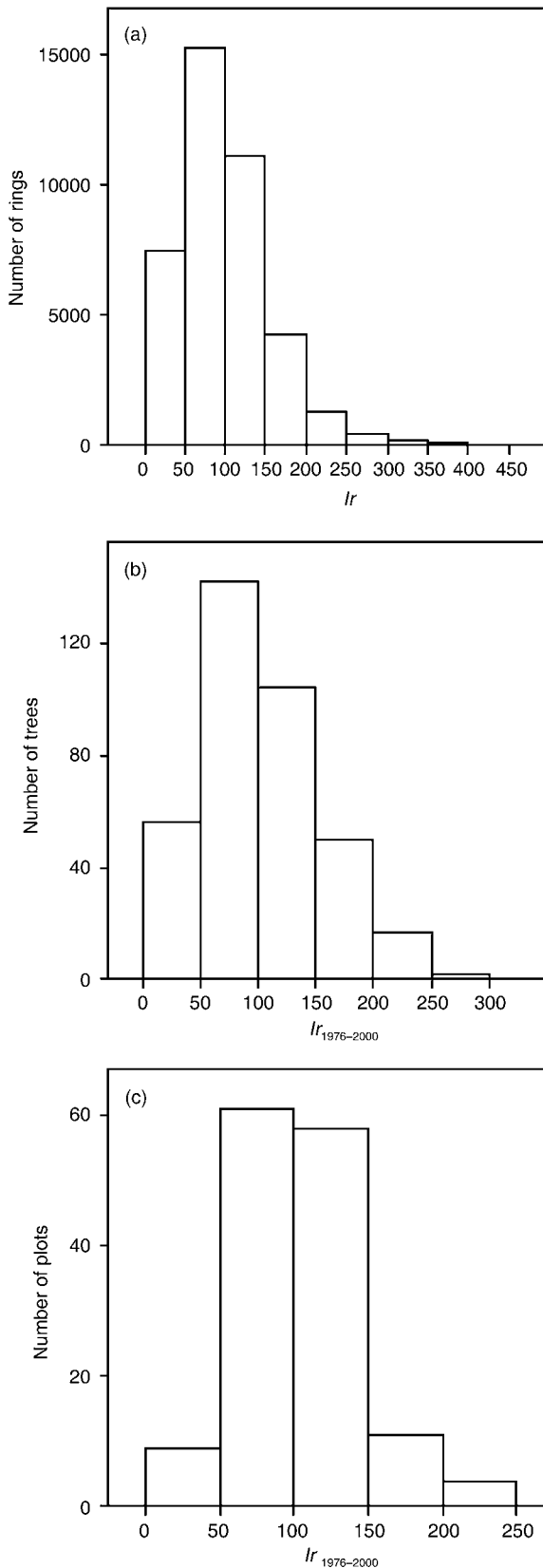


Figure 2 Distribution of radial index of silver fir (*Abies alba* Mill.) between 1976 and 2000, at the level of (a) rings, (b) trees and (c) plots. I_r , radial index for annual rings (%); $I_{r_{1976-2000}}$, mean radial index for the period 1976–2000 (%).

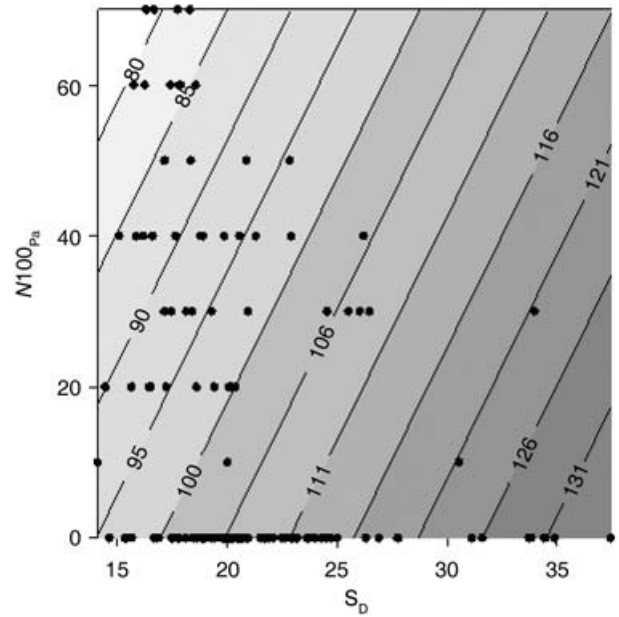


Figure 3 Prediction of the radial growth index of silver fir for the period 1976–2000. s_D , relative distance index between dominant trees; $N100_{pa}$, number of Norway spruces per hectare in the dominant stratum.

to an augmentation in mean radial growth of up to 35% (Fig. 3). An increase in the number of Norway spruces in the dominant stratum of the stand leads to a decrease in mean radial growth of silver fir, for a constant spacing index. Figure 3 shows these two types of links where, for mean values of the environmental variables, the radial index will be 100% for a level of competition equivalent to an s_D of 17%, for stands without *P. abies*. For this same value of s_D in an Aa-Pa mixed stand, a *P. abies* density of 40 dominant trees ha^{-1} will lead to a decrease in the predicted radial index, which will then be equal to 88%.

Climate showed a weakly significant positive correlation with radial growth of silver fir: an increase of 30% in mean radial growth occurs when switching from low (453 mm) to high (710 mm) annual PET. Annual, April or October PET show the same correlation with silver fir growth. No significant correlation was found with altitude or other climatic factors.

Mean radial growth of silver fir is strongly correlated with the two components of soil water reserves: available water storage capacity (WSC) and lateral inflow and outflow balance, defined by the concavity/convexity index (CU). Figure 4 illustrates these links in terms of radial index (Fig. 4a) and the corresponding mean annual ring width between 50 and 75 years (Fig. 4b), calculated from the reference curve for silver fir for the age class 50–100 years (Table 4). A difference of 2 mm in mean annual ring widths can be reached between sites with unfavourable water reserves (upslope, low WSC) and sites with favourable water reserves (downslope, high WSC). Correlation between growth and topography was greater than that with WSC. For a given WSC, all else being equal, mean annual ring width increased by 0.8 mm when changing from a flat (CU = 0) to a markedly

Table 5 Coefficients of three models adjusted for all plots ($n = 143$) explaining the variation in the radial growth index of silver fir for three periods: 1976–2000, 1951–2000 and 1901–2000. See Table 2 for abbreviations of the variables

Factor	Model variables	Coefficient		
		Period 1976–2000 $Ir_{1976-2000}$	Period 1951–2000 $Ir_{1951-2000}$	Period 1901–2000 $Ir_{1901-2000}$
Nutrition	Intercept	-50.88	-5.53	88.88
	C:N ratio			-0.97**
	$\ln(\text{Al}_{\text{B-Horizon}})$	-17.23***	-12.28***	-6.50**
Soil water	$\ln(\text{WSC})$	20.39***	20.39***	9.66***
	CU	-22.04**	-16.80*	-13.36**
Climatic Stand	PET	0.10*		
	S_D	1.75*	1.71**	
	$N_{100\text{pa}}$	-0.29*		-0.13*
R^2 (%)		48.60	35.51	44.01

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.0001$. R^2 = % of explained between-plot variation.

concave (CU = -1) terrain and by 1.6 mm when comparing convex to concave topography. When WSC increased from 50 to 150 mm, ring width increased by 0.6 mm year⁻¹ (Fig. 4b).

Exchangeable aluminium in the B-horizon had a marked negative effect on the growth of silver fir. The difference in mean increase in ring width was 1.7 mm (from 3.4 to 1.7 mm year⁻¹ in sites with unfavourable water reserves) between soil lacking exchangeable aluminium and more acid soil with abundant exchangeable aluminium (Fig. 4b). Phosphorus, exchangeable calcium, magnesium or potassium (for both A- and B-horizons) and nitrogen supply expressed as C:N ratio were not significantly correlated with the mean radial growth of silver fir for the period 1976–2000.

Effect of the environment during the 20th century

The variables that were significant for the period 1976–2000 remained so, except for the *P. abies* effect, when radial growth was examined over a 50-year period: 1951–2000 (Table 5). When the radial index was calculated for the century ($Ir_{1901-2000}$), covering most of the life of the trees, the nitrogen supply, represented by the C:N ratio, showed a significant correlation with radial growth. As the reference period was lengthened, all the coefficients of the variables diminished, owing to a decrease in variance. The standard deviations of the radial index were, respectively, 40%, 32% and 19% for the periods 1976–2000, 1951–2000, 1901–2000. For the three periods, the mean index was close to 100.

The radial growth of two generations of trees, at the beginning (1926–50) and end (1976–2000) of the 20th century, was modelled to understand whether the correlation of C:N ratio observed only at the beginning of the century was due to a lifelong variability in physiological requirements or to the effect of nitrogen supply. The results show a decrease in nutritional correlations and an increase in climatic correlations with radial growth during the life of the stand (Table 6). The link with PET is significant for trees over 100 years of age but not for those under 100.

For a comparable age class between 50 and 100 years, the correlation between growth and nitrogen supply, represented by the C:N ratio, was highly significant in the first half of the 20th century but not in the second (old tree model for 1926–50; young tree model for 1976–2000; Table 6). The correlation between C:N ratio and growth is confirmed for the first half of the 20th century for young trees (which were then aged 0–50 years). The lack of a significant link for the period 1976–2000 is confirmed for old trees aged 100–150 years at the time. The old tree model for the period 1926–50 (Table 6) and the reference curve adjusted to trees aged 125–150 years in 2000 (Table 4) allowed the calculation of a difference of 2.4 mm year⁻¹ in radial growth between sites with a C:N ratio of 15 (corresponding to an eumull humus form) and 25 (corresponding to a dysmoder humus form) for the period 1926–50. This effect of nitrogen supply has disappeared today. Figure 5 shows how the radial index changed over time, with C:N ratio, and highlights three periods during the century: (1) the first half, when radial growth differed between nitrogen-poor environments (C:N > 20) and those with a moderate or rich nitrogen supply (15 < C:N < 20 and C:N < 15, respectively); (2) 1946–75, when the differences between the curves decreased; and (3) from 1976 onwards, when the radial growth differences between poor and moderate or rich nitrogen-supply environments disappeared, highlighting an increasing growth trend over the last quarter of the 20th century.

DISCUSSION AND CONCLUSIONS

Effect of competition

The radial growth of trees is very sensitive to initial density and to density changes caused by forestry interventions such as thinning (Lanner, 1985). This phenomenon was confirmed for silver fir: as the competition index (s_D) increases, the space available for the growth of each tree increases, and so competition is less intense, leading to greater radial growth. Conversely, a low s_D value reflects less available space for the dominant trees and therefore intense competition and less radial growth. In addition to this

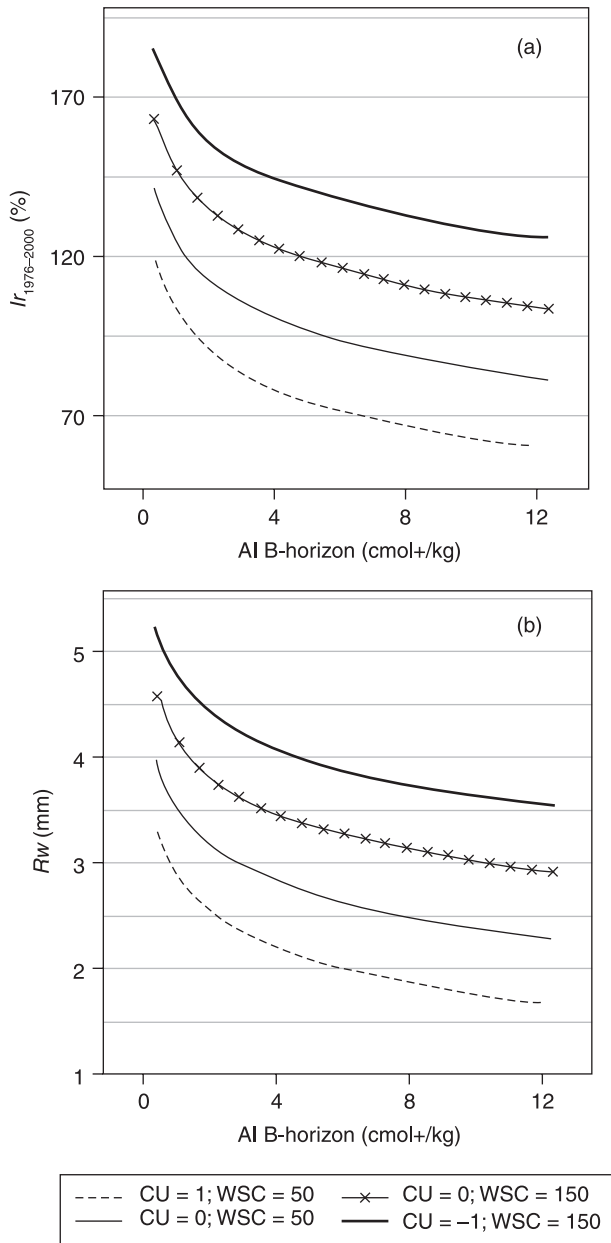


Figure 4 Change in mean radial growth of silver fir for the period 1976–2000 as a function of soil conditions: aluminium toxicity, available water storage capacity (WSC) and concavity/convexity index (CU). (a) $I_{r_{1976-2000}}$ (%), radial index; (b) R_w (mm), mean annual ring width. Two WSC values (50 mm and 150 mm) are combined with three topographical indices: marked convexity (CU = 1); equilibrium between water outflow and inflow (CU = 0); marked concavity (CU = -1). For the computations $N_{100_{Pa}}$ was fixed at zero and mean values of PET (588 mm) and s_D (35%) were used.

‘biomass’ effect, which is well known to foresters, there is also a negative effect of the number of Norway spruces in the dominant stratum on the radial growth of silver fir. This effect of stand composition reflects greater competition in mixed stands of silver fir and Norway spruce and therefore decreased radial growth of silver fir. It seems that Norway spruce as an accompanying

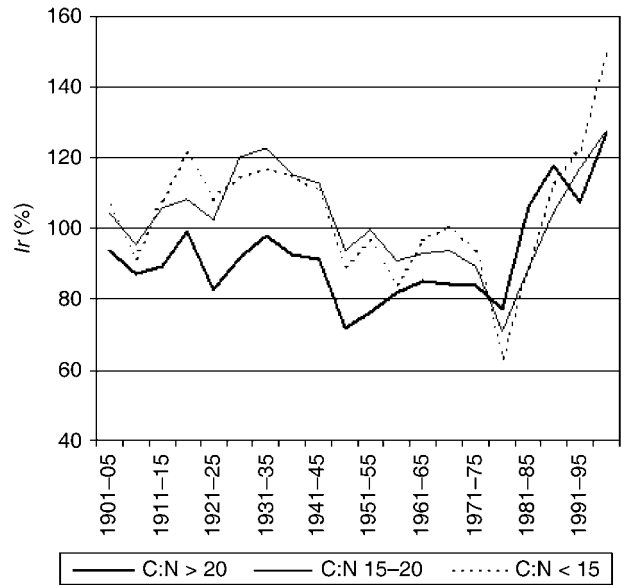


Figure 5 Time-dependent change in radial growth index (I_r) of silver fir for three ranges of C:N ratio.

species intensifies competition with silver fir more than silver fir itself or other coniferous or broad-leaved species. This effect of stand composition at constant stand biomass has not been analysed previously for radial growth of silver fir because most studies considered intraspecific competition, but was recently shown in other coniferous species (Canham, *et al.*, 2004). However, measured resource availability is directly taken into account in our study, limiting interference between competition and abiotic effects. Our results can therefore be extended to silver fir mixed stands in all the ecological conditions of the Vosges Mountains.

The effect of stand variables is not always significant over time, mainly because of forestry interventions; therefore the values measured today are not always representative of the true values during the life of the stand. In spite of this limitation, the measured variables revealed intra- and interspecific competition, which could be explored by complementary methods, using distance-dependent spatial competition analysis.

Effect of environment on the mean radial growth of silver fir

The high variability of mean radial growth explained by site factors is mainly related to the spatial variability in the availability of soil water, which is characterized in the environmental model by two local variables: WSC and topographical position, which conditions lateral run-off. WSC varies with horizon depth and texture, the depth to which roots can penetrate and the proportion of pebbles in the soil profile. Thus the deepest soils, with few pebbles and a silty texture, will have a high WSC available for tree growth. Conversely, shallow soils with a high pebble content and sandy in texture will show low WSC values, and so increases in radial growth will be smaller. This result confirms the primordial

Table 6 Coefficients of four models explaining the variation of radial growth index of silver fir at different periods and for different generations. See Table 2 for abbreviations of the variables

	Period	
	1976–2000	1926–1950
Generation	Young Trees 75 to 100 years in 2000 ($n = 98$)	
	-- CN - 17.47 $\ln(\text{Al}_{\text{B-Horizon}})^*$ -- PET -- CU 4.39 s_D^{**} -- PaN100 age of rings = 50–100 $R^2 = 0.61$ $\sigma = 26.00$	- 2.22 CN* -- $\ln(\text{Al}_{\text{B-Horizon}})$ -- PET -- CU -- s_D -- PaN100 age of rings = 0–50 $R^2 = 0.31$ $\sigma = 21.84$
	Old trees 125 to 150 years in 2000 ($n = 59$)	
	-- CN -- $\ln(\text{Al}_{\text{B-Horizon}})$ 0.34 PET** -- CU -- s_D -- PaN100 age of rings = 100–150 $R^2 = 0.63$ $\sigma = 32.76$	- 5.44 CN** -- $\ln(\text{Al}_{\text{B-Horizon}})$ -- PET -- CU -- s_D -- PaN100 age of rings = 50–100 $R^2 = 0.34$ $\sigma = 26.29$

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.0001$, --, n.s.; R^2 , percentage of explained between-plot variation; σ , between-plot standard deviation.

role of WSC in primary or secondary growth, already seen for pure stands of silver fir (Bert, 1993), other conifers (Lebourgeois *et al.*, 1997) and broad-leaved species (Bergès *et al.*, 2005). Topography plays a crucial role in radial growth patterns, depending on whether the topographical situation leads to a positive or a negative balance of water inflow and outflow (Bunn *et al.*, 2005). In the range of situations found in the Vosges Mountains, the gain in radial growth on passing from a topographical situation of inflow–outflow equilibrium (sloping environment) to a situation highly favourable to lateral run-off (lower slope and valley bottom) is greater than that of passing from moderate to very high WSC. The relevance of the topography attributes index, calculated from a DEM, to describe water supply conditions and therefore predict tree growth has been shown in other species (Bunn *et al.*, 2005). The joint analysis of the effects of WSC and topographical position on soil water supply carried out in our study has enabled us to precisely quantify their respective effects on radial growth of silver fir in the context of mixed stands. A rise in temperature and in winter and spring rainfall has occurred in north-eastern France, mainly since the 1980s (Lebourgeois *et al.*, 2001; Pfister *et al.*, 2004). The general improvement in soil water supply due to the increase in rainfall probably explains part of the increasing growth of silver fir during the two last decades of the century.

Joint analysis of nutritional and water factors has shown that, apart from the availability of soil water, aluminium toxicity plays a large part in the radial growth of silver fir. In the range of nutritional situations in the Vosges Mountains, an increase of over 60% in radial index can be expected simply through a reduction in the exchangeable aluminium of the B-horizon of the soil. The high significance of the logarithmic transformation of this variable reflects the sensitivity of silver fir to aluminium toxicity, even at low levels. The same observation has been made experimentally

for silver fir seedlings: these are more sensitive to aluminium than Scots pine or Norway spruce (Sverdrup & Warfvinge, 1993). This result can therefore be extended to pure and mixed stands of adult silver fir in natural conditions.

No relationship was found between the radial growth of silver fir and the availability of exchangeable phosphorus and cations (Ca, Mg, K). Although silver fir is considered to be insensitive to soil mineral content, a study in the Vosges (Landmann *et al.*, 1987) has described relationships between mineral richness of the soil, mineral content of needles and tree vigour (assessed visually at the crown), underscoring possible problems with the magnesium supply. No subsequent studies have reported a relationship between radial growth and mineral content, evaluated from floristic composition in the Vosges (Becker, 1987) or by soil classification in the Jura (Bert, 1993). Our results support the conclusion that the radial growth of silver fir in pure or mixed (with coniferous and deciduous species) stands is not determined by the site's level of exchangeable bases, and this applies for the whole altitude range of silver fir forests in the Vosges Mountains.

Changes in environmental effects during the life of the stand and over time

The nutritional and water requirements of silver fir revealed by the 1976–2000 model do not seem to be stable over time. This model explains the intersite variability of the radial index over the last 25 years for adult silver firs. When the radial index is calculated for the whole century, encompassing a large part of the life of the trees, the effect of nitrogen supply becomes significant. Climatic factors were more significant in the last 25 years of the century, which can be explained by climatic changes: the marked rise in temperature over the last quarter of the century (Moisselin

et al., 2002) can lead to a greater sensitivity to climate, as shown in other countries (Barber *et al.*, 2000).

To clarify changing environmental effects during the life of the stand, the radial index was modelled over a 25-year period ($Ir_{1976-2000}$) for a data subset of young trees and a second subset of older trees. A partial explanation of the results suggests that radial growth is conditioned by nutritional effects during the first stage of life and by climatic effects (linked to temperature) in later life. Studies of the relationship between environment and radial growth in stands of *P. abies*, *A. alba* and *Pinus nigra* (Austrian pine) (Becker, 1987; Lebourgeois *et al.*, 1997) have suggested that site fertility is essentially expressed at the beginning of the stand's life and then decreases gradually. Likewise, Dambrine *et al.* (1991) show that with stand ageing, root uptake from the soil decreases as a consequence of internal transfers, which can account for up to 50% of the mineral mass of annual increase (needles and wood combined). This could, in part, explain the age-related decrease we observed in nutritional effects.

In the absence of historical records of soil chemical variables, past growth trends must be interpreted in the light of present measured variables. The estimation of the true values of soil variables improves in accuracy when the period of measures is closer to the growth period studied, i.e. recent, because of random variations of ecological variables with time. Thus a constant real effect of soil variables during the life of a tree must appear stronger if it is correlated with recent growth than with earlier growth. The significant correlation between current C:N and growth during the period 1926–50 and the absence of correlation for the same age class during the period 1976–2000 can be interpreted as a strong change in nitrogen effect on tree growth during the 20th century. The effect of the C:N ratio during the first part of the 20th century seems to indicate that nitrogen supply was a limiting factor for radial growth until the 1970s and that a phenomenon of saturation (*sensu* Aber *et al.*, 1989) may then have eliminated the growth-limiting effect of nitrogen. Nitrogen is known as a growth-limiting factor in the temperate forests of northern Europe (Vitousek & Howarth, 1991; Seynave *et al.*, 2005). Deposition of atmospheric nitrogen during the last decades has increased soil nitrogen supply in European temperate ecosystems and in north-eastern France (Thimonier *et al.*, 1994; Dambrine *et al.*, 1995; Galloway *et al.*, 1995). Some authors have suggested that nitrogen deposition should lead to nitrogen saturation of forest ecosystems (Aber *et al.*, 1989; Kuylenskierna *et al.*, 1998). Experiments of repeated additions of nitrogen have shown an initially positive effect on trees biomass, then a stabilization when the saturation phenomenon occurred and finally a decrease in production for the highest nitrogen levels (Nohrstedt, 2001; Magill *et al.*, 2004; Hogberg *et al.*, 2006). An increase in nitrogen leaching occurs when saturation is reached. Recently, nitrate leaching has been observed for forest floors with high C:N values (Gundersen *et al.*, 1998a) and for old Norway spruce stands in acidic contexts in the Vosges Mountains (Jussy *et al.*, 2004). These results and our study lead us to suppose that silver fir forests in the Vosges Mountains experienced nitrogen saturation due to high nitrogen deposition, which was responsible for the disappearance of nitrogen control on silver fir growth.

Experiments have shown a decrease in root respiration, mycorrhizae and biomass in nitrogen-saturated sites as compared with controls (Gundersen *et al.*, 1998b; Bowden *et al.*, 2004), which can lead to a higher sensitivity to drought events (Aber *et al.*, 1989). The link between the effects of climate and nitrogen nutrition on tree growth was observed for conifers in a context of short-term reaction to fertilization (Linder *et al.*, 1987). This higher sensitivity of trees to drought in nitrogen-saturated conditions could explain the greater drop of silver fir growth in the Vosges ecosystems with the best nitrogen supply, as measured by C:N ratio, for the 1976 drought period as compared with that of 1948.

Ecosystem acidification by throughfall is another consequence of long-term environmental pollution (Ulrich *et al.*, 1980; van Breemen *et al.*, 1982). The decline in silver fir in the Vosges Mountains in the 1980s has been linked to acidification and climate stress (Landmann *et al.*, 1987; Dambrine *et al.*, 1998). We can hypothesize that acidification, which leads to an increase in exchangeable aluminium and a loss in exchangeable calcium and magnesium in soils, is responsible for the greater importance of aluminium on variation in growth at the end of the 20th century as compared to its first half.

The powerful data set acquired for this work allowed us to determine the ecological controls on growth of silver fir in the Vosges Mountains, and particularly the shifting weight of environmental impacts over the last century. Nitrogen limitation seems to have yielded its place to soil aluminium toxicity and climatic factors as controls of growth. This result, which highlights a shift in environmental control of the long-term growth of natural/old growth forests, represents an important contribution to the understanding of long-term trends in forest growth.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors wish to thank Christian Piedallu for his SIG contribution, Daniel Rittié and Sebastien Davillé for their much appreciated field and laboratory support, as well as José Paruelo, David Currie and two anonymous referees for their helpful comments.

REFERENCES

- Aber, J.D., Nadelhoffer, K.J., Steudler, P. & Melillo, J.M. (1989) Nitrogen saturation in northern forest ecosystems. *BioScience*, **39**, 378–386.
- Baize, D. & Jabiol, B. (1995) *Guide pour la description des sols*. INRA, Paris.
- Barber, V.A., Juday, G.P. & Finney, B.P. (2000) Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress. *Nature*, **405**, 668–673.
- Becker, M. (1987) Bilan de santé actuel et rétrospectif du sapin (*Abies alba* Mill.) dans les Vosges. Etude écologique et dendrochronologique. *Annales des Sciences Forestières*, **44**, 379–402.
- Becker, M. (1989) The role of climate on present and past vitality of silver fir forests in the Vosges Mountains of northeastern France. *Canadian Journal of Forest Research*, **19**, 1110–1117.

- Benichou, P. & Le Breton, O. (1987) Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques. *La Météorologie*, **7**, 23–34.
- Bergès, L., Chevalier, R., Dumas, Y., Franc, A. & Gilbert, J.-M. (2005) Sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) site index variations in relation to climate, topography and soil in even-aged high-forest stands in northern France. *Annals of Forest Science*, **62**, 391–402.
- Bert, G.D. (1993) Impact of ecological factors, climatic stresses, and pollution on growth and health of silver fir (*Abies alba* Mill.) in the Jura mountains: an ecological and dendrochronological study. *Acta Oecologica*, **14**, 229–246.
- Bossuat, H. (1990) *Ebauche d'un modèle de croissance de l'Épicéa commun à partir de données expérimentales*. Rapport de DEA. ENGREF, Nancy.
- Bowden, R.D., Davidson, E., Savage, K., Arabia, C. & Steudler, P. (2004) Chronic nitrogen additions reduce total soil respiration and microbial respiration in temperate forest soils at the Harvard Forest. *Forest Ecology and Management*, **196**, 43–56.
- Brêthes, A., Brun, J.J., Jabiol, B., Ponge, J.F. & Toutain, F. (1995) Classification of forest humus forms: a French proposal. *Annals of Forest Science*, **52**, 535–546.
- Bunn, A.G., Waggoner, L.A. & Graumlich, L.J. (2005) Topographic mediation of growth in high elevation foxtail pine (*Pinus balfouriana* Grev. et Balf.) forests in the Sierra Nevada, USA. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 103–114.
- Canham, C.D., LePage, P.T. & Coates, K.D. (2004) A neighborhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding. *Canadian Journal of Forest Research*, **34**, 787.
- Dambrine, E., Le Goaster, S. & Ranger, J. (1991) Croissance et nutrition minérale d'un peuplement d'épicéa sur sol pauvre. II Prélèvement racinaire et translocation d'éléments minéraux au cours de la croissance. *Acta Oecologica*, **12**, 791–808.
- Dambrine, E., Ulrich, E., Cénac, N., Durand, P., Gauquelin, T., Mirabel, P., Nys, C., Probst, A., Ranger, J. & Zéphoris, M. (1995) Atmospheric deposition in France and possible relation with forest decline. *Forest decline and atmospheric deposition effects in the French mountains* (ed. by G. Landmann and M. Bonneau), pp. 177–200. Springer, Berlin.
- Dambrine, E., Pollier, B., Poszwa, A., Ranger, J., Probst, A., Viville, D., Biron, P. & Granier, A. (1998) Evidence of current soil acidification in spruce stands in the Vosges mountains, north-eastern France. *Water, Air, and Soil Pollution*, **105**, 43–52.
- Desplanque, C., Rolland, C. & Michalet, R. (1998) Dendroecological comparison of silver fir (*Abies alba*) and Norway spruce (*Picea abies*) in an alpine valley in France. *Canadian Journal of Forest Research*, **28**, 737–748.
- Duchauffour, P. & Bonneau, M. (1959) Une méthode nouvelle de dosage du phosphore assimilable dans les sols forestiers. *Bulletin de l'Association Française pour l'Étude du Sol*, **4**, 193–198.
- Ellenberg, H. (1988) *Vegetation ecology of Central Europe*, 4th edn. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fritts, H.C. (1976) *Tree-rings and climate*. Academic Press Inc., London.
- Galloway, J.N., Schlesinger, W.H., Levy, H., Michaels, A. & Schnoor, J.L. (1995) Nitrogen-fixation — anthropogenic enhancement-environmental response. *Global Biogeochemical Cycles*, **9**, 235–252.
- Gundersen, P., Callesen, I. & de Vries, W. (1998a) Nitrate leaching in forest ecosystems is related to forest floor C/N ratios. *Environmental Pollution*, **102**, 403–407.
- Gundersen, P., Emmett, B.A., Kjonaas, O.J., Koopmans, C.J. & Tietema, A. (1998b) Impact of nitrogen deposition on nitrogen cycling in forests: a synthesis of NITREX data. *Forest Ecology and Management*, **101**, 37–55.
- Hogberg, P., Fan, H.B., Quist, M., Binkley, D. & Tamm, C.O. (2006) Tree growth and soil acidification in response to 30 years of experimental nitrogen loading on boreal forest. *Global Change Biology*, **12**, 489–499.
- Huntley, B., Berry, P.M., Cramer, W. & McDonald, A.P. (1995) Modelling present and potential future ranges of some European higher plants using climate response surfaces. *Journal of Biogeography*, **22**, 967–1001.
- Jussy, J.H., Colin-Belgrand, M., Dambrine, E., Ranger, J., Zeller, B. & Bienaime, S. (2004) N deposition, N transformation and N leaching in acid forest soils. *Biogeochemistry*, **69**, 241–262.
- Kuylenstierna, J.C.I., Hicks, W.K., Cinderby, S. & Cambridge, H. (1998) Critical loads for nitrogen deposition and their exceedance at European scale. *Environmental Pollution*, **102**, 591–598.
- Landmann, G., Bonneau, M. & Adrian, M. (1987) Le dépérissement du sapin pectiné et de l'épicéa commun dans le massif vosgien. Est-il en relation avec l'état nutritionnel des peuplements? *Revue Forestière Française*, **39**, 5–11.
- Lanner, R. M. (1985) On the insensitivity of height growth to spacing. *Forest Ecology and Management*, **13**, 143–148.
- Lebourgeois, F., Levy, G., Becker, M. & Lefevre, Y. (1997) Effects of mineral nutrition and soil water conditions on radial growth of Corsican pine in western France. *Annales des Sciences Forestières*, **54**, 279–300.
- Lebourgeois, F., Granier, A. & Breda, N. (2001) An analysis of regional climate change in France between 1956 and 1997. *Annals of Forest Science*, **58**, 733–754.
- Linder, S., Benson, M.L., Myers, B.J. & Raison, R.J. (1987) Canopy dynamics and growth of *Pinus radiata*. I. Effects of irrigation and fertilization during a drought. *Canadian Journal of Forest Research*, **17**, 1157–1165.
- Loehle, C. (2003) Competitive displacement of trees in response to environmental change or introduction of exotics. *Environmental Management*, **32**, 106–115.
- Magill, A.H., Aber, J.D., Currie, W.S., Nadelhoffer, K.J., Martin, M.E., McDowell, W.H., Melillo, J.M. & Steudler, P. (2004) Ecosystem response to 15 years of chronic nitrogen additions at the Harvard Forest LTER, Massachusetts, USA. *Forest Ecology and Management*, **196**, 7–28.
- Moisselin, J.M., Schneider, M., Canellas, C. & Mestre, O. (2002) Les changements climatiques en France au XXe siècle. *La Météorologie*, **38**, 45–56.
- Nohrstedt, H.O. (2001) Response of coniferous forest ecosystems on mineral soils to nutrient additions: a review of Swedish

- experiences. *Scandinavian Journal of Forest Research*, **16**, 555–573.
- Pfister, L., Drogue, G., El Idrissi, A., Iffly, J.F., Poirier, C. & Hoffmann, L. (2004) Spatial variability of trends in the rainfall-runoff relationship: a mesoscale study in the Mosel basin. *Climatic Change*, **66**, 67–87.
- Pinto, P.E. & Gégout, J.-C. (2005) Assessing the nutritional and climatic response of temperate tree species in the Vosges Mountains. *Annals of Forest Sciences*, **62**, 761–770.
- Plauborg, K.U. (2004) Analysis of radial growth responses to changes in stand density for four tree species. *Forest Ecology and Management*, **183**, 65–75.
- Reineke, L.H. (1933) Perfecting a stand-density index for even-aged forest. *Journal of Agricultural Research*, **46**, 627–638.
- Seynave, I., Gégout, J.-C., Hervé, J.-C., Dhôte, J.-F., Drapier, J., Bruno, E. & Dumé, G. (2005). *Picea abies* site index prediction by environmental factors and understorey vegetation: a two-scale approach based on survey databases. *Canadian Journal of Forest Research*, **35**, 1669–1678.
- Spiecker, H., Mielikäinen, K., Köhl, K. & Skovsgaard, J.P. (1996) *Growth trends in European forests*. Springer, Berlin.
- Stockes, M.A. & Smiley, T.L. (1968) *An introduction to tree-ring dating*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Sverdrup, H. & Warfvinge, P. (1993) *The effect of soil acidification on the growth of trees, grass and herbs as expressed by the (Ca+Mg+K)/Al ratio*. Lund University, Department of Chemical Engineering, Lund.
- Tardif, J., Camarero, J.J., Ribas, M. & Gutiérrez, E. (2003) Spatio-temporal variability in tree growth in the central Pyrenees: climatic and site influences. *Ecological Monographs*, **73**, 241–257.
- Thimonier, A., Dupouey, J.L., Bost, F. & Becker, M. (1994) Simultaneous eutrophication and acidification of a forest ecosystem in north-east France. *New Phytologist*, **126**, 533–539.
- Turc, L. (1961) Evaluation des besoins en eau d'irrigation. Evapotranspiration potentielle. *Annales Agronomiques*, **12**, 13–49.
- Ulrich, B., Mayer, R. & Khanna, P.K. (1980) Chemical changes due to acid precipitation in a loess-derived soil in central Europe. *Soil Science*, **130**, 193–199.
- van Breemen, N., Burrough, P.A., Velthorst, E.J., van Dobben, H.F., de Wit, T., Ridder, T.B. & Reijnders, H.F.R. (1982) Soil acidification from atmospheric ammonium sulphate in forest canopy throughfall. *Nature*, **299**, 548–550.
- Vitousek, P.M. & Howarth, R.W. (1991) Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur? *Biogeochemistry*, **13**, 87–115.
- WMO (2002) *WMO statement on the status of the global climate in 2002*. WMO Press Release No 684. WMO, Geneva.

BIOSKETCHES

Paulina E. Pinto is an ecologist interested in modelling tree species–environment relationships. She mainly investigates whether tree species growth, either in pure or mixed-forest, reveals patterns of ecological response to competition, edaphic and climatic factors.

Jean-Claude Gégout, Professor of forest ecology in AgroParisTech, is an ecologist whose research interests include forest plant ecology and sociology, as well as geographical information systems. He is the main author of the French forest phytoecological data base EcoPlant.

Jean-Christophe Hervé is a biometrician whose research interests include growth modelling and long-term changes in stand productivity. He is the Technical Director of the French Forest Inventory.

Jean-François Dhôte is the author of FAGACEE, a growth model simulator adapted to temperate beech forests.

Editor: José Paruelo

CHAPITRE 5

DISCUSSION GENERALE

CHAPITRE 5 : DISCUSSION

1. INTRODUCTION

2. RELATION ENTRE LA CROISSANCE EN HAUTEUR ET LA CROISSANCE EN DIAMETRE DU SAPIN

2.1. Analyse de la variabilité inter-placettes de l'indice de fertilité et de l'indice radial

2.2. Analyse des facteurs qui déterminent respectivement l'indice de fertilité et l'indice radial

3. LA NICHE DU SAPIN

3.1. La niche en France

3.2. La niche dans les Vosges

4. RELATION ENTRE PROBABILITE DE PRESENCE ET CROISSANCE DU SAPIN

1. Introduction

La distribution du sapin dans le massif Vosgien a été examinée conjointement à celles des principales autres essences du massif afin de clarifier la place de chacune par rapport aux principaux facteurs écologiques qui régissent la composition dendrologique des peuplements du massif Vosgien (chapitre 2). Le sapin présente une préférence marquée, précisée dans ce travail, pour les bilans hydriques favorables de fin de printemps alors que sa fréquence reste abondante quelles que soient les conditions nutritionnelles. A basse altitude, sa niche écologique recouvre celle du pin sylvestre dans les milieux acides, celle du charme dans les milieux riches chimiquement et celle du chêne sessile dans tous les niveaux trophiques. A altitude élevée, il se retrouve en compétition avec l'épicéa dans les milieux acides et l'érable sycomore dans les milieux à fort niveau trophique. Le hêtre peut être trouvé dans tous les milieux favorables au sapin. Cependant, si le positionnement écologique du sapin est précisé par rapport aux facteurs importants pour toutes les essences du massif, il n'est pas évident que ce soit ces facteurs qui soient les plus déterminants pour expliquer la distribution du sapin seul. Il est également possible que l'échelle d'étude, le massif vosgien, très réduite par rapport à l'aire de répartition de l'essence, soient un peu limitée pour étudier la niche écologique de l'espèce.

Les principaux résultats du déterminisme de la croissance en hauteur, étudié dans le chapitre 3, montrent un effet climatique marqué avec des facteurs corrélés à l'altitude et à l'exposition. L'effet des conditions trophiques, non mis en évidence jusqu'à maintenant sur le sapin au stade adulte, est cohérent avec l'effet de la nutrition minérale sur les espèces végétales : une bonne nutrition azotée a un effet positif sur la croissance en hauteur, l'aluminium et les protons montrent un effet négatif. Contrairement à d'autres essences conifères (e.g. Wang & Klinka, 1997) comme feuillues (e.g. Chen et al., 1998; Bergès et al., 2005), la variation de la teneur en potassium, phosphore, calcium ou magnésium ne semble pas affecter la croissance en hauteur du sapin. Des essais de fertilisation en Mg en plantation de *Abies alba* n'ont pas montré d'effet significatif sur la croissance en hauteur (Bonneau et al., 1995). Enfin, l'effet d'interaction du sapin avec d'autres essences en peuplements mélangés, jamais étudié auparavant, n'est pas homogène : la réponse de la hauteur du sapin aux autres essences peut être positive (épicéa) ou négative (feuillus). Par rapport à la croissance en hauteur, la croissance radiale semble montrer une réaction faible aux facteurs climatiques et importante aux conditions édaphiques que celles-ci soient hydriques ou nutritionnelles.

La différence apparente d'effet des variables sur la probabilité de présence ou la croissance du sapin ouvre la voie à deux types de questions :

- Les facteurs qui conditionnent la croissance en hauteur (primaire) du sapin sont-ils les mêmes que ceux qui conditionnent sa croissance en diamètre (secondaire) ? La réponse à cette question pourrait conduire à une meilleure compréhension des facteurs qui déterminent le volume, la taille des arbres (déterminés par la hauteur et le diamètre) et sur ceux qui déterminent leur forme (conditionnée par le rapport entre hauteur et diamètre). L'hypothèse de base à tester est que les facteurs responsables de la croissance en hauteur sont les mêmes que ceux responsables de la croissance radiale.
- Les facteurs écologiques les plus favorables à la présence du sapin sont-ils ceux qui conditionnent sa croissance ? Cette question permet d'explorer le déterminisme de la distribution des espèces en cherchant à savoir si une meilleure productivité donne un avantage compétitif aux espèces en augmentant leur taux de survie à long terme dans les milieux qui sont favorables à leur croissance.

La relation entre croissance radiale et croissance en hauteur sera traitée dans une première partie. Les données et les résultats utilisés seront ceux des chapitres 3 et 4, c'est-à-dire les 143 placettes réalisées dans le cadre de cette thèse dans lesquelles ont été relevées le climat et le niveau trophique. Cette partie conduira à aborder la première des deux questions étudiées dans cette discussion.

L'approfondissement de la niche du sapin sera ensuite abordé afin de compléter les informations recueillies dans le chapitre 2 sur le comportement du sapin étudié par rapport à celui des autres essences présentes dans le massif. 2995 relevés issus de la base EcoPlant (Gégout et al., 2005) avec à la fois la présence du sapin et la valeur des variables écologiques et édaphiques seront utilisés pour approfondir la niche de cette essence à l'échelle de la France. L'extrait des 510 relevés disponibles sur les Vosges, sera utilisé pour préciser la niche dans les Vosges. Les modèles seront validés avec 9164 placettes (472 dans les Vosges) issues de la base de données Sophy possédant seulement des données floristiques et climatiques. Pour ces placettes de validation, la valeur des variables édaphiques sera estimée à partir des valeurs indicatrices d'EcoPlant (Gégout et al.).

La relation entre la croissance et la niche du sapin dans le massif vosgien sera traitée dans une troisième et dernière partie. Elle utilisera les 325 placettes utilisées dans le chapitre 2, et les 143 placettes réalisées dans le cadre de cette thèse qui sont toutes caractérisées par des

analyses de sol complètes réalisées en laboratoire. Pour chacune de ces placettes, les variables du milieu permettront de calculer à la fois la probabilité de présence des espèces et leur capacité de croissance caractérisée par l'indice de fertilité. Cette partie conduira à aborder la seconde des deux questions étudiées dans cette discussion.

2. Relation entre la croissance en hauteur et la croissance en diamètre du sapin

L'indice de fertilité du sapin à 100 ans (IF) qui représente la croissance en hauteur au cours de la vie du peuplement a été mis en relation avec l'indice radial (Ir) calculé à partir des cernes formés entre 1901 et 2000 ($Ir_{1901-2000}$) et 1976 et 2000 ($Ir_{1976-2000}$). Dans l'objectif de confronter les modèles prédictifs de l'indice de fertilité et de l'indice radial, les coefficients associés aux variables indépendantes de chaque modèle ont été complètement standardisés selon la formule suivante :

$$c\text{-st}_i = c_i * \sigma_i / \sigma_y \quad (\text{Eq.1})$$

Où, $c\text{-st}_i$ est le coefficient standardisé de la variable i , c_i est le coefficient associé à la variable indépendante i (variables environnementales), σ_i est l'écart-type de la variable i et σ_y est l'écart-type de la variable dépendante y (IF ou Ir). Ceci permet d'obtenir des coefficients sans unité où la variation d'un écart-type de la variable i implique la variation de nombre d'écart-type de y égal à la valeur du coefficient standardisé. Ces coefficients permettent donc de comparer le poids relatif des variables explicatives au sein d'un modèle et entre modèles différents.

Pour ne tenir compte que des facteurs du milieu ayant un effet significatif sur la croissance, les valeurs modélisées de l'indice de fertilité ont d'autre part été mises en relation avec les valeurs modélisées de l'indice radial. Ces relations sont établies avec les 371 arbres ayant été utilisés pour le calcul des indices de croissance en hauteur et radiale.

2.1 Analyse de la variabilité inter-placettes de l'IF et l'Ir

L'indice de fertilité estimé par arbre à partir du couple hauteur-âge des trois arbres dominants, est caractérisé par une variabilité intra-placette plus faible que celle de l'indice radial moyen (calculé sur les mêmes arbres dominants). Une analyse de variance sur la hauteur des arbres dominants à 100 ans, montre en effet que la variabilité intra-placette représente 21% de la variance totale (intra- plus inter-placette), alors que la variabilité intra-placette de l'indice radial

calculé sur les cernes formés entre 1901 et 2000 est égale à 76%. Cette forte variabilité intra-placette doit être mise en regard de la faible capacité des variables écologiques à expliquer l'indice radial : les variables écologiques expliquent moins de 50 % de l'indice radial alors que le milieu seul explique 64% de la variabilité totale de l'indice de fertilité. La forte sensibilité de l'IF aux conditions de milieu est connue : c'est sur elle que repose la loi de Eichhorn (Pardé & Bouchon, 1988) liant IF et production d'un peuplement. Cette forte sensibilité doit être à l'origine d'une relativement forte homogénéité de la hauteur des arbres dominants au sein des peuplements. La faible sensibilité de l'indice radial (Ir) aux conditions de milieu associée à sa forte variabilité intra-placette semble indiquer que les facteurs non pris en compte dans les modèles agissent à la fois à l'échelle intra-placette (métrique) et à l'échelle inter-placette. Ces facteurs doivent en outre agir relativement faiblement sur la hauteur.

La compétition subie par les arbres mesurés au cours de leur vie est certainement le facteur explicatif le plus cohérent et connu qui agit fortement à ces deux échelles. L'effet de la compétition sur la croissance en diamètre est connu depuis longtemps. Il est même à la base de l'opération sylvicole d'éclaircie qui conduit à enlever des compétiteurs pour augmenter la croissance en diamètre des arbres sélectionnés. L'inclusion dans les modèles d'indicateurs de la compétition actuelle, n'a pas permis de réduire beaucoup cette variabilité. C'est sans doute lié au fait que : (i) les phénomènes de différenciation sociale sont prépondérants ; (ii) les mesures actuelles ne reflètent qu'imparfaitement l'histoire de la compétition.

Les différences génétiques entre arbres pourraient être une autre explication de la forte variabilité non expliquée. Pour que cette explication soit plausible, il faudrait que les différences génétiques affectent plus la croissance en diamètre que la croissance en hauteur, ce qui ne semble pas avoir été démontré.

Le troisième effet qui peut affecter la croissance à l'échelle de l'arbre est un phénomène d'ordre technique. La moelle du sapin étant souvent excentrée et les sapins étant parfois méplats, les indices radiaux calculés peuvent être dépendants du rayon choisi pour le carottage de l'arbre. Deux carottes réalisées sur une même circonférence d'un tronc auront des longueurs différentes et donc des Ir différents. La longueur de la carotte à la moelle pourra varier de façon sensible. Ce phénomène pourrait aussi expliquer la plus forte variabilité inter et intra placette des indices radiaux comparée à celle des indices de fertilité.

2.2 Analyse des facteurs qui déterminent respectivement l'IF et l'Ir

L'indice de fertilité étant une variable qui traduit la hauteur cumulée que peut atteindre un peuplement à un âge donné, il semble pertinent de le confronter à un indice radial calculé sur une longue période qui reflète la croissance radiale moyenne au cours de la vie du peuplement. Dans une première étape, les modèles explicatifs de l'indice de fertilité ont été comparés à ceux déterminants pour l'indice radial, calculé pour la période 1901-2000 (Tableau 1). Deux grands groupes de variables liées au milieu et à la compétition ont été identifiés comme déterminant la croissance radiale et/ou en hauteur. D'un point de vue fonctionnel, les variables de milieu et de peuplement peuvent être groupées en 4 facteurs:

- a. Le climat ayant une forte influence sur la croissance en hauteur.
- b. Le bilan hydrique dont les différentes composantes climatique et édaphique, influent différemment sur la croissance radiale et la croissance en hauteur.
- c. La nutrition qui joue sur la croissance radiale et sur la croissance en hauteur.
- d. La compétition qui a un effet positif significatif sur la croissance en hauteur et négatif sur la croissance radiale.

Climat

Le climat est le principal facteur déterminant la croissance en hauteur notamment à travers le rôle de l'altitude, alors qu'il ne semble pas influencer sur la croissance en diamètre moyenne sur les 100 dernières années (Tableau 1). Cette différence peut s'expliquer en partie par des phénomènes mécaniques, comme les bris de cime qui limitent la croissance en hauteur et dont la probabilité est d'autant plus élevée que l'altitude et les effets de crête (vent, neige) sont importants. Cet effet très fort est modélisé par l'altitude dans sa transformation exponentielle qui permet de reproduire la chute de l'indice de fertilité à proximité de la crête vosgienne (Fig. 3; Chapitre 3). De même, l'effet positif d'une augmentation des températures de février sur la croissance en hauteur traduit la diminution des précipitations neigeuses et ainsi la diminution de cassure des cimes. Ces contraintes physiques liées à l'altitude, ne concernent pas la croissance radiale (modèles milieu et complet pour l'Ir; Tableau 1).

D'autre part, l'effet positif des températures de février sur la croissance en hauteur est cohérent avec des études physiologiques qui soulignent l'importance des températures d'hiver (janvier-février) comme facteur limitant de la croissance des arbres près de leurs limites septentrionale ou altitudinale. Tranquillini (1979) montre que pour la croissance en hauteur en peuplements mûrs des régions tempérées, des effets négatifs drastiques apparaissent quand on

s'approche de la limite altitudinale. Des températures basses sont liées aux mécanismes de jaunissement d'hiver ou de dessiccation par le gel, expliqués par le dessèchement des aiguilles dû à la transpiration au moment où l'eau du sol est gelée ou trop froide (à la fin de l'hiver et au début du printemps) entraînant la mort des aiguilles. Plusieurs auteurs (voir Campbell & Sugano, 1975) ont montré que la formation des bourgeons est affectée par les températures hivernales tardives et détermine ainsi l'allongement de la pousse l'année suivante.

Tableau 1 : Coefficients complètement standardisés^(a), associés aux variables des modèles expliquant la variabilité de l'indice de fertilité (IF) et de l'indice radial calculé sur des cernes formés entre 1901 et 2000 (Ir₁₉₀₁₋₂₀₀₀). *, p<0.05 ; **, p<0.01 ; ***, p<0.001.

Facteur	Variables du modèle	Coefficients du modèle IF		Coefficients du modèle IR		
		modèle milieu (model 4)	modèle complet (model 5)	modèle milieu ^c	modèle complet	
		IF	IF	Ir ₁₉₀₁₋₂₀₀₀	Ir ₁₉₀₁₋₂₀₀₀	
Climat	TM _{Fevrier}	0.175 **	0.217 ***			
	exp(ALT/100)	-0.456 ***	-0.397 ***			
Bilan hydrique	- climatique	OE	0.280 ***	0.311 ***		
		ALT ₁ *BH _{Mai}	0.139 *	0.122 *		
	- édaphique	ALT ₁ *CU ₁₀₀	-0.132 *	-0.109 *		
		CU ₁₀₀			-0.210 **	-0.198 **
		ln(RU)			0.251 ***	0.248 ***
Nutrition	C:N ratio	-0.329 ***	-0.373 ***	-0.203 *	-0.215 **	
	ln(AI _{B-Horizon})	-0.140 *	-0.154 **	-0.224 **	-0.225 **	
	ln(H _{B-Horizon})	-0.211 ***	-0.166 **			
Peuplement	G _{conifer}		0.268 ***			
	PaN100				-0.139 *	
R²		0.64	0.71	0.41	0.44	

(a) Les coefficients standardisés sont proportionnels à l'importance des variables et peuvent être comparés au sein d'un modèle ou entre modèles (Eq. 1)

(b) Pour les modèles expliquant l'indice radial le R² représente la part de variation totale inter-placette expliquée par le modèle.

(c) Modèle non présenté dans le chapitre 4.

D'après nos résultats, on peut suggérer que la perte de vitalité liée à des basses températures hivernales n'a pas d'incidence sur la croissance radiale qui pourrait être plus tardive dans la saison de végétation (voir Wareing & Roberts, 1956; Lebourgeois, 1995). Grace & Norton (1990) ont étudié tout au long d'un gradient altitudinal en forêt boréale du nord de l'Europe les mécanismes liés aux températures hivernales et leurs effets sur la croissance radiale du *Pinus sylvestris*. Ils montrent que la croissance radiale n'est pas affectée par l'altitude, et

même qu'elle est plus importante pour les arbres en limite d'altitude. Il est intéressant de remarquer que le même phénomène a été montré sur des espèces de *Nothofagus* en Nouvelle Zélande (Wardle 1980) où les individus qui se développent en situation d'altitude marginale montrent des largeurs de cernes moyennes plus importantes que ceux qui se développent en peuplements fermés de basse altitude. Ces études, permettent de confirmer nos résultats en ce qui concerne la stabilité de la croissance radiale moyenne du *Abies alba* vis-à-vis du gradient d'altitude dans les Vosges. Ce phénomène est peut être dû à une compensation partielle entre climat (plus difficile en altitude) et compétition (moindre).

L'effet différencié du climat sur la croissance en hauteur et radiale implique que pour une hauteur dominante donnée, un sapin situé en altitude aura un diamètre plus important qu'un individu qui s'est développé à basse altitude (Fig. 1a). Cette différence de forme sera due à une croissance radiale constante le long du gradient altitudinal alors que la croissance primaire sera d'autant plus ralentie que l'altitude sera élevée. En conséquence, pour un âge donné, les individus de sapin auront un rapport hauteur/diamètre (H/D) plus important à basse altitude qu'à altitude élevée. Ce phénomène explique la tendance décroissante du rapport H/D des sapins présents dans les 143 placettes échantillonnées le long du gradient d'altitude (Fig. 2). Nos résultats coïncident avec ceux de Paulsen et al. (2000) qui montrent pour des individus de *Picea abies* et *Pinus cembra* dans les Alpes, une diminution graduelle de la hauteur des arbres vers la limite altitudinale pendant que les accroissements radiaux restent constants. Le changement de forme des arbres, depuis des individus coniques en basse altitude à des formes de croissance en « tapis » (*krummholz*) dans la limite altitudinale, a été attribué par certains auteurs à un mécanisme d'efficacité thermique recherchée par les plantes. Un individu avec un houppier haut sera négativement affecté aux niveaux aérien et racinaire par les températures faibles. Au contraire une hauteur basse vers les hautes altitudes favoriserait des niveaux de températures plus élevées dans les tissus (Grace & Norton, 1990; Körner, 2003).

Bilan hydrique

Le bilan hydrique est un facteur déterminant de la croissance radiale comme de la croissance en hauteur (Tableau 1). Outre les apports latéraux en eau liés à la topographie à des faibles altitudes, ce sont les variables liées à la composante climatique du bilan hydrique (exposition et bilan hydrique de mai pour les altitudes inférieures à 600 m) qui sont les plus importantes pour la croissance en hauteur alors que ce sont les variables édaphiques du bilan hydrique (réserve utile, apport latéraux en eau liés à la topographie) qui semblent conditionner la croissance radiale. Cette différence pourrait être imputée à une différence de période de

croissance. Celle-ci semble se dérouler au début du printemps pour la croissance en hauteur et en fin de printemps pour la croissance radiale (Mitrukov, 1976; Lebourgeois, 1995). C'est à cette époque de début de sécheresse climatique que la réserve utile du sol peut en effet constituer un facteur limitant et influencer la croissance secondaire du sapin alors que sa croissance primaire est terminée ou presque. La figure 3 montre que pour une hauteur dominante de 30 m qui est atteinte à 91 ans dans des conditions moyennes de milieu dans les Vosges, le diamètre peut être supérieur de 8 cm dans les sites à forte réserve utile par rapport aux sites à faible RU. Si on tient également compte des apports latéraux en eau selon la topographie locale (CU) cette différence peut atteindre 17 cm entre les milieux à faible réserve utile et zone de départ d'eau et les sites à RU très favorable et à topographie concave. Ce phénomène semble avoir été observé seulement par Schmidt (1973) dans des peuplements de Pin en Allemagne où l'auteur a constaté des faibles productions dans des peuplements à indice de fertilité élevé et des productions fortes dans des peuplements à plus faible indice de fertilité. Ces derniers étant caractérisés par une plus forte humidité du sol, ce qui aurait conduit à favoriser la croissance radiale malgré l'arrêt prématuré de la croissance en hauteur.

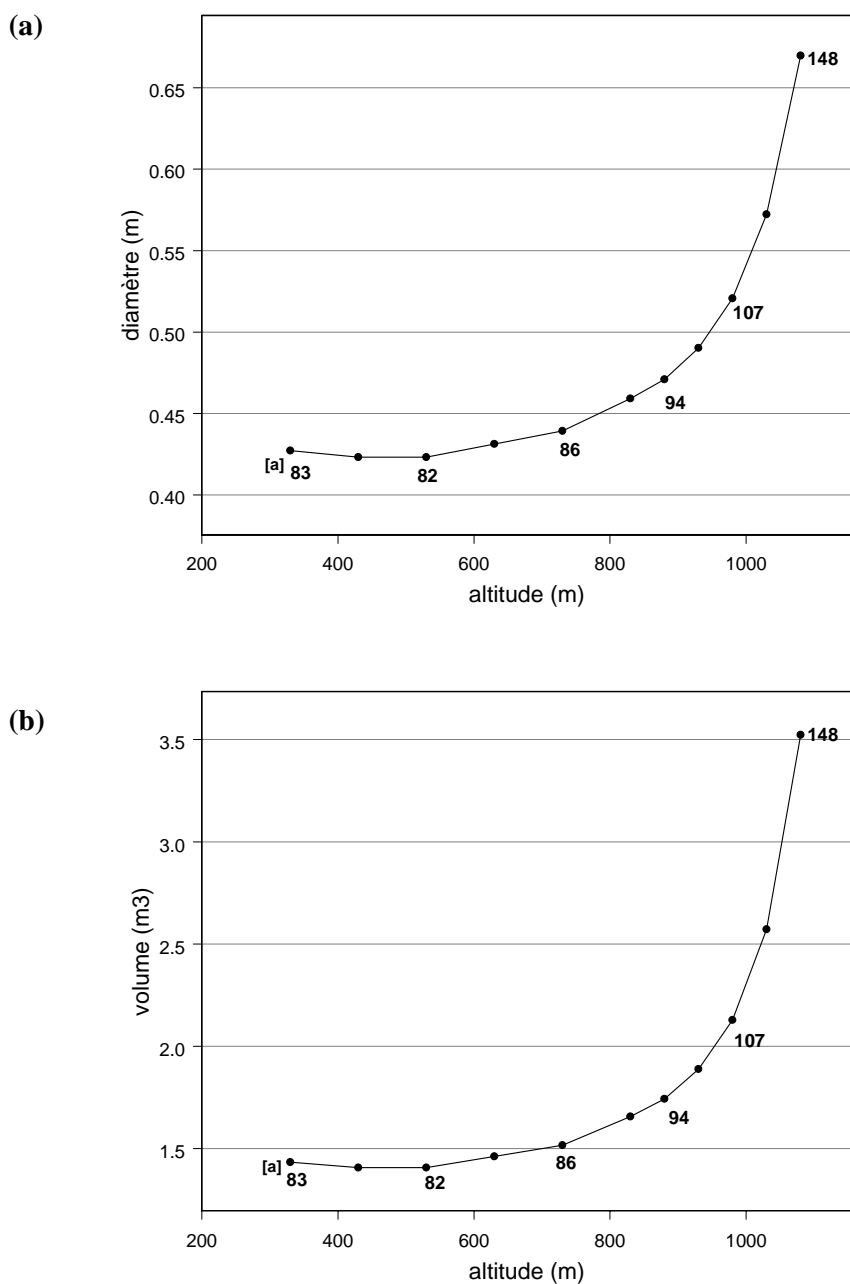


Figure 1. Variation du diamètre (a) et du volume (b) moyens des arbres dominants de sapin en fonction de l'altitude pour une hauteur dominante de 30 m.

^[a] Âges nécessaires pour atteindre une hauteur dominante de 30 m. Calculé à partir de la hauteur dominante à 100 ans (IF) estimé avec des valeurs moyennes de milieu pour chaque niveau d'altitude (modèle 5, chapitre 3). Cet IF estimé permet de calculer l'âge pour atteindre 30 m à partir du modèle de croissance de la hauteur dominante en fonction de l'âge (figure 1, chapitre 3).

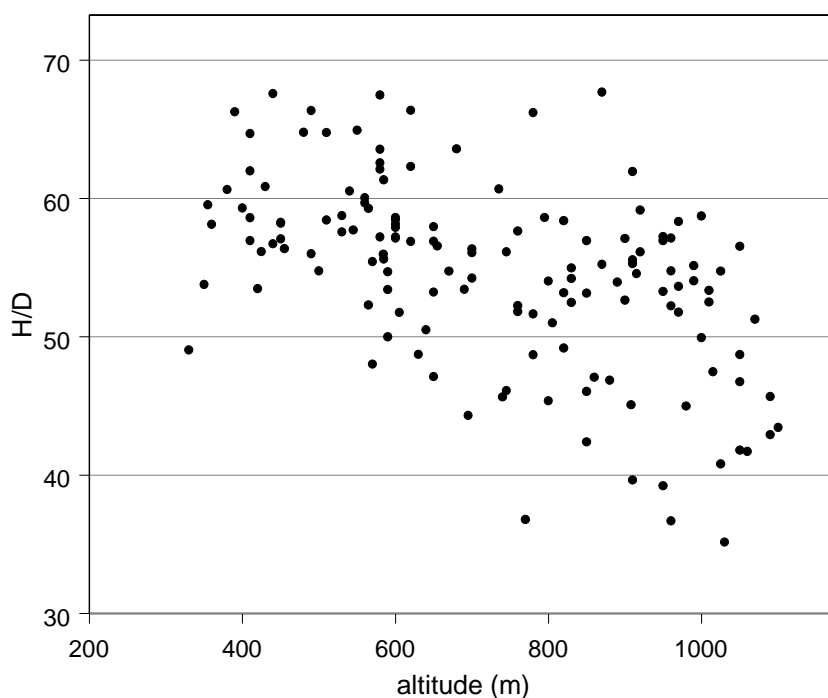


Figure 2. Relation entre l'altitude et le rapport hauteur/diamètre (H/D) mesuré du sapin sur les 143 placettes échantillonnées.

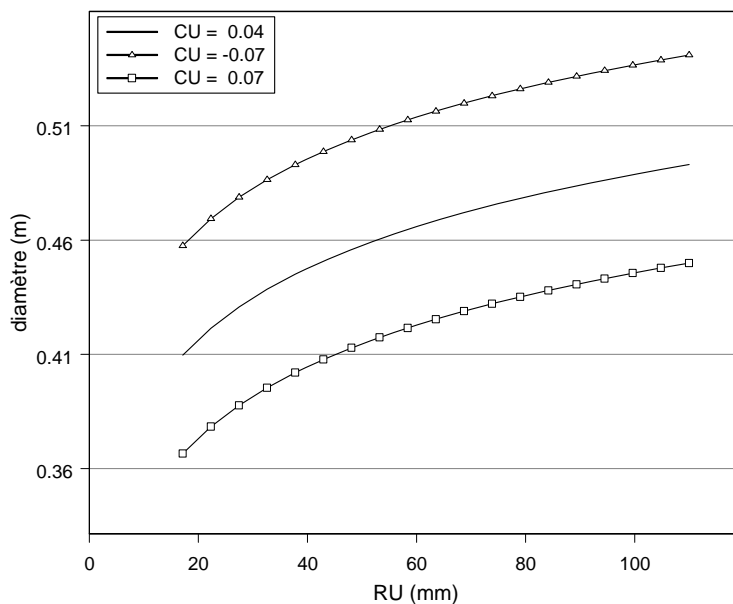


Figure 3. Variation du diamètre moyen des arbres dominants de sapin en fonction de la réserve utile du sol estimée sur fosse (RU) pour une hauteur dominante de 30 m (atteinte à 91 ans). Le diamètre est calculé à partir des $Ir_{1901-2000}$ estimés avec le modèle « milieu » (Tableau 1) en fixant les variables nutritionnelles à leurs valeurs moyennes pour trois valeurs de l'indice de topographie locale (CU). Calcul réalisé pour des arbres de la classe d'âge 100-150 ans.

Nutrition

La nutrition est un facteur très explicatif de la variabilité inter-placette de la croissance radiale (Tableau 1). La toxicité aluminique a un fort effet négatif, alors qu'une bonne nutrition azotée (faible rapport C:N) a un effet positif sur la croissance radiale. Bien que leur caractère significatif soit différent, plus fort pour la nutrition azotée que pour le taux d'aluminium, ces deux variables montrent le même type d'effet sur la croissance en hauteur : plus les conditions nutritionnelles sont favorables, plus la croissance en hauteur sera favorisée. A ces deux variables s'ajoute pour la croissance en hauteur, l'acidité du sol (effet négatif des protons de l'horizon B) qui entraîne un IF plus faible lorsque l'acidité augmente. La figure 4 montre que les variations du C:N et du taux d'aluminium n'influencent pas de la même façon la croissance radiale et en hauteur du sapin. En effet, les valeurs estimées du Ir et IF sont corrélées avec un R^2 égal à 68% quand on fait varier ces deux variables qui ont un effet semblable sur les croissances radiale et en hauteur (Fig. 4a). Si on intègre en plus la variabilité du taux de protons, qui influence négativement seulement l'indice de fertilité, le R^2 entre Ir' et IF' descend à 44% (Fig. 4b). La corrélation entre IF et Ir est la plus faible pour les mauvaises fertilités.

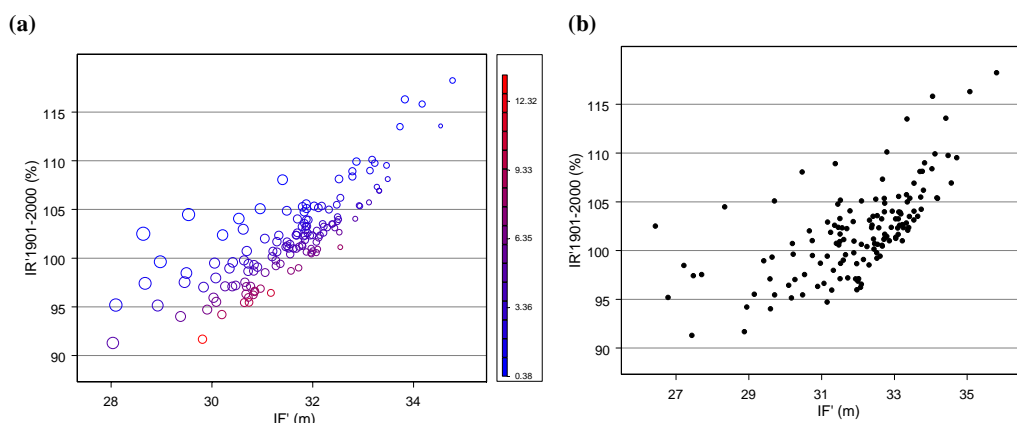


Figure 4. Effet de la nutrition sur la relation entre l'indice de fertilité (IF) et l'indice radial (Ir). Les valeurs de IF' et Ir' ont été estimées respectivement par les modèles « milieu » (Tableau 1), en fixant les variables liées au climat (altitude et température) et au bilan hydrique (exposition, bilan hydrique de mai, topographie et réserve utile) à leur valeur moyenne. (a) La quantité de protons de l'horizon B est fixée à sa valeur moyenne, la variation du C:N est indiquée par la taille des cercles et le taux d'aluminium de l'horizon B par la gamme de couleur; (b) à la variation du rapport C:N et du taux d'aluminium s'ajoute celle des protons de l'horizon B.

Effet stationnel global

La corrélation assez forte entre les variables mesurées au début du 21^{ème} siècle et la croissance des arbres estimée sur le siècle précédent montre la pertinence et l'utilité des variables du milieu utilisées. Cette pertinence n'était pas évidente par exemple pour le rapport

C:N qui est à priori très corrélé aux apports de litière des essences et aux dépôts atmosphériques.

L'effet de la station n'est finalement pas tout à fait le même sur les deux composantes de la production, comme le montre la faible relation entre l'indice radial et l'indice de fertilité estimés pour les 143 placettes à partir de la modélisation par le milieu de chaque composante du volume du tronc ($R^2 = 39.2\%$; Fig. 5). Les modèles « milieu » suggèrent donc que la croissance en diamètre n'a pas les mêmes contraintes que la croissance apicale. Ainsi, les sites à altitude élevée, bonne réserve utile ou forte acidité du sol, entraîneront une croissance en hauteur faible sans affecter la croissance en diamètre. Dans ces sites, la forme des arbres sera donc moins élancée que dans les sites ayant des caractéristiques de milieu opposées.

Dans un contexte de changement climatique, on peut suggérer que la forme traduite par le rapport H/D des sapins peut changer si une augmentation de la température entraîne une augmentation de la sécheresse, c'est-à-dire une diminution de la réserve en eau disponible à la fin du printemps. Cela pourrait impliquer une diminution plus forte de la croissance en diamètre que de la croissance en hauteur, avec comme conséquence des arbres à rapport H/D plus important. Ce phénomène pourrait se produire surtout aux altitudes supérieures à 600 m où il n'y a pas de contrainte du bilan hydrique sur la croissance en hauteur.

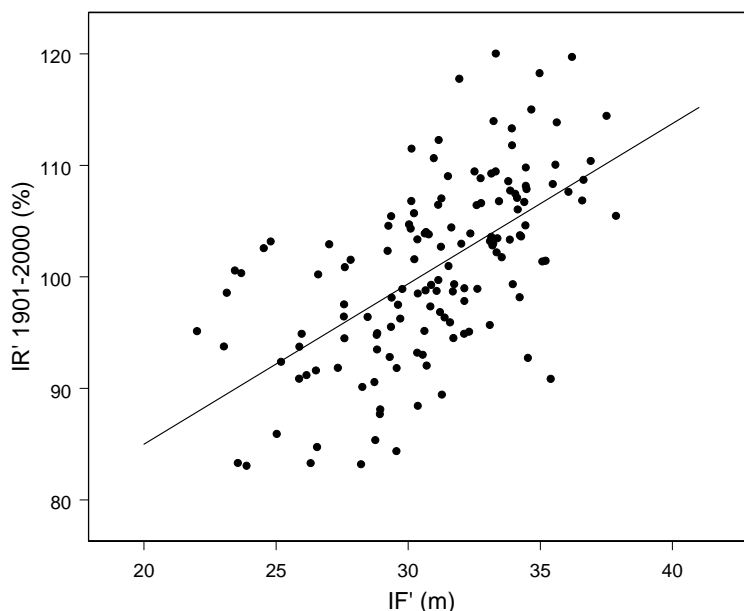


Figure 5. Relation entre l'indice de fertilité (IF) et l'indice radial (Ir) pour les 143 points, estimés respectivement par les modèles « milieu » (Tableau 1).

La compétition

Aux effets du milieu s'ajoutent des effets différents de la compétition sur la croissance en hauteur et radiale. Ces effets ont été modélisés en plus du milieu dans les modèles « complets » des chapitres 3 et 4 pour prédire l'IF et l'Ir (Tableau 1).

La compétition, à travers la surface terrière, a un effet positif sur la croissance en hauteur. C'est la surface terrière associée aux résineux et particulièrement celle des épicéas qui semble stimuler la croissance en hauteur du sapin. Comme l'épicéa est l'essence étudiée à plus forte croissance, ce phénomène pourrait être lié à un effet stimulant des essences accompagnatrices à croissance rapide sur la croissance en hauteur du sapin. Au contraire, la compétition a un effet négatif sur la croissance radiale qui a été mis en évidence malgré la forte instabilité dans le temps des variables liées au peuplement, qui sont directement influencées par les interventions sylvicoles. L'effet négatif du stock sur la croissance radiale a été mis en évidence par un indice d'espacement (s_D) dans un modèle « complet » expliquant la croissance radiale moyenne sur les 25 dernières années du sapin, forcément plus corrélée aux variables de peuplement mesurées en 2002 et 2003 que la croissance radiale moyenne sur 100 ans (Chapitre 4). Ce phénomène peut être détecté sur la croissance radiale moyenne du sapin sur 100 ans par l'effet négatif de la densité de l'épicéa dans la strate dominante (modèle complet; Tableau 1). Cet effet négatif de la compétition sur la croissance radiale était prévisible puisqu'il a été largement décrit et montré par des approches expérimentales menées surtout en peuplement pur (Le Goff & Ottorini, 1993; Timbal, 2002).

L'effet contraire de la compétition sur chacune des composantes de la croissance de l'arbre (effet négatif sur la croissance en diamètre et positif sur la croissance en hauteur) explique que la relation entre l'IF et l'IR mesurés (Fig. 6) se dégrade lorsqu'on la compare à la relation entre les valeurs modélisées par le milieu de ces mêmes indices (Fig. 5). Deux placettes situées dans les mêmes conditions de milieu auront des valeurs identiques dans les modèles « milieu » d'IF et d'IR, elles auront des valeurs relativement faibles d'IR et fortes d'IF en cas de forte compétition résineuse ou au contraire fortes d'IR et faibles d'IF en l'absence de compétition. Cette dégradation se traduit par une diminution du R^2 entre IF et Ir quand on passe des valeurs modélisées par le milieu ($R^2 = 0.39$) aux valeurs mesurées ($R^2 = 0.09$). En analysant graphiquement cette relation, entre les deux indices mesurés, et son lien avec le niveau de compétition, représenté par l'indice d'espacement et la présence d'épicéa, on constate que l'indice radial 1975-2000 et l'indice de fertilité sont liés linéairement en absence de compétition (Fig. 6b). Plus l'espacement entre arbres dominants (valeurs élevées du s_D) est important et plus

la croissance radiale sera forte. A l'opposé, si pour un indice de fertilité donné, l'indice d'espacement traduit une forte densité (valeur faible de s_D) et qu'en plus de nombreux épicéas sont présents dans la strate dominante, la croissance radiale sera inférieure à celle attendue pour une même fertilité et en absence de compétition. L'influence de la compétition sur l'indice radial est d'autant plus fort que l'indice de fertilité est élevé : pour des sites à bonne fertilité (IF élevé) la croissance radiale peut être très élevée ($I_r = 200\%$) s'il n'y a pas une forte contrainte issue du choix de gestion sylvicole, comme une forte densité. Par contre l'importance de la compétition semble moindre dans les sites à faible fertilité en partie parce que de forts indices de compétition ne sont pas observés sur ces sites qui, indépendamment des conditions du peuplement, ne montrent jamais de fortes croissances radiales.

Le gain en croissance en hauteur accompagné par la diminution en croissance radiale du sapin liée au mélange sapin-épicéa se traduit par une biomasse ligneuse totale de l'arbre (houppier inclus) inférieure à celle d'un sapin en peuplement pur : 3.2 m^3 à 100 ans dans le mélange par rapport à 3.48 m^3 dans la sapinière pure (Tableau 2). Ce phénomène est retrouvé dans le mélange sapin-hêtre-épicéa où le volume modélisé des sapins à 100 ans est comparable à celui trouvé dans les mélanges sapin-épicéa. Par contre dans les sapinières-hêtraies où le hêtre semble avoir un effet non décelable sur le sapin, le volume des sapins sera proche de celui des sapins en sapinières pures.

L'effet positif de la biomasse, essentiellement celle des résineux, sur la croissance en hauteur du sapin, et l'effet négatif du nombre d'épicéa dominant sur la croissance radiale, constituent des résultats spécifiques aux peuplements mélangés qui n'avaient jamais été montrés auparavant. Ce phénomène peut s'interpréter comme un effet de stimulation de la croissance en hauteur par les résineux à croissance rapide avec une allocation de la biomasse produite au profit de la croissance primaire et au détriment de la croissance secondaire. Ce changement d'allocation de la biomasse présente l'avantage pour l'essence concernée de rester dans l'étage dominant du peuplement et de conserver un accès à la lumière.

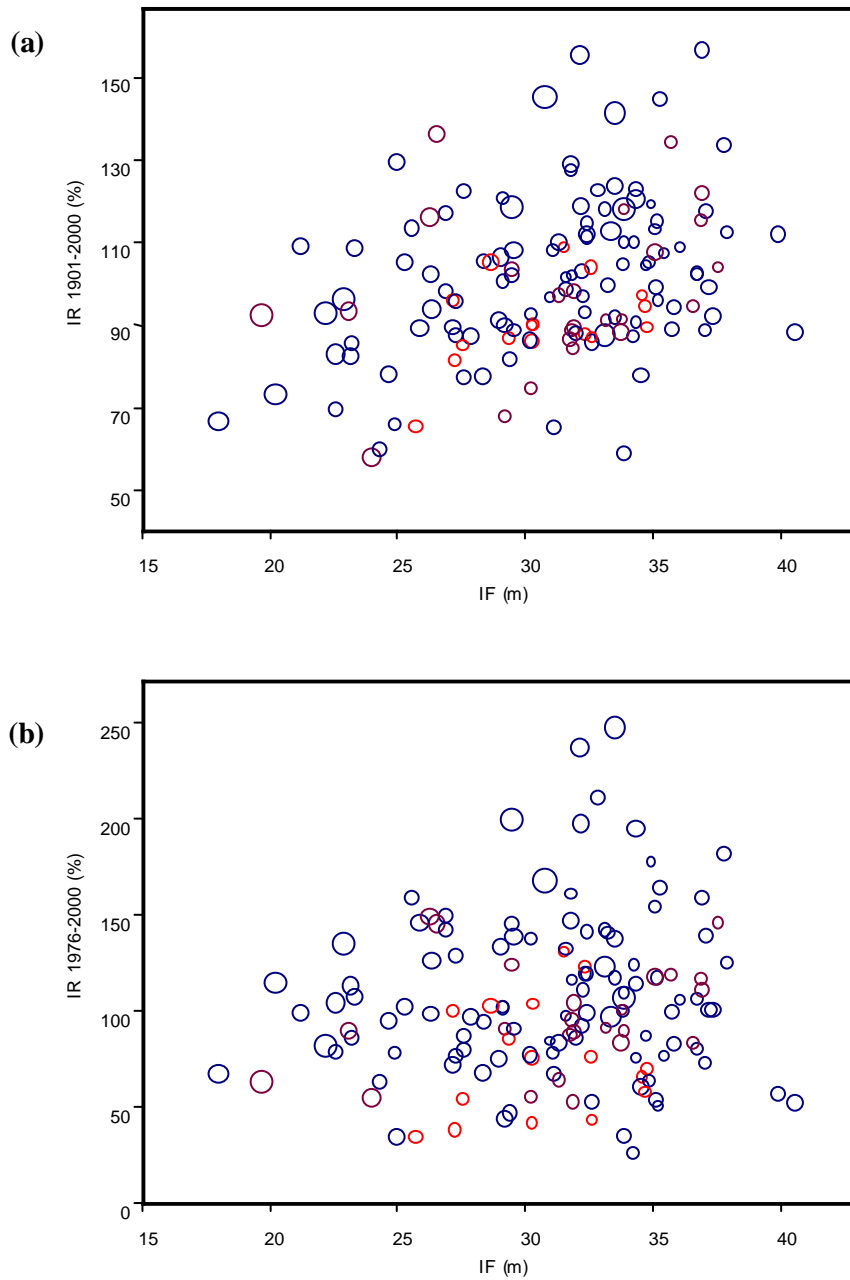


Figure 6. Relation entre l'indice de fertilité (IF) et l'indice radial (Ir) calculés à l'échelle de la placette pour 143 placettes. a) Ir calculé pour des cernes formés entre 1901 et 2000 ; b) Ir calculé pour des cernes formés entre 1976 et 2000. La taille des cercles représente la valeur de l'indice d'espacement (s_D) et la couleur des cercles représente le nombre d'épicéa dans la strate dominante, où le bleu indique l'absence d'épicéa et le rouge une forte présence.

Tableau 2. Estimation de la biomasse totale à l'échelle de l'arbre pour le sapin (incluant toutes les parties ligneuses au-dessus du sol) selon le type de peuplement. IF' et Ir', sont respectivement l'indice de fertilité et radial estimés d'après les modèles « complet » (Tableau 1) ; G_{conifer} est la valeur médiane de la surface terrière des conifères ; PaN100 est la valeur médiane du nombre d'épicéas dans la strate dominante ; d_{100} est le diamètre atteint à l'âge de 100 ans calculé à partir de l'indice radial estimé (Ir') et la courbe de référence de la croissance radiale du sapin pour la classe d'âge 100-150 (Chapitre 4 ; Tableau 3); *hdn* est une variable indiquant l'élancement de la tige (plus cet indice est grand plus l'arbre est robuste, plus la valeur est faible plus l'arbre est élancé); *form* est le facteur de forme utilisé pour le calcul du volume.

Type de peuplement	$G_{\text{conifères}}$ (m ²)	PaN100 (nb)	IF' (m)	Ir' (%)	d_{100} (cm)	^(a) <i>hdn</i>	^(b) <i>form</i>	^(c) V_{total} (m ³ /arbre)
Aa	46.27	0	31.96	102.45	50.62	0.395	0.540	3.48
Aa-Fs	26.25	0	30.42	102.45	50.62	0.414	0.546	3.34
Aa-Pa	54.98	40	32.63	97.27	48.06	0.377	0.541	3.20
Aa-Fs-Pa	35.56	30	31.14	98.56	48.70	0.397	0.545	3.16

^(a) $hdn = c_{130}^{1/2} / h_{\text{tot}}$;

^(b) $form = 0.55 - 0.000749 * c_{130} + 0.277 * hdn$; (Vallet et al., 2006)

^(c) $V_{\text{total}} = form * \pi / 40.000 * d^2 * IF'$

3. La niche du sapin

Dans le chapitre 2 le climat et la nutrition ont été identifiés comme les facteurs déterminants la distribution des essences au sein du massif Vosgien. Plus précisément, le bilan hydrique de Juin et les rapports S/T et C/N ont été identifiés et utilisés comme variables prédictives dans la modélisation par régression logistique de la présence des principales essences du massif (Tableau III; Chapitre 2). Cependant, les variables du milieu les plus pertinentes pour expliquer la distribution des essences dans leur ensemble ne sont pas forcément les mêmes quand on s'intéresse à une essence en particulier. D'autre part une essence comme le sapin, présente dans toutes les zones de montagne en France (Rameau, 2001), peut présenter des comportements particuliers liés à l'échelle d'un massif qui ne seraient pas représentatifs de l'écologie de l'essence dans son aire de répartition.

L'objectif de cette partie est de caractériser la réponse écologique du sapin, en ajustant un modèle de régression logistique selon des variables climatiques et nutritionnelles pour la France et les Vosges. 2987 relevés phytoécologiques, extraits de la base de données EcoPlant et répartis dans toute la France, ont été utilisés pour déterminer la niche du sapin (Fig. 7). Ce jeu de calibration comporte des variables climatiques issues du modèle météorologique AURELHY (Benichou & Le Breton, 1987) et des variables trophiques mesurées en laboratoire. Une variable binaire indique la présence/absence de *Abies alba* dans chaque relevé. Un jeu de données indépendant comportant 9164 relevés phytoécologiques répartis en France dont 472 dans les Vosges a été extrait de la base de données Sophy (Brisse et al., 1995) et utilisé pour la validation du modèle. Tous ces relevés comportent : i) la présence/absence de *Abies alba*, ii) les variables climatiques obtenues par croisement sous SIG des 9164 relevés avec les données du modèle AURELHY, iii) les variables trophiques obtenues à partir des valeurs indicatrices définies pour 700 espèces de flore forestière française (Gégout et al., 2002; Gégout et al., 2003). La valeur de la variable sur un site a été estimée par la moyenne des valeurs indicatrices des espèces présentes dans le relevé floristique réalisé sur ce site (ter Braak et Barendregt, 1986).

Pour comparer les prédictions des modèles ajustés à l'échelle de la France et des Vosges (variable continue comprise entre 0 et 1) par rapport à la présence/absence observée de *Abies alba* (variable binaire 1/0), une probabilité seuil optimale a été choisie pour transformer les prédictions en variable binaire de présence/absence à partir de la courbe ROC (receiver-operating characteristic, Fielding & Bell, 1997). Cette opération consiste à tester avec un pas de 0.01 tous les seuils possibles entre 0 et 1. Pour chaque seuil testé, on affecte au relevé test la

valeur 1 (présence) si le relevé présente une probabilité de présence supérieure au seuil, on affecte la valeur 0 (absence) sinon.

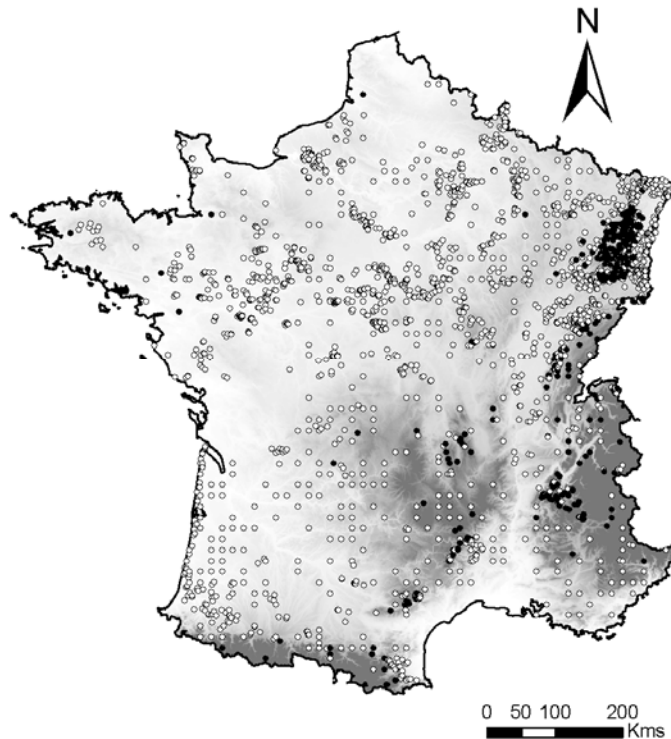


Figure 7. Localisation des 2987 relevés forestiers en France issus d'EcoPlant (jeux de données de calibration) avec 584 présences (points noirs) et 2403 absences (points blancs) de *Abies alba*.

La présence réelle et prédite dans chaque relevé permet ensuite de construire une matrice de confusion qui confronte les présences/absence prédites avec les valeurs observées. A partir de cette matrice, trois indices indiquant la qualité des prédictions sont calculés : S , « le succès » ou taux des prédictions des présences et absences correctes ; S_n , « la sensibilité » ou taux de bonnes présences prédites et ; S_p , « la spécificité » ou taux de bonnes absences prédites. La courbe ROC est la représentation graphique des valeurs de S_n en fonction de celles de $1-S_p$ pour chaque seuil de probabilité de présence testé (receiver-operating characteristic, Fielding & Bell, 1997). Cette courbe d'une part a permis de déterminer le seuil qui maximise à la fois le pourcentage de bonnes prédictions de la présence et de l'absence; d'autre part l'aire sous la courbe ROC (AUC, area under the curve) a été choisie pour évaluer la qualité des prédictions de chaque modèle (Elith & Burgman, 2002).

3.1 La niche en France

La régression logistique pas-à-pas intègre l'altitude en première variable explicative de la distribution du sapin. La réponse de *Abies alba* vis-à-vis de l'altitude varie selon les massifs montagneux : la probabilité de présence est plus forte à basse altitude dans les massifs du nord de la France (Vosges et Jura) alors qu'elle est plus forte à altitude élevée dans les massifs du sud de la France (Massif Central, Pyrénées et Alpes du Sud). Ainsi l'altitude à laquelle le sapin apparaît dans les différents massifs est de plus en plus élevée selon le gradient thermique nord-sud de la France (Fig. 8). Seules les réponses pour les Vosges et le Jura s'individualisent de façon significative (Fig. 9). Une deuxième variable climatique, l'indice d'aridité du mois de juin (IA_{Juin}) a été ensuite intégré à ce modèle. Cet indice, $IA_i = 1 - ETR_{\text{Turc}_i} / ETP_i$, est basé sur le rapport entre l'évapotranspiration potentielle (ETP) calculé selon Turc (1961) et l'évapotranspiration réelle (ETR) pour le mois i . Un indice proche de zéro indique un faible niveau de sécheresse alors qu'un indice proche de un indique un niveau de sécheresse élevé. Au climat, s'ajoute le pH de l'horizon A comme unique variable nutritionnelle. La réduction de la déviance est plus importante pour l'altitude et équivalente pour l'indice d'aridité et le pH, quand chacune des variables est incluse dans le modèle. L'équation finale est la suivante :

$$\text{logit}(p(\text{Abies alba})) = 2.4078 - 1.0264 \cdot 10^{-2} \cdot \text{alt} + 3.7542 \cdot 10^{-6} \cdot \text{alt}^2 - 1.1360 \cdot 10^{-2} \cdot \text{Vosges} \cdot \text{alt} + 1.1492 \cdot 10^{-5} \cdot \text{Vosges} \cdot \text{alt}^2 - 0.8545 \cdot \text{Jura} + 2.457 \cdot \text{IA} + 1.8211 \cdot \text{pH} - 0.1372 \cdot \text{pH}^2 \text{ [Eq.1]}$$

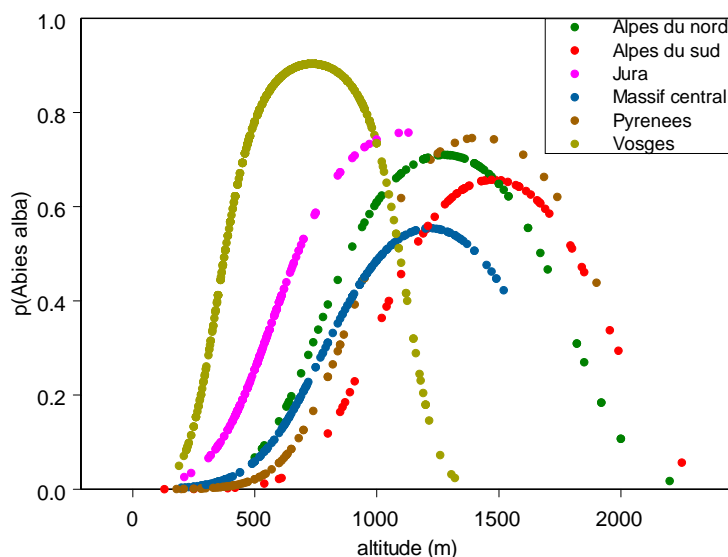


Figure 8. Courbes de réponse de *Abies alba*, vis-à-vis de l'altitude, dérivées du modèle de régression logistique qui intègre l'altitude en interaction avec les massifs^(a), ajusté sur 2987 relevés.

^{a)} $\text{logit}(p(\text{Abies alba})) = \text{alt} + \text{alt}^2 + \text{Vosges} \cdot \text{alt} + \text{Vosges} \cdot \text{alt}^2 + \text{Jura} + \text{Jura} \cdot \text{alt} + \text{AlpesNord} + \text{AlpesNord} \cdot \text{alt} + \text{AlpesSud} + \text{AlpesSud} \cdot \text{alt} + \text{Pyrenees} + \text{Pyrénées} \cdot \text{alt} + \text{MCentral} + \text{MCentral} \cdot \text{alt}$

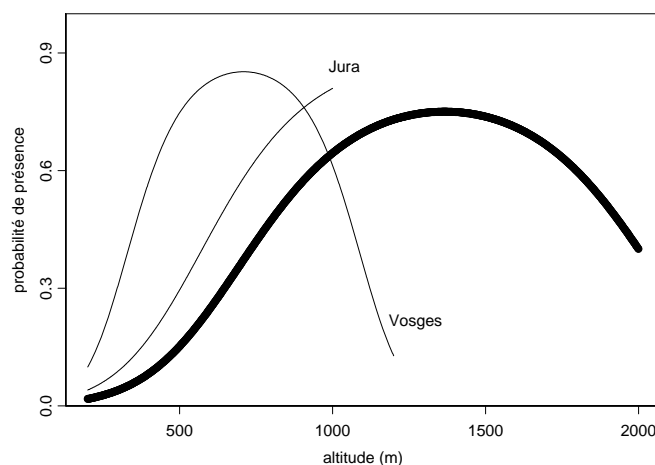


Figure 9. Courbes de réponse de *Abies alba*, vis-à-vis de l'altitude, dérivées du modèle de régression logistique [Eq. 1] ajusté sur 2987 relevés. Trait fin : Vosges et Jura, trait épais : autres massifs.

La réponse du sapin vis-à-vis de l'altitude (alt) est unimodale indiquant sa préférence pour l'étage montagnard, avec une probabilité maximale à 710 m dans les Vosges et 1368 m dans les autres des massifs, sauf pour le Jura (Fig. 9). La probabilité maximale est plus forte dans le massif des Vosges où le sapin est l'essence la plus fréquente et constitue les principaux peuplements mélangés du massif Vosgien (voir Chapitre 2). Dans le Jura, le faible nombre de points disponibles dans EcoPlant à altitude élevée ne permet pas de tracer une courbe de réponse correcte au delà de 1000 m (Tableau 3). La réaction du sapin à l'altitude, bien que très connue (Balseinte, 1966; Dion, 1985), n'avait pas été quantifiée. L'analyse des données d'EcoPlant montre un décalage des courbes entre massifs très cohérent avec la variation de latitude moyenne de ceux-ci. Ce décalage indique probablement une réaction identique à une ou plusieurs variables climatiques. Celles-ci ne sont pas intervenues dans le modèle pour trois raisons possibles : i) une mauvaise estimation sur les placettes ; ii) la ou les variables pertinentes non calculées ; et iii) plusieurs variables responsables individuellement moins efficaces que l'altitude. Pour l'indice d'aridité la réponse est sigmoïdale indiquant la préférence du sapin pour des conditions climatiques humides : la probabilité de présence est maximale pour des niveaux de sécheresse nuls à faibles (IA proches de zéro). Ce résultat est cohérent avec la sensibilité du sapin à une forte humidité constaté par Rol (1937) et montré à l'échelle de la France entière par Badeau et al. (2004). La surface de réponse vis-à-vis des deux variables climatiques pour le massif des Vosges est présentée dans la figure 10. La réponse bimodale vis-à-vis du pH du sol traduit d'une part la préférence du sapin pour les milieux plus acides dans une gamme de pH entre 3 et 6 et d'autre part une augmentation de sa présence à partir des pH 6.5 à 7.5 (Fig. 11). La probabilité de présence de *Abies alba* reste cependant assez stable tout au long du gradient

nutritionnel dans des conditions climatiques optimales, ce qui est cohérent avec le caractère plastique de cette espèce vis-à-vis de la nutrition (Rameau et al., 1989).

Tableau 3 : Relevés phyto-écologiques extraits d'EcoPlant (données de calibration) selon la gamme d'altitude et le massif.

altitude (m)	Massif						Autres	Total
	Vosges	Jura	Massif Central	Alpes du Nord	Alpes du Sud	Pyrenees		
< 500	176	73	43	1	4	31	1848	2176
500-1000	306	98	94	23	9	32	46	608
1000-1500	28	2	47	45	30	8	1	203
>1500			1	15	22	4		
Total	510	173	185	84	65	75	1895	2987

La prédiction de la présence du sapin dans l'ensemble de la France est montrée dans la figure 12. Ce modèle exclut *Abies alba* des zones de plaine, des zones océaniques et méditerranéennes, où les probabilités de présence sont proches de zéro. Le modèle prédit la présence du sapin dans toutes les zones de montagne : Vosges, Jura, Alpes du Nord, Alpes du Sud, Massif Central et Pyrénées; avec les plus fortes probabilités dans les Vosges granitiques et gréseuses à sols acides. Dans une gamme de pH intermédiaire, la probabilité de présence est plus faible pour remonter dans des zones à formation calcaire (Jura et Alpes).

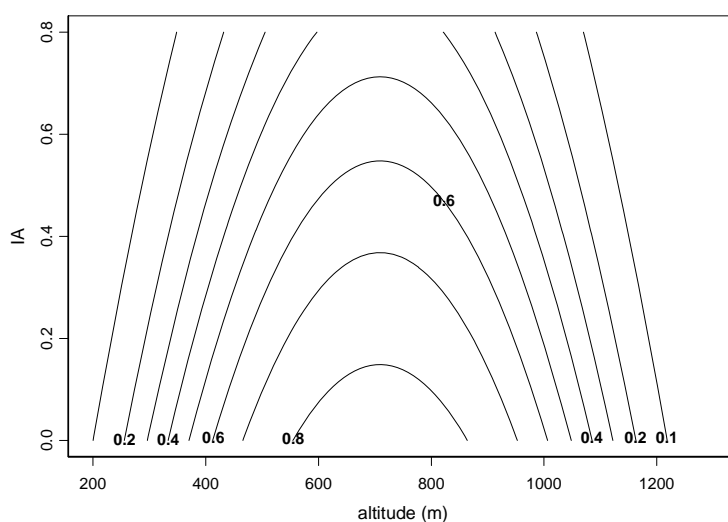


Figure 10. Surface de réponse de *Abies alba*, vis-à-vis de l'altitude et de l'indice d'aridité (IA) dans le massif des Vosges, dérivée du modèle de régression logistique ajusté sur 2987 relevés [Eq. 1]. Le pH a été fixé à une valeur de 5.

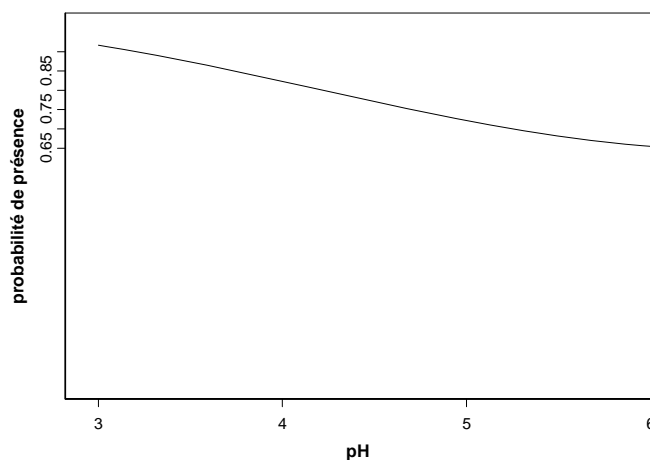


Figure 11. Courbe de réponse de *Abies alba*, vis à vis du pH de l'horizon A du sol, dérivée du modèle de régression logistique ajusté sur 2987 relevés [Eq. 1]. L'altitude est fixée à 900 m, et l'indice d'aridité à zéro.

La qualité de ce modèle « France » est montrée dans le tableau 4 par des indices synthétiques comme l'aire sous la courbe ROC, égal à 0.95 pour les données de calibration et 0.90 pour les données de validation. Sachant que des valeurs d'AUC comprises entre 0.5 et 0.7 indiquent une faible précision de prédiction, des valeurs comprises entre 0.7 et 0.9 indiquent une bonne précision et des valeurs supérieures à 0.9 indiquent une excellente précision de prédiction (Manel et al., 2001), la qualité de prédiction de la distribution du sapin à l'échelle française peut être considérée comme excellente. Cette excellente qualité peut s'expliquer aisément par la limite montagnarde de distribution de l'espèce qui permet une prédiction d'absence sans risque d'erreur important pour les faibles altitudes. La comparaison de la carte de distribution (Fig. 7) avec celle des prédictions (Fig. 12b) montre que les peuplements de sapin du nord ouest de la France sont mal prédits et que l'extrême sud-est présente des probabilités de présence trop élevées par rapport à la distribution réelle du sapin dans cette région. La différence de qualité entre le jeu de données de calibration (AUC = 0.95) et le jeu de données de validation (AUC = 0.90) s'explique évidemment par le fait que la qualité des modèles est toujours surévaluée lorsqu'elle est calculée sur les données qui ont servi à construire le modèle. L'utilisation du pH estimé par la flore dans les données de validation plutôt que du pH mesuré utilisé dans le jeu de calibration, constitue également une cause explicative de la différence d'AUC entre jeux de données.

Si on applique ce modèle général à l'échelle de la région dans les Vosges, la qualité de la prédiction reste bonne : AUC = 0.82 pour le jeu de données de calibration et AUC = 0.71 pour le jeu de validation (Tableau 4). Ainsi, l'ajustement à l'échelle nationale en tenant compte des effets massif, permet d'obtenir un modèle qui semble bien traduire la distribution du sapin à l'échelle locale. La différence de qualité avec la validation sur la France entière peut s'expliquer par le fait qu'il est plus difficile de prédire correctement les absences du sapin à l'échelle des Vosges où il est très présent. Elle pourrait également traduire, une adaptation moyenne du modèle pour les Vosges due, par exemple, à un comportement différent des populations du massif (Rameau, communication personnelle).

Tableau 4. Indices synthétiques de la qualité de la prédiction du modèle France [Eq. 1] et du modèle Vosges [Equation 2], pour deux sources de données : calibration (EcoPlant) et validation (Sophy). N, nombre de placettes ; AUC, « area under de ROC courbe » ; S, succès ; Sn, sensibilité ; Sp, spécificité.

	Null Deviance	Deviance résiduelle	zone d'application	données calibration					données validation				
				N	AUC	S	Sn	Sp	N	AUC	S	Sn	Sp
Modèle France	2952	1281	France entière	2987	0.95	87	94	85	9164	0.90	80	87	79
			Vosges	510	0.82	77	79	72	472	0.70	68	71	61
Modèle Vosges	616	460	Vosges	510	0.82	79	83	69	472	0.71	67	66	69

3.2 La niche dans les Vosges

Afin de savoir si la niche du sapin déterminée à l'échelle de la France était adaptée pour expliquer la distribution du sapin dans le massif vosgien, nous avons extrait d'EcoPlant les relevés de ce massif et recalculé la niche uniquement pour les Vosges. Le sous-jeu de données, composé de 510 placettes réparties sur l'ensemble du massif Vosgien, comporte des variables climatiques et de sol. La régression logistique pas-à-pas fait rentrer comme première variable l'altitude, puis le pH et enfin plusieurs variables liées au bilan hydrique ou aux températures, dont on choisit l'indice d'aridité pour rester cohérent avec le modèle ajusté à l'échelle de la France. Le modèle final est :

$$\text{Logit}(p(\textit{Abies alba})) = 2.938 - 2.157 \cdot 10^{-2} \cdot \text{alt} + 1.538 \cdot 10^{-5} \cdot \text{alt}^2 + 3.448 \cdot \text{IA} + 0.545 \cdot \text{pH}$$

[Eq. 2]

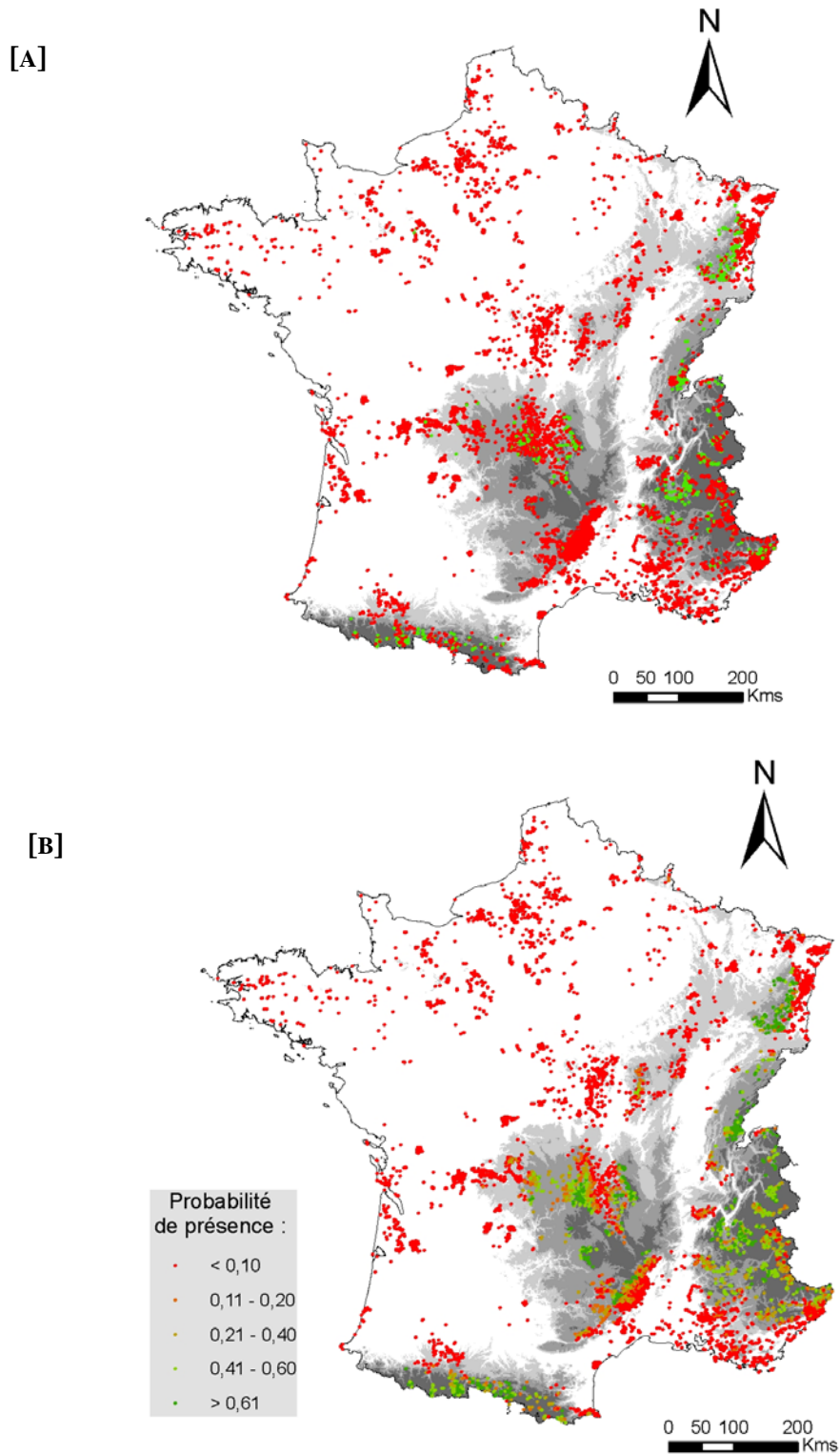


Figure 12. (a) Présences (vert) et absences (rouge) observées du sapin dans l'ensemble des 9164 relevés du jeu de validation. (b) Prédiction avec le modèle de régression logistique (Eq. 1) de la probabilité de présence du *Abies alba* dans l'ensemble des 9164 relevés du jeu de validation.

La forme de la courbe de réponse reste la même pour les deux variables climatiques par rapport au modèle calibré à l'échelle du pays : unimodal pour l'altitude (alt) avec une probabilité maximale à 701 m (710 m en France) et décroissante pour l'indice d'aridité (IA). Cette réponse est cohérente avec celle observée vis-à-vis du bilan hydrique dans le chapitre 2. La réponse du sapin est décroissante par rapport au pH, ceci est cohérent avec la difficulté de régénération du sapin attribuée à des phénomènes d'allélopathie déjà mis en évidence dans les Vosges pour des stations mésotrophes à eutrophes (Becker & Drapier, 1985). Selon le jeu de données utilisé pour l'ajustement du modèle, une tendance à une remontée de la probabilité de présence peut être observée pour les pH les plus élevés du massif. En tout état de cause, en absence de contraintes climatiques, la probabilité de présence du sapin reste élevée dans tout le gradient nutritionnel, ce qui explique probablement la réaction complexe du sapin vis-à-vis du S/T et du C/N observée dans le chapitre 2.

La qualité de ce modèle réalisé sur les Vosges est bonne (AUC = 0.82 pour le jeu de données de calibration et AUC = 0.71 pour les données de validation). Elle est équivalente à celle du modèle ajusté à l'échelle nationale est appliqué aux Vosges (Tableau 4). Cette qualité globale équivalente peut s'expliquer par le fait que le modèle local possède une meilleure adaptation au milieu et au comportement du sapin dans les Vosges que le modèle national. Mais il présente comme inconvénient d'être réalisé sur une zone où le sapin est potentiellement présent presque partout, ce qui rend plus difficile l'établissement de modèles présentant correctement la gamme des conditions qui peuvent être colonisées par l'espèce. Ceci se traduit par exemple par des prédictions trop fortes du sapin à basse altitude du modèle « Vosges », qui peut être une conséquence de la zone sélectionnée réduite où les absences ne sont pas bien représentées dans le jeu de calibration à basse altitude.

La comparaison des modèles locaux et nationaux ne montre donc pas de dégradation du modèle national lorsqu'il est comparé dans les Vosges avec le modèle local. En conséquence, c'est le modèle calibré à l'échelle de la France qui sera donc utilisé pour la mise en relation entre la présence/absence de *Abies alba* et sa production.

4. Relation entre niche et croissance du sapin

La survie d'une espèce dans le temps dépend de sa capacité: i) d'installation, ii) de développement; iii) de reproduction (Begon et al., 1996; Aarssen & Keogh, 2002). De multiples facteurs abiotiques (e.g. nutrition, climat, perturbations) et biotiques (e.g. compétition) peuvent influencer ces trois composantes de la performance d'une espèce, déterminant ainsi sa niche écologique (Hutchinson, 1957).

Dans notre étude, la niche du sapin (*Abies alba* Mill) a été étudiée en tenant compte des conditions climatiques et édaphiques aux échelles nationales et du massif. Bien que la compétition n'ait pas été incluse comme une variable explicite dans la modélisation de la niche, la distribution des essences potentiellement concurrentielles du sapin a été par ailleurs déterminée à l'échelle du massif Vosgien (Fig. 3; chapitre 2). L'ensemble de ces résultats fournit les conditions environnementales où le sapin est le plus fréquent.

Le pouvoir compétiteur a souvent été mesuré par les traits des plantes associés à la capacité relative pour capturer les ressources et maximiser la taille à travers la croissance (e.g. surface foliaire, biomasse, hauteur, etc.) (Gaudet & Keddy, 1988; Grace, 1990; Keddy, 1990). Les mécanismes de compétition peuvent en effet impliquer des formes d'épuisement ou de privation des ressources qui entraînent la réduction de la croissance (e.g. Tilman, 1982; Caldwell et al., 1996) et peuvent conduire à la disparition des plantes subissant la compétition. En conséquence, la capacité de croissance doit prendre un poids déterminant dans la survie d'une espèce, qui s'ajoute à ses capacités de reproduction et d'installation pour déterminer sa niche écologique. Il est ainsi possible de faire l'hypothèse qu'une augmentation de la capacité de croissance est liée à une augmentation de la probabilité de présence.

C'est pour vérifier cette hypothèse et mieux appréhender le lien entre les capacités de développement et la niche écologique que les facteurs responsables de la croissance du sapin ont été comparés à ceux qui conditionnent sa probabilité de présence. Ce travail ne semble pas encore abordé dans l'étude de l'écologie des espèces probablement du fait que les données et outils nécessaires à l'étude de la niche réalisée d'une espèce (*sensu* survie à long terme dans les conditions naturelles) sont très différents de ceux nécessaires à l'étude de sa croissance. Dans le premier cas, un grand nombre de relevés est nécessaire sur les sites où l'espèce est présente mais également dans les sites où elle est absente. Le traitement de ces présences et absences permet de déterminer une probabilité de présence le long des gradients étudiés. L'étude de la croissance nécessite par contre uniquement des sites où l'espèce est présente ce qui interdit de

fait toute analyse aisée de sa distribution. La lourdeur des mesures à réaliser liées à la croissance, entraîne le plus souvent l'étude d'un nombre restreint de placettes en conditions expérimentales ou naturelles. Dans notre étude, deux jeux de données spécifiques ont été utilisés pour étudier la niche et la croissance du sapin.

La base de données EcoPlant a été utilisée pour définir le modèle de probabilité de présence du sapin pour la France entière. Ce modèle comprend les mêmes variables et il est aussi efficace que le modèle ajusté à l'échelle du massif Vosgien pour prédire la distribution du sapin dans les Vosges. C'est ce modèle "France" qui a été retenu pour la comparaison entre niche et croissance du sapin. Les 143 placettes réalisées dans le cadre de cette thèse ont été utilisées pour modéliser la capacité de croissance du sapin, en peuplement pur et en mélange, à travers des indices de croissance en hauteur et en diamètre. Dans l'objectif de comparer les facteurs de milieu qui influencent la niche et la capacité de croissance, l'indice de fertilité a été préféré à l'indice de croissance radial, car il est plus sensible au milieu (cf. 2.2). C'est également l'indice de fertilité qui est utilisé comme indicateur de production d'un peuplement (Décourt, 1973). De plus, en terme de capacité de survie, la compétition des houppiers pour la lumière joue un rôle important et conduit aussi à privilégier la hauteur atteinte à un âge donné comme un indicateur de la performance de croissance du sapin.

La relation entre IF mesuré sur les 143 placettes de notre étude et la probabilité de présence du sapin estimée sur ces mêmes relevés n'est pas significative (Fig. 13). Ceci peut être dû à : (i) des variables de milieu qui jouent dans un sens différent sur la croissance et sur la probabilité de présence; (ii) des effets de compétition non pris en compte dans le modèle de la niche et qui ont une influence sur l'indice de fertilité (e.g. effet interspécifique mis en évidence dans le chapitre 3).

Pour trancher entre ces deux possibilités, les probabilités de présence du sapin ont été mises en relation avec l'indice de fertilité estimé uniquement à partir des variables du milieu. L'effet de la compétition n'étant plus pris en compte, une mauvaise relation entre IF et niche ne peut être attribuée qu'aux effets du milieu. Cette relation a été établie à partir d'un jeu de données plus large ($n = 323$) qui comprend les 143 relevés issus de la thèse et 180 relevés d'EcoPlant situés dans la zone d'étude et qui contiennent des analyses de sol pour l'horizon B (données requises par le modèle prédictif de l'IF).

La figure 14 montre, que l'indice de fertilité estimé sur un jeu de données indépendant (EcoPlant) présente une gamme de valeurs comparable à celle estimée sur les 143 placettes de cette thèse. La relation entre l'IF estimé par le milieu et la probabilité de présence du sapin calculée sur les 323 placettes est très mauvaise (Fig. 14), ce qui montre que le milieu n'influe pas de la même façon sur la probabilité de présence et sur la croissance du sapin. Il semble donc nécessaire d'étudier le lien niche-croissance en analysant l'effet de chacun des facteurs écologiques séparément.

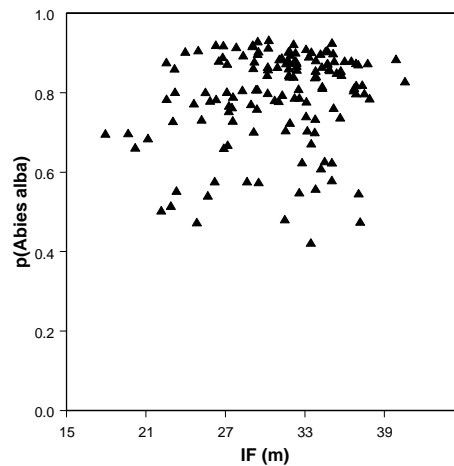


Figure 13. Relation entre l'indice de fertilité (IF) mesuré dans les 143 placettes et la probabilité de présence du sapin, $p(\text{Abies alba})$, estimé à partir du modèle de régression logistique ajusté à l'échelle nationale [Eq.1 ; cf 3.1].

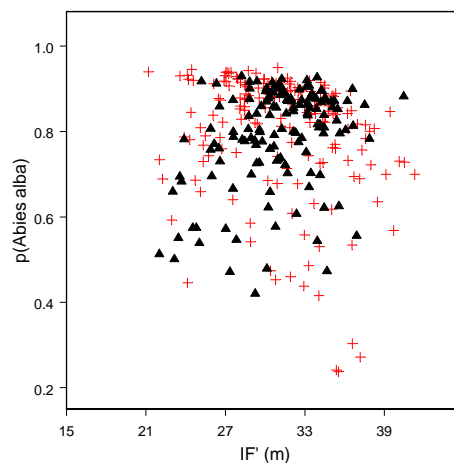


Figure 14. Relation entre l'indice de fertilité estimé par le milieu (IF', modèle 4 du Tableau 1 ; cf 2.2) et la probabilité de présence du sapin, $p(\text{Abies alba})$, pour les 143 placettes de thèse (triangles noirs) et 180 placette d'EcoPlant (croix rouges).

Le Tableau 5 confronte les deux modèles (niche et IF) et indique l'effet des principaux facteurs abiotiques sur les variables dépendantes. On constate que le climat, la disponibilité en eau du sol (bilan hydrique) et la nutrition, à travers différentes variables, agissent sur la niche et sur la croissance. Bien qu'il s'agisse globalement des mêmes facteurs, un plus grand nombre de variables du milieu sont déterminantes pour la croissance par rapport à la niche, et selon le facteur, les variables concernées et leur sens ne sont pas les mêmes sur l'IF et sur la probabilité de présence du sapin.

Tableau 5. Effet des variables du milieu dans le modèle : (a) de régression linéaire multiple (RLM) expliquant la variabilité de l'indice de fertilité (IF) ajusté sur 143 relevés; (b) de régression logistiques (Rlog) ajusté sur 2987 relevés utilisés pour prédire la probabilité de présence du sapin, $p(\textit{Abies alba})$.

Facteur	Variable predictrice	Variable dépendante selon modèle	
		^(a) IF (modèle milieu; RLM)	^(b) $p(\textit{Abies alba})$ (modèle France; RLog)
Climat	TM _{Fevrier}	+	
	altitude	-	+ -
Bilan hydrique			
	- climatique		
	Ouest-Est	+	
	ALT ₁ *BH _{Mai}	+	
	IAridité _{Juin}		-
	- édaphique		
	ALT ₁ *CU ₁₀₀	-	
Nutrition			
	C:N ratio	-	
	ln(AI _{Horizon-B})	-	
	ln(H _{Horizon-B})	-	
	pH _{Horizon-A}		-+

Climat

Des altitudes les plus faibles (350 m) jusqu'à 700 m environ, l'effet thermique de l'altitude se traduit par une faible baisse de la croissance en hauteur. Pour ce même gradient, la probabilité de présence du sapin augmente fortement pour atteindre son maximum à 710 m. Pour les altitudes supérieures à 700 m, la niche et l'IF décroissent simultanément de façon faible jusqu'à environ 1000 m et plus fortement ensuite.

Bilan hydrique

Pour la croissance en hauteur comme pour la niche, le sapin est une essence exigeante vis-à-vis du bilan hydrique. Dans les deux cas, c'est surtout le bilan hydrique climatique qui est important. C'est la période de fin de printemps (mai - juin) qui joue sur la croissance à travers le bilan hydrique de mai et sur la niche à travers celui de juin. L'indice d'aridité, intégré dans le modèle de niche, indique que c'est la partie déficitaire du bilan hydrique qui conditionne la présence du sapin. L'effet significatif du bilan hydrique sur la hauteur, seulement aux altitudes les plus basses présentant les plus forts déficits hydriques, indique également une forte sensibilité de la croissance au stress hydrique printanier. Les facteurs locaux liés au bilan hydrique, exposition et bilan des apports et départs latéraux en eau, influent sur la croissance mais pas sur la niche. Le sapin présente donc une baisse de probabilité significative dans les zones de surfaces importantes (altitudes extrêmes) où il se développe mal en hauteur. Sa fréquence n'est par contre pas affectée lorsque les zones défavorables à sa croissance sont peu étendues (topographie ou exposition à bilan hydrique défavorables). Une dispersion continue des zones favorables aux zones proches défavorables pourrait expliquer ce phénomène.

Niveau trophique

Dans la gamme de niveaux d'acidité du massif Vosgien (pHeau de l'horizon A compris entre 3 et 5,5), la probabilité de présence du sapin a tendance à diminuer avec le pH alors que sa croissance augmente. Ceci traduit le fait que les milieux à bonne richesse azotée (rapport C:N faible) et absence d'acidité du sol (taux faible à nul en Al et H) sont favorables pour la croissance en hauteur. La forte fréquence du sapin dans les milieux acides, montre qu'il peut s'installer dans des milieux qui sont défavorables à sa croissance. La baisse de la probabilité de présence du sapin dans les milieux riches, qui reste limitée, peut être attribuée à la compétition qu'il subit par des essences comme *Carpinus betulus* à basse altitude et *Acer pseudoplatanus* dans les altitudes plus élevées (voir Fig. 3 ; chapitre 2). En effet, les niveaux de compétition augmentent dans les milieux favorables d'un point de vue nutritionnel, comme cela a été montré à l'échelle de la France par Coudun et Gégout (2005). Outre ces phénomènes d'interaction négative inter-spécifique, des relations négatives intra-spécifiques sur la régénération ont été mis en évidence dans les milieux mésotrophe à eutrophe du massif Vosgien. Ils ont été attribués à des effets d'allélopathie des individus adultes sur la régénération (Drapier, 1983; Becker et Drapier, 1984; 1985).

Finalement, seules les variables liées à la disponibilité en eau jouent de façon analogue sur la croissance et la probabilité de présence du sapin dans le massif Vosgien, ce qui confirme le caractère exigeant de cette essence vis-à-vis de l'humidité. L'altitude comme les effets trophiques produisent des effets contraires, au moins partiels, sur la niche et la croissance. Cette différence marquée d'effets des facteurs explique l'absence de relation entre l'indice de fertilité et la niche.

Il est d'autre part probable que la croissance absolue d'une essence est un déterminant de la niche moins pertinent que sa croissance relative par rapport aux autres essences qui l'accompagnent dans les peuplements. En outre, les processus de régénération sont largement connus comme plus déterminants pour la distribution des espèces que la performance en croissance (Grubb 1977 ; Gross et Werner, 1982). Violle et al (2005) insistent également sur la capacité de reproduction comme un déterminant majeur de la niche d'une espèce. Les capacités d'installation et de reproduction, qui n'ont pas été abordées dans le cadre de notre étude, sont donc des éléments nécessaires à prendre en compte avec la capacité de croissance pour expliquer la survie à long terme des essences. De nombreux travaux relatifs à ce sujet seront certainement nécessaires avant de mieux comprendre la part prise par chacun de ces éléments dans le déterminisme de la niche écologique des espèces.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

L'écologie et la croissance du sapin ont été étudiées dans les peuplements adultes du massif Vosgien. Pour l'étude de la croissance, un plan d'échantillonnage a conduit à échantillonner les sept types de peuplements à base de sapin les plus fréquents du massif de façon équilibrée dans les gammes de niveau trophique et de conditions climatiques de la région. Ce plan d'échantillonnage a été complètement mis en œuvre par la réalisation d'au moins trois placettes dans chacune de ses 45 strates. L'analyse de ces données et de celles d'une sélection de placettes issues de la base de relevés phytoécologiques EcoPlant a mis en évidence les facteurs écologiques qui contrôlent la distribution et la croissance en hauteur et en diamètre du sapin dans les conditions naturelles du massif.

Compétition

L'étude de la niche dans les Vosges a mis en évidence le positionnement écologique du sapin par rapport aux principales essences sociales du massif : le gradient de bilan hydrique climatique de fin de printemps (corrélé à l'altitude) détermine la présence de chêne sessile dans les milieux à bilan hydrique négatif (basses altitudes), du sapin dans les milieux à bilan hydrique nul à positif et de l'épicéa dans les milieux aux bilans hydriques les plus favorables. Le hêtre est fréquent dans toute la gamme de ce facteur dans le massif.

Pour le sapin, la croissance en diamètre et en hauteur des arbres est sensible aux deux composantes de la compétition : le stock sur pied et la composition en espèces. L'effet du volume sur pied du peuplement sur la croissance radiale individuelle est bien connu des forestiers : il est à la base des opérations d'éclaircie. Mais, ce travail de thèse met aussi en évidence le rôle de la compétition interspécifique sur la croissance en hauteur et en diamètre du sapin. L'épicéa est l'espèce qui joue le rôle le plus important sur la croissance du sapin : en présence d'épicéa, et les conditions étant égales par ailleurs, le sapin aura une croissance plus importante en hauteur et plus faible en diamètre. La vitesse de croissance de l'épicéa étant plus rapide, ce phénomène est interprété comme une allocation des éléments de croissance au profit de la croissance primaire et au détriment de la croissance secondaire pour permettre au sapin le maintien de l'accès à la lumière. En mélange avec des essences feuillues dont les différences de croissance avec le sapin ne sont pas si contrastées, la hauteur dominante du sapin est plus faible que celle atteinte en sapinière pure.

Niveau trophique

La distribution du sapin est peu sensible aux conditions nutritionnelles du milieu alors que sa croissance, en hauteur et en diamètre, s'avère très sensible à ce facteur. La quantité d'aluminium échangeable du sol influe négativement sur la croissance en hauteur et en diamètre du sapin au stade adulte dans les conditions naturelles. Ce résultat confirme les observations sur la toxicité de l'aluminium déjà mises en évidence en conditions contrôlées sur les plantules. En revanche, le phosphore, le calcium, le magnésium et le potassium n'ont pas d'effet apparent sur la croissance du sapin. Une meilleure nutrition azotée des sols, traduite par une baisse du C/N de l'horizon organominéral, conduit à une amélioration de la croissance en hauteur du sapin. L'analyse approfondie du lien entre le C:N mesuré en 2000 et 2001 et la croissance radiale du sapin met en évidence un effet de la nutrition azotée jusqu'aux années 1970. L'importance accrue des phénomènes de sécheresse et celle des apports azotés au cours du 20^{ème} siècle pourraient expliquer l'absence d'effet dans les 20 dernières années : la nutrition azotée ne semble plus être actuellement un facteur limitant de la croissance en diamètre du sapin.

Conditions hydriques

Les conditions hydriques des sites se sont révélées essentielles pour la niche comme pour la croissance du sapin. Le bilan hydrique climatique de la fin du printemps conditionne la présence et la croissance en hauteur du sapin. Plus précisément le bilan hydrique printanier est limitant pour la croissance en hauteur du sapin pour les altitudes inférieures à 600 m dans le massif Vosgien. Cette limite reste cependant modérée et la croissance en hauteur du sapin reste élevée à basse altitude. Le bilan hydrique climatique n'a, par contre, pas d'effet significatif sur la croissance en diamètre du sapin. Ce sont les réserves en eau du sol, déterminées par la réserve utile et plus encore par les apports ou départs latéraux liés à la topographie, qui conditionnent sa croissance radiale. Un déphasage temporel de la croissance en hauteur par rapport à la croissance en diamètre pourrait expliquer ce phénomène : une croissance primaire qui se déroulerait tôt au printemps aurait toujours lieu pendant une période à réserve en eau du sol élevée ou très élevée ; une croissance secondaire qui se déroulerait plus tardivement pourrait être affectée par les baisses des réserves en eau du sol, plus fréquentes à mesure que la saison avance.

Conditions thermiques

Les conditions thermiques agissent de façon significative sur la distribution et la croissance en hauteur du sapin. L'effet favorable de l'exposition Est sur la croissance est probablement liée à des conditions du milieu fraîches sans être trop froides. L'effet négatif de l'altitude est presque nul dans les gammes inférieures à 600 m, se fait sentir à partir de 750 m où les températures hivernales sont plus basses, et augmente après 900 mètres pour être très fort à proximité des crêtes. A cet effet de l'altitude, s'ajoute l'effet négatif des températures de février. Des bris de cimes, liées à la neige pourraient expliquer en bonne partie ce double effet. Cette hypothèse est cohérente avec l'absence d'effet de l'altitude observé à partir des données sur la croissance en diamètre du sapin.

Effet global des conditions climatiques

Les altitudes proches de 700 m sont les plus favorables dans les Vosges pour la présence et la croissance du sapin. La compétition par les espèces sociales a diminué du fait de la disparition du Chêne et du Charme à cette altitude. L'équilibre entre températures et précipitations est très favorable à la croissance : les températures hivernales ne sont pas encore trop froides et les précipitations sont déjà élevées. La baisse faible de la croissance et forte de la probabilité de présence pour les faibles altitudes pourrait être liée à une plus forte croissance relative des compétiteurs feuillus du sapin dans les milieux présentant des restrictions hydriques et une saison de végétation plus longue. A altitude supérieure à 700 m, la probabilité de présence et la croissance du sapin diminuent de façon parallèle du fait, probablement, des rigueurs thermiques et de la compétition du hêtre et de l'épicéa.

Effets possibles des changements à long terme du climat

Une augmentation des températures à précipitations constantes, qui correspond à un scénario plausible d'évolution du climat, devrait entraîner une augmentation de la croissance en hauteur du sapin dans ses conditions optimales : dans les zones d'altitude caractérisées par les plus fortes précipitations du massif, les températures qui limitaient la croissance deviendraient plus favorables. Cette zone de forte croissance se situera à altitude d'autant plus élevée que l'augmentation des températures sera forte (un changement de température de 0,6°C est compensé théoriquement par une différence d'altitude de 100 m). A altitude moyenne, une augmentation de température devrait favoriser la probabilité de présence du Chêne et du Charme au détriment de celle du sapin sans que la croissance de ce dernier soit fortement affectée. L'équilibre entre les feuillus sociaux et le sapin sera d'autant plus favorable à ce dernier

que les précipitations seront élevées. Le sapin pourrait en outre maintenir une forte croissance radiale dans les situations édaphiques à forte réserve en eau. A l'opposé, à basse altitude dans la limite inférieure de sa distribution, le sapin sera certainement davantage affecté par les phénomènes de sécheresse estivale que les essences avec qui il coexiste (e.g. chêne, hêtre, pin sylvestre) ce qui pourrait conduire à son remplacement à terme, par le chêne, le hêtre ou le pin sylvestre en milieu mésotrophe à oligotrophe, et par le charme en milieu riche. Une action des forestiers qui limiterait la compétition devrait logiquement retarder le remplacement du sapin dans les zones devenues peu favorables pour lui à moyenne altitude sans perte importante de production. De même, en altitude où les conditions deviendraient favorables à la présence et à la croissance du sapin, l'action du sylviculteur jouerait un rôle important dans l'équilibre de la compétition entre le sapin, le Hêtre et l'épicéa.

Perspectives

L'analyse conjointe de la croissance en hauteur et radiale avec les conditions de milieu, a montré un déterminisme écologique distinct pour les deux composantes de la croissance des arbres. Une conséquence de cela est que la loi de Eichhorn (mise en évidence par Eichhorn, 1904, pour les sapinières en Forêt Noire) qui implique que la croissance en diamètre ne dépend que de la croissance en hauteur et de la densité, n'est pas valide pour le sapin dans l'ensemble du massif vosgien. Ce phénomène devrait être étudié pour d'autres essences sur des larges gradients écologiques et pris en compte dans les futures recherches qui porteront sur la croissance et la production des essences, pures et en mélange.

L'analyse fine des phénomènes de compétition entre sapin, hêtre, chêne et épicéa a été abordée dans cette thèse sous l'angle de la réponse du sapin à la compétition, dans différentes conditions de milieux. Dans le cadre d'une meilleure compréhension de l'effet des changements climatiques sur les peuplements forestiers, l'analyse comparée de la croissance en diamètre et en hauteur du sapin et de ses principaux compétiteurs par rapport aux gradients climatiques et nutritionnels, est une étape qui peut être abordée rapidement à partir du jeu de données recueilli. Cette analyse fine de la croissance comparée des différentes espèces, devrait être liée à celle des capacités de reproduction et d'installation de ces essences pour mieux prédire l'évolution future des peuplements forestiers du massif Vosgien.

BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE

- Aber, J.D., Nadelhoffer, K.J., Steudler, P. & Melillo, J.M. (1989) Nitrogen saturation in northern forest ecosystems. *BioScience*, **39**, 378–386.
- Aarssen, L.W. & Keogh, T. (2002) Conundrums of competitive ability in plants: what to measure? *Oikos*, **96**, 531-542.
- Akaike, H. (1973) *Information theory as an extension of the maximum likelihood principle*. Second Symposium on Information Theory (ed. by B. N. Petrov & F. Csaki), Akademiai Kiad, Budapest, 267-281.
- André, F. & Ponette, Q. (2003) Comparison of biomass and nutrient content between oak (*Quercus petraea*) and hornbeam (*Carpinus betulus*) trees in a coppice-with-standards stand in Chimay (Belgium). *Annals of Forest Science*, **60** (6), 489-502.
- Assmann, E., (1970) *The Principles of Forest Yield Study. Studies in the Organic Production, Structure, Increment and Yield of Forest Stands*. Pergamon Press, Oxford.
- Augusto, L., Ranger, J., Ponette, Q. & Rapp, M. (2000) Relationships between forest tree species, stand production and stand nutrient amount. *Annals of Forest Science* **57**, 313-324.
- Austin, M.P. (1990) *Community theory and competition in vegetation*. In, Perspectives in plant competition. Academic Press, New York, New York, USA, 215–239
- Austin, M.P. (2002) Spatial prediction of species distribution: An interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, **157** (2-3), 101-118.
- Austin, M.P., Cunningham, R.B. & Good, R.B. (1983) Altitudinal distribution in relation to other environmental factors of several Eucalypt species in Southern New South Wales. *Australian Journal of Ecology*, **8**, 169-180.
- Austin, M.P., Cunningham, R.B. & Fleming, P.M. (1984) New approaches to direct gradient analysis using environmental scalars and statistical curve-fitting procedures. *Vegetatio*, **55**, 11-27.
- Austin, M.P. & Meyers, J.A. (1996) Current approaches to modelling the environmental niche of eucalyptus: implication for management of forest biodiversity. *Forest Ecology and Management*, **85**, 95-106.
- Badeau, V., Becker, M., Bert, D., Dupouey, J.L., Lebourgeois, F. & Picard, J.F. (1996) Long-Term Growth Trends of Trees: *Ten Years of Dendrochronological Studies in France*. In: Spiecker, H., Mielikäinen, K., Köhl, K., Skovsgaard, J.P., 1996. Growth Trends in European Forests. Springer, Berlin. 167-181.
- Badeau, V., Dupouey, J.L., Cluzeau, C., Drapier, J. & Le Bas, C. (2004) *Modélisation et cartographie de l'aire climatique potentielle des grandes essences forestières françaises*, Rep. No. ECOFOR 2002.17, INRA 4154 B. INRA, Nancy.
- Baize, D. & Girard, M.C. (1992) *Référentiel Pédologique, principaux sols d'Europe*. AFES, INRA, Paris.
- Baize, D. & Jabiol, B. (1995) *Guide pour la description des sols*. INRA, Paris.

- Balseinte, R. (1966) *Climats montagnards et stations climatiques d'altitude en France*. CNRS, Paris.
- Barber, V.A., Juday, G.P. & Finney, B.P. (2000) Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress. *Nature*, **405**, 668-673.
- Barthod, C. (1996) Sustainable management of temperate forests: the roots of the present international debate. *Revue Forestière Française*, **48**, 13-22.
- Bartoli, C. (1966) Etude Ecologique sur les associations forestières de la Haute-Maurienne. *Annales des Sciences Forestières* **23**(3), 432-761.
- Becker, M. (1982) Influence relative du climat et du sol sur les potentialités forestières en moyenne montagne. Exemple des sapinières à fétuque (*Festuca sylvatica*) dans les Vosges alsaciennes. *Annales des Sciences Forestières*, **39**, 1-32.
- Becker, M. (1987) Bilan de santé actuel et rétrospectif du sapin (*Abies alba* Mill) dans les Vosges. Etude écologique et dendrochronologique. *Annales des Sciences Forestières*. **44**, 379-402.
- Becker, M. (1989) The role of climate on present and past vitality of silver fir forests in the Vosges Mountains of northeastern France. *Canadian Journal of Forest Research*, **19**, 1110-1117.
- Becker, M. & Drapier, J. (1984) Rôle de l'allélopathie dans les difficultés de régénération du sapin (*Abies alba* Mill). I. Propriétés phytotoxiques des hydrosolubles d'aiguilles de sapin. *Acta Oecologica Oecologia Plantarum*, **5** (19), 347-356.
- Becker, M. & Drapier, J. (1985) Rôle de l'allélopathie dans les difficultés de régénération du sapin (*Abies alba* Mill.) II. Etude des lessivats naturels de feuillage de litière et d'humus. *Acta Oecologica, Oecologia Plantarum*, **6** (20), 31-40.
- Becker, M. & Le Goff, N. (1988) Diagnostic stationnel et potentiel de production. *Revue Forestière Française*, **40**, 29-43.
- Becker, M. & Lévy, G. (1988) A propos du dépérissement des forêts : climat, sylviculture et vitalité de la sapinière vosgienne. *Revue Forestière Française*, **40**, 345-358.
- Begon, M., Harper, J.L., & Townsend, C. (1996) *Ecology: individuals, populations and communities*, Third ed., Blackwell Science.
- Benichou, P. & Le Breton, O. (1987) Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques. *La Météorologie*, **7**, 23-34.
- Bergès, L., Chevalier, R., Dumas, Y., Franc, A. & Gilbert, J.-M. (2005) Sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) site index variations in relation to climate, topography and soil in even-aged high-forest stands in northern France. *Annals of Forest Science*, **62**, 391-402.
- Bergmeier, E. & Dimopoulos, P. (2001) *Fagus sylvatica* forest vegetation in Greece: Syntaxonomy and gradient analysis. *Journal of Vegetation Science*, **12**(1), 109-126.

- Bert, G.D. (1993) Impact of ecological factors, climatic stresses, and pollution on growth and health of silver fir (*Abies alba* Mill.) in the Jura mountains: an ecological and dendrochronological study. *Acta Oecologica*, **14** (2), 229-246
- Bolliger, J., Kienast, F. & Zimmermann, N.E. (2000) Risks of global warming on montane and subalpine forests in Switzerland - a modeling study. *Regional Environmental Change*, **1**, 99-111.
- Bonneau, M. (1995) *Fertilisation des forêts dans les milieux tempérés. Théorie, bases du diagnostic, conseils pratiques, réalisations expérimentales*. ENGREF, Nancy.
- Bonneau, M. (2005) Evolution of the mineral fertility of an acidic soil during a period of ten years in the Vosges mountains (France). Impact of humus mineralisation. *Annals of Forest Science*, **62**(3), 253-260.
- Bonneau, M., Faivre, P., Gury, M., Hetier, J.M. & Le Tacon, F. (1978) *Carte pédologique de France au 1/100.000 : St Dié. Notice explicative*. INRA, Versailles.
- Bossuat, H. (1990) *Ebauche d'un modèle de croissance de l'Epicéa commun à partir de données expérimentales (Dispositif de l'INRA)*. Rapport de DEA. ENGREF, Nancy.
- Bowden, R.D., Davidson, E., Savage, K., Arabia, C. & Steudler, P. (2004) Chronic nitrogen additions reduce total soil respiration and microbial respiration in temperate forest soils at the Harvard Forest. *Forest Ecology and Management*, **196**, 43–56.
- Braun-Blanquet, J. (1932) *Plant sociology, the study of plant communities*. Mc Graw Hill Book, New York.
- Brêthes, A., Brun, J.J., Jabiol, B., Ponge, J.F. & Toutain, F. (1995) Classification of forest humus forms, a French proposal. *Annales des Sciences Forestières*, **52**, 535-546.
- Brisse, H., De Ruffray, P., Grandjouan, G. & Hoff, M. (1995) European vegetation survey - La banque de données phytosociologiques SOPHY. *Annali di Botanica*, **53**, 177-223.
- Brunet, J. & Falkengren-Grerup, U., Tyler, G. (1997) Pattern and dynamics of the ground vegetation in south Swedish *Carpinus betulus* forests, Importance of soil chemistry and management. *Ecography*, **20**, 513-520.
- Bunn, A.G., Waggoner, L.A. & Graumlich, L.J. (2005) Topographic mediation of growth in high elevation foxtail pine (*Pinus balfouriana* Grev. et Balf.) forests in the Sierra Nevada, USA. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 103–114.
- Cachan, P. (1974) Etude bioclimatique du Massif Vosgien. *Bulletin de l'E.N.S.A.I.A. de Nancy*, **16**(1-2), 1-45.
- Cajander, A. K. (1926) The theory of forest types. *Acta Forestalia Fennica*, **29**(3), 1-108.
- Caldwell, M.M., Manwaring, J.H. & Durham, S.L. (1996) Species interactions at the level of fine roots in the field: influence of soil nutrient heterogeneity and plant size. *Oecologia*, **106**, 440-447.

- Callaway, R.M., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Michalet, R., Paolini, R., Pugnaire, F.I., Newingham, B., Aschehoug, E.T., Armas, C., Kikodze, D. & Cook, B.J. (2002) Positive interactions among plants increase with stress. *Nature*, **417**, 844-848.
- Canham, C.D., LePage, P.T. & Coates, K.D. (2004) A neighborhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding. *Canadian Journal of Forest Research*, **34**, 378-787.
- Chen, H.Y.H., Klinka, K. & Kabzems, R.D. (1998) Site index, site quality, and foliar nutrients of trembling aspen: relationships and predictions. *Canadian Journal of Forest Research*, **28**, 1743-1755.
- Chen, H.Y.H. & Klinka, K. (2003) Aboveground productivity of western hemlock and western redcedar mixed-species stands in southern coastal British Columbia. *Forest Ecology and Management*, **184**, 55-64.
- Choisnel, E., Jacq, V., Guehl, J.M. & Aussenac, G. (1990) Simulation of the variability of winter photosynthesis of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) under French climatic conditions. *Annales des Sciences Forestières*, **47**, 495-508.
- Choler, P., Michalet, R. & Callaway, R.M. (2001) Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology*, **82**, 3295-3308.
- Clutter, J.L., Fortson, J.C., Pienaar, L.V., Brister, G.H. & Bailey, R.L. (1983) *Timber Management: A Quantitative Approach*. Wiley, London.
- Coudun, C. & Gegout, J.C. (2005) Ecological behaviour of herbaceous forest species along a pH gradient: a comparison between oceanic and semicontinental regions in northern France. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 263-270.
- Curtis, R.O. & Reukema, D.L. (1970) Crown development and site estimates in a douglas-fir plantation spacing test. *Forest Science*, **16**, 287-301.
- Dambrine, E., Le Goaster, S. & Ranger, J. (1991) Croissance et nutrition minérale d'un peuplement d'épicéa sur sol pauvre. II Prélèvement racinaire et translocation d'éléments minéraux au cours de la croissance. *Acta Œcologica*, **12**(6), 791-808.
- Dambrine, E., Ulrich, E., Cénac, N., Durand, P., Gauquelin, T., Mirabel, P., Nys, C., Probst, A., Ranger, J. & Zéphoris, M. (1995) Atmospheric deposition in France and possible relation with forest decline. *Forest decline and atmospheric deposition effects in the French mountains* (ed. by G. Landmann and M. Bonneau), pp. 177-200. Springer, Berlin.
- Dambrine, E., Pollier, B., Poszwa, A., Ranger, J., Probst, A., Viville, D., Biron, P. & Granier, A. (1998) Evidence of current soil acidification in spruce stands in the Vosges mountains, North-eastern France. *Water, Air, and Soil Pollution*, **105**, 43-52.
- De Martonne, E. (1926) Une nouvelle fonction climatologique: l'Indice d'Aridité. *La Météorologie*, **2**(2), 449-458.
- Décourt, N. (1973) Production primaire, production utile: méthode d'évaluation, indices de productivité. *Annals of forest Science*, **26**, 219-238.

- DERF (2000) *Les indicateurs de gestion durable des forêts françaises*. Ministère de l'Agriculture et du Développement Rural. Direction de l'Espace Rural et de la Forêt, Paris.
- Desplanque, C., Rolland, C. & Michalet, R. (1998) Dendroecological comparison of silver fir (*Abies alba*) and Norway spruce (*Picea abies*) in an alpine valley in France. *Canadian Journal of Forest Research*, **28** (5), 737-748
- Dhôte, J.F., 2005. *Implication of Forest Diversity in Resistance to Strong Winds*. In: Scherer-Lorenzen, M., Körner, C., Schulze, E.-D. (Eds.), *Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal Systems*. Springer Vlg, Berlin, 291-307.
- Diekmann, M. (1996) Ecological behaviour of deciduous hardwood trees in Boreo-nemoral Sweden in relation to light and soil conditions. *Forest ecology and management*, **86**, 1-14.
- Diekmann, M. (2003) Species indicator values as an important tool in applied plant ecology: A review. *Basic and Applied Ecology*, **4**(6), 493-506.
- Diekmann, M. & Falkengren-Grerup, U. (1998) A new species index for forest vascular plants: development of functional indices based on mineralization rates of various forms of soil nitrogen. *Journal of Ecology*, **86**, 269-283.
- Dion, J. (1985) *Les forêts vosgiennes. Etude biogéographique*. Thèse de l'université de Lille, Lille.
- Drapier, J. (1983) *Les difficultés de régénération des sapinières vosgiennes. Importance de l'humus et rôle de l'allélopathie*. Thèse Doctorale. Université de Nancy I, Nancy.
- Drapier, N. (1988) *Eléments pour une typologie forestière de la Vôge*. ENGREF-Université de Nancy I, Nancy.
- Duchaufour, P. (1989) Pédologie et groupes écologiques. I. Rôle du type d'humus et du pH. *Bulletin d'Ecologie*, **20**(1), 1-6.
- Duchaufour, P. (1989) Pédologie et groupes écologiques. II Rôle des facteurs physiques : aération et nutrition en eau. *Bulletin d'Ecologie* **20**(2), 99-107.
- Duchaufour, P. & Bonneau, M. (1959) Une méthode nouvelle de dosage du phosphore assimilable dans les sols forestiers. *Bulletin de l'Association Française d'étude du sol*, **4**, 193-198.
- Duchaufour, P., Pardé, J., Jacamon, M. & Debazac, E. (1958) Un exemple d'utilisation pratique de la cartographie des stations: la forêt du Ban d'Etival (Vosges). *Revue Forestière Française*, **10**, 597-630.
- Duchaufour, P. & Toutain, F. (1985) Apport de la pédologie à l'étude des écosystèmes. *Bulletin d'Ecologie*, **17**(1), 1-9.
- Duplat, P. (1989) *Indice de fertilité basé sur un modèle de croissance en hauteur*. In: Buffet, M., Girault, D. (Eds.), *Station forestière, production et qualité des bois: éléments méthodologiques*. Cemagref, Paris, 51-71.

- Eichhorn, F. (1904) Beziehungen zwischen Bestandshöhe und Bestandsmasse. *Allgemeine Forst-und Jagdzeitung*, **80**, 45-49.
- Elgersma, A.M. & Dhillion S.S. (2002) Geographical variability of relationships between forest communities and soil nutrients along a temperature-fertility gradient in Norway. *Forest Ecology and Management*, **158** (1-3), 155-168.
- Elith, J. & Burgman, M.A. (2002) *Predictions and their validation: rare plants in the Central Highlands, Victoria, Australia*. In: Wall, B. (Eds.), Predicting species occurrences: Issues of accuracy and scale. Island Press, Covelo, California, Ch. **24**, 303-313.
- Ellenberg, H. (1988) *Vegetation ecology of Central Europe*. Fourth ed., Cambridge University Press, Cambridge.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W. & Paulißen, D. (1992) Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta geobotanica*, **18**, 1-248
- Falkengren-Grerup, U., Brunet, J. & Quit, M.E. (1995) Sensitivity of plants to acidic soils exemplified by the forest grass *Bromus benekenii*. *Water Air and Soil Pollution*, **85**, 1233-1238.
- Ferris, R., Peace, A.J., Humphrey, J.W. & Broome, A.C. (2000) Relationships between vegetation, site type and stand structure in coniferous plantations in Britain. *Forest Ecology and Management* **136**, 35-51.
- Fielding, A.H. & Bell, J.F. (1997) A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* **24**, 38-49.
- Franc, A., Gourlet-Fleury, S. & Picard, N. (2000) *Une introduction à la modélisation des forêts hétérogènes*. ENGREF, Nancy.
- Fritts, H.C. (1971) Dendroclimatology and Dendroecology. *Quaternary Research*, **1**, 419-449.
- Fritts, H.C. (1976) *Tree-Rings and Climate*. Academic Press Inc., London.
- Galloway, J.N. (1995) Acid deposition, Perspectives in time and space. *Water Air and Soil Pollution*, **85**, 15-24.
- Galloway, J.N., Schlesinger, W.H., Levy, H., Michaels, A. & Schnoor, J.L. (1995) Nitrogen-fixation — anthropogenic enhancement-environmental response. *Global Biogeochemical Cycles*, **9**, 235–252.
- Garcia, O. (1994) The state-space approach in growth modelling. *Canadian Journal of Forest Research*, **24**, 1894-1903.
- Gaudet, C.L. & Keddy, P.A. (1988) A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits. *Nature*, **334**, 242-243.
- Gégout, J.-C. (1995) Etude des relations entre les ressources minérales du sol et la végétation forestière dans les Vosges. Université de Nancy I, Nancy. 215p.
- Gégout, J.-C. & Houllier, F. (1996) Canonical correspondance analysis for forest site classification. A case study. *Annales des Sciences Forestieres*, **53**, 981-990.

- Gégout, J.-C., Coudun, C., Brisse, H. & Berges, L. (2002) *Comportement écologique des espèces forestières vis-à-vis du climat et du sol en France. Application à l'évaluation des charges critiques d'acidité et d'azote*. ENGREF, Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois. Rapport final de la convention de recherche ADEME/ENGREF n° 99 62 003, Nancy.
- Gégout, J.-C., Hervé, J.-C., Houllier, F. & Pierrat, J.-C. (2003) Prediction of forest soil nutrient status using vegetation. *Journal of Vegetation Sciences*, **14**, 55-62.
- Gégout, J.-C., Coudun, C., Bailly, G. & Jabiol, B. (2005) EcoPlant: A forest site database linking floristic data with soil and climatic variables. *Journal of Vegetation Sciences*, **16**, 257-260.
- Gensac, P. (1967) Les forêts d'épicéa de Tarentaise. Recherche de différents types de Pessières. *Revue Générale de Botanique*, **74**, 425-528.
- GIEC (2001) Bilan 2001 des changements climatiques: Les éléments scientifiques. OMM, PNUD.
- Graae, B.J. & Heskjaer V.S. (1997) A comparison of understorey vegetation between untouched and managed deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management*, **96**, 111-123.
- Grace, J.B. (1990) *On the Relationship between traits and competitive ability*. In: Tilman, D. (Eds.), *Perspectives on plant competition*. Academic Press.
- Grace, J.B., Keough, J. & Guntenspergen, G.R. (1992) Size bias in traditional analysis of substitutive competition experiments. *Oecologia*, **90**, 429-434.
- Grace, J., Norton, D.A. (1990) Climate and growth of *Pinus sylvestris* at its upper altitudinal limit in Scotland: evidence from tree growth-rings. *Journal of Ecology*, **78**, 601-610.
- Grace, J.B. & Tilman, D. (1990) *Perspectives on plant competition*. Academic Press, INC, San Diego, California.
- Gross, K.L. & Werner, P.A. (1982) Colonizing Abilities of 'Biennial' Plant Species in Relation to Ground Cover: Implications for their Distributions in a Successional Sere. *Ecology*, **63**, 921-931.
- Grubb, P.J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, **52**, 107-145.
- Guehl, J.M. (1985) Etude comparée des potentialités hivernales d'assimilation carbonée de trois conifères de la zone tempérée (*Pseudotsuga menziesii* Mirb *Abies alba* Mill et *Picea excelsa* Link). *Annales des Sciences Forestières*, **42**, 23-38.
- Guillet, B. (1972) *Relation entre l'histoire de la végétation et la podzolisation dans Les Vosges*. Thèse de doctorat. Université de Nancy I, Nancy.
- Guisan, A. & Zimmermann, N.E. (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, **135**, 147-186.

- Gundersen, P., Callesen, I. & de Vries, W. (1998a) Nitrate leaching in forest ecosystems is related to forest floor C/N ratios. *Environmental Pollution*, **102**, 403–407.
- Gundersen, P., Emmett, B.A., Kjønaas, O.J., Koopmans, C.J. & Tietema, A. (1998b) Impact of nitrogen deposition on nitrogen cycling in forests: a synthesis of NITREX data. *Forest Ecology and Management*, **101**, 37–55.
- Hagen-Thorn, A., Armolaitis, K., Callesen, I. & Stjernquist, I. (2004) Macronutrients in tree stems and foliage: a comparative study of six temperate forest species planted at the same sites. *Annals of Forest Science*, **61**, 489–498.
- Hägglund, B. & Lundmark, J.-E. (1977) Site index estimation by means of site properties Scots pine and Norway spruce in Sweden. *Studia Forestalia Suecica*, **138**, 1–38.
- Härdtle, W., von Oheimb, G., Westphal, C. (2003) The effects of light and soil conditions on the species richness of the ground vegetation of deciduous forests in northern Germany (Schleswig-Holstein). *Forest Ecology and Management*, **182**, 327–338.
- Hogberg, P., Fan, H.B., Quist, M., Binkley, D. & Tamm, C.O. (2006) Tree growth and soil acidification in response to 30 years of experimental nitrogen loading on boreal forest. *Global Change Biology*, **12**, 489–499.
- Houllier, F., Bouchon, J., Birot, Y. (1991) Modélisation de la dynamique des peuplements forestiers: Etat et perspectives. *Revue Forestière Française*, **XLIII**(2), 87–108.
- Hubert, A. (1986) *Typologie des stations forestières dans la vallée de Masevaux*. Université de Nancy I, Nancy.
- Huntley, B., Berry, P.M., Cramer, W. & McDonald, A.P. (1995) Modelling present and potential future ranges of some European higher plants using climate response surfaces. *Journal of Biogeography*, **22**, 967–1001.
- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding remarks. In Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, Vol. 22, 415–427.
- Iverson, L.R., Prasad A. M. (1998) Predicting abundance of 80 tree species following climate change in the eastern United States. *Ecological Monographs*, **68**(4), 465–485.
- Jamagne, M., Bétrémieux, R., Bégon, J.C., Mori, A. (1977) Quelques données sur la variabilité dans le milieu naturel de la réserve en eau des sols. *Bulletin Technique d'Information du Ministère de l'Agriculture*, 627–641.
- Jussy, J.H., Colin-Belgrand, M., Dambrine, E., Ranger, J., Zeller, B. & Bienaime, S. (2004) N deposition, N transformation and N leaching in acid forest soils. *Biogeochemistry*, **69**, 241–262.
- Keddy, P.A. (1990) *On the Relationship between traits and competitive ability*. In: Tilman, D. (Eds.), *Perspectives on plant competition*. Academic Press, 265–290.
- King, D.A. (1990) The adaptative significance of tree height. *American Naturalist*, **135**, 809–828.

- Klinka, K., Wang, Q., Carter, R.E. (1990) Relationships among humus forms, forest floor nutrient properties, and understory vegetation. *Forest Science*, **36**, 564-581.
- Körner, C. (2003) *Alpine Plant life*. Springer, Berlin.
- Kuylenstierna, J.C.I., Hicks, W.K., Cinderby, S. & Cambridge, H. (1998) Critical loads for nitrogen deposition and their exceedance at European scale. *Environmental Pollution*, **102**, 591-598.
- Lahti, T. (1995) Understorey vegetation as an indicator of forest site potential in southern Finland. *Acta Forestalia Fennica*, **246**, 2-69.
- Landmann, G., Bonneau, M. & Adrian, M. (1987) Le dépérissement du sapin et de l'épicéa commun dans le massif vosgien est-il en relation avec l'état nutritionnel des peuplements? *Revue Forestière Française*, **39** (1), 5-11.
- Landolt, E. (1977) *Ökologische zeigerwerte zur Schweizer flora*. Zürich, Veröff. Geobot. Inst. ETH, Zürich.
- Lanner, R.M. (1985) On the insensitivity of height growth to spacing. *Forest Ecology and Management*, **13**, 143-148.
- Lawesson, J.E. & Oksanen J. (2002) Niche characteristics of Danish woody species as derived from coenoclines. *Journal of Vegetation Science*, **13**(2), 279-290.
- Le Goff, N. & Levy, G. (1984) Productivité du frêne (*Fraxinus excelsior* L.) en région Nord-Picardie. B - étude des relations entre la productivité et les conditions de milieu. *Annales des Sciences Forestières* **41**, 135-170.
- Le Goff, J. & Ottorini, N. (1993) Thinning and climate effects on growth of beech (*Fagus sylvatica* L.) in experimental stands. *Forest Ecology and Management*, **62**, 1-14.
- Leathwick, J.R. & Austin M.P. (2001) Competitive interactions between tree species in New Zealand's old growth indigenous forests. *Ecology*, **82**(9), 2560-2573.
- Lebourgeois, F. (1995) *Etude dendroécologique et écophysiological du pin laricio de Corse (Pinus nigra Arnold spp. laricio Poiret var corsicana) en région Pays de la Loire*. Thèse de l'Université de Paris Sud Orsay en Sciences de la Vie, Paris.
- Lebourgeois, F., Levy, G., Becker, M. & Lefèvre, Y. (1997) Effects of mineral nutrition and soil water conditions on radial growth of Corsican pine in western France. *Annales des Sciences Forestières*, **54** (3), 279-300.
- Lebourgeois, F., Granier, A. & Breda, N. (2001) An analysis of regional climate change in France between 1956 and 1997. *Annals of Forest Science*, **58**, 733-754.
- Lebreton, J. D., Chessel, D., Prodon R., Yoccoz N. (1988) L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances. I. Variables de milieu quantitatives. *Acta OEcologica, OEcologia generalis*, **9**(1), 53-67.
- Lenihan, J. M. (1993) Ecological response surfaces for North American boreal tree species and their use in forest classification. *Journal of Vegetation Science* **4**(5), 667-680.

- Lespagnol, V. (1998) *Construction d'une table de production pour le sapin pectiné sur le massif vosgien*. Office National des Forêts, Service départemental des Vosges, Epinal.
- Linder, S., Benson, M. L., Myers, B. J. & Raison, R. J. (1987) Canopy dynamics and growth of *Pinus radiata*. I. Effects of irrigation and fertilization during a drought. *Canadian Journal of Forest Research*, **17**, 1157-1165.
- Loehle, C. (2003) Competitive displacement of trees in response to environmental change or introduction of exotics. *Environmental Management*, **32**, 106–115.
- MacFarlane, D.W., Green, E.J. & Burkhart, H.E. (2000) Population density influences assessment and application of site index. *Canadian Journal of Forest Research*, **30**, 1472–1475.
- Manel, S., Williams, H.C. & Ormerod, S.J. (2001) Evaluating presence-absence models in ecology: the need to account for prevalence. *Journal of Applied Ecology*, **38**, 921-931.
- Magill, A.H., Aber, J.D., Currie, W.S., Nadelhoffer, K.J., Martin, M.E., McDowell, W.H., Melillo, J.M. & Steudler, P. (2004) Ecosystem response to 15 years of chronic nitrogen additions at the Harvard Forest LTER, Massachusetts, USA. *Forest Ecology and Management*, **196**, 7–28.
- MathSoft, I. (1999) *S-Plus 2000, Programmer's Guide*. MathSoft Inc., Seattle.
- Mayer, H. (1992) *Waldbau auf soziologisch-ökologischer Grundlage*. Gustav Fisher, Stuttgart, Germany.
- McCullagh, P. & Nelder, J.A. (1989) *Generalized linear models*. Chapman & Hall, London, UK.
- McKenzie, D., Peterson, D. W., Peterson, D. L. & Thornton, P. E. (2003) Climatic and biophysical controls on conifer species distributions in mountain forests of Washington State, USA. *Journal of Biogeography*, **30**(7), 1093-1108.
- McKenzie, D., Peterson, D.W. & Peterson, D.L. (2003) Modelling conifer species distributions in mountain forests of Washington State, USA. *Forestry Chronicle*, **79**, 253-258.
- Michalet, R., Gandoy, C., Joud, D., Pages, J. P. & Choler, P. (2002) Plant community composition and biomass on calcareous and siliceous substrates in the northern French Alps: Comparative effects of soil chemistry and water status. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, **34**(1), 102-113.
- Michalet, R., Rolland, C., Joud, D., Gafta, D. & Callaway, R. M. (2002) Associations between canopy and understory species increase along a rainshadow gradient in the Alps: habitat heterogeneity or facilitation? *Plant Ecology*, **165**(2), 145-160.
- Michalet, R., Cadel, G., Joud, D., Pache, G., Pautou, G. & Richard, L. (1998) Synthèse phytoécologique des forêts de l'Arc Alpin. *Ecologie*, **29**(1/2), 99-104.
- Mitrukov, A.E. (1976) Seasonal growth of shoots and needles, and radial increment of the stem, in stands in the *Pinetum cladinosum* of S. Karelia. *Lesovedenie*, **3**, 44-49.

- Moisselin, J.M., Schneider, M., Canellas, C. & Mestre, O. (2002) Les changements climatiques en France au XXe siècle. *La Météorologie*, **38**, 45-56.
- Monserud, R.A., Moody, U. & Breuer, D.W. (1990) A soil-site study for inland Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research*, **20**, 686-695.
- Nieppola, J. (1993) Understorey plants as indicators of site productivity in *Pinus sylvestris* L. stands. *Scandinavian Journal of Forest Research* **8**(1), 49-65.
- Nieppola, J. & Carleton, T. J. (1991) Relations between understorey vegetation, site productivity, and environmental factors in *Pinus sylvestris* L. stands in southern Finland. *Vegetatio*, **93**, 52-72.
- Nishimura, N., Hara, T., Miura, M., Manabe, T. & Yamamoto, S. (2002) Tree competition and species coexistence in a warm-temperate old-growth evergreen broad-leaved forest in Japan. *Plant Ecology*, **164**, 235-248.
- Nohrstedt, H.O. (2001) Response of coniferous forest ecosystems on mineral soils to nutrient additions: a review of Swedish experiences. *Scandinavian Journal of Forest Research*, **16**, 555-573.
- Oberti, D. (1987) *Typologie des stations forestières du massif circonscrit entre Brushe et Giessen (Bas-Rhin)*. Ecole Nationale du Génie Rural des Eaux et des Forêts- Université de Nancy I, Nancy.
- OFEFP (1997) *Critères et indicateurs de la gestion durable des forêts suisses*. Office Fédéral de l'Environnement, des forêts et du paysage, Berne.
- Ohmann, J. L., Spiess, T. A. (1998) Regional gradient analysis and spatial pattern of woody plant communities of Oregon forests. *Ecological Monographs* **68**(2), 151-182.
- Oliver, C.D. & Larson, B.C. (1990) *Forest Stand Dynamics*. Mc-Graw-Hill, New York.
- ONF (1993) *Prise en compte de la diversité biologique dans l'aménagement et la gestion forestière. Guide*. Office National des Eaux et des Forêts, Paris.
- ONF (1993) *Prise en compte de la diversité biologique dans l'aménagement et la gestion forestière. Instruction*. Office National des Eaux et des Forêts.
- ONU (1992) *Déclaration de Rio sur l'Environnement et le Développement. Principes de Gestion des Forêts*. ONU, Rio de Janeiro.
- Pagès, J.P., Pache, G., Joud, D., Magnan, N., Michalet, R. (2003) Direct and indirect effects of shade on four forest tree seedlings in the French Alps. *Ecology*, **84**(10), 2741-2750.
- Pardé, J. & Bouchon, J. (1988) *Dendrométrie*. ENGREF, Nancy.
- Paulsen, J., Weber, U.M. & Körner, C. (2000) Tree growth near treeline: abrupt or gradual reduction with altitude? *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, **32**, 14-20.
- Pfister, L., Drogue, G., El Idrissi, A., Iffly, J.F., Poirier, C. & Hoffmann, L. (2004) Spatial variability of trends in the rainfall-runoff relationship: a mesoscale study in the Mosel basin. *Climatic Change*, **66**, 67-87.

- Picard, J.F. (1995) Evolution de la croissance radiale du Hêtre (*Fagus sylvatica* L) dans les Vosges. Premiers résultats sur le versant lorrain. *Annales de Sciences Forestières*. **52**, 11-21.
- Piedallu, C., Gégout, J.-C. (2007) Multiscale computation of solar radiation for predictive vegetation modelling. *Annals of Forest Science*, **64**, 899-909.
- Piguet, A. (1987) *Typologie des stations forestières dans les Vosges du sud*. Université de Franche-Comté - E.N.G.R.E.F., Nancy.
- Pinto, P.E. & Gégout, J.C. (2005) Assessing the nutritional and climatic response of temperate tree species in the Vosges Mountains. *Annals of Forest Science*, **62** (7), 761-770.
- Pinto, P.E., Gégout, J.C., Hervé, J.C. & Dhôte, J.F. (2008) Respective importance of ecological conditions and stand composition on *Abies alba* Mill. dominant height growth. *Forest Ecology and Management* **255**, 619-629.
- Pinto, P.E., Gégout, J.C., Hervé, J.C. & Dhôte, J.F. (2007) Changes in environmental controls on the growth of *Abies alba* Mill. in the Vosges Mountains, north-eastern France, during the 20th century. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 472-484.
- Plauborg, K. U. (2004) Analysis of radial growth responses to changes in stand density for four tree species. *Forest Ecology and Management*, **183**, 65-75.
- Polomski, J. & Kuhn, N. (1998) *Würzelsysteme*. Paul Haupt Berne, Bern.
- Pretzsch, H. (2005) *Diversity and Productivity in Forests: Evidence from Long-Term Experimental Plots*. In: Scherer-Lorenzen, M., Körner, C., Schulze, E.-D. (Eds.), *Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal Systems*. Springer Vlg, Berlin, 291-307.
- Prodon, R. & Lebreton, J.-D. (1981) Breeding avifauna of a Mediterranean succession: the holm oak and cork oak series in the eastern Pyrénées. 1. Analysis and modelling of the structure gradient. *Oikos* **37**, 21-38.
- Rameau, J.-C. (1985) *Le massif vosgien : végétation naturelle ; types de forêts*. ENGREF, Nancy.
- Rameau, J.-C. (2001) *Place du Sapin (Abies alba) dans les forêts françaises. Evolution patrimoniale de ses habitats*. In: Harmattan (Eds.), *Le Sapin : enjeux anciens, enjeux actuels*, Paris, France, 31-55.
- Rameau, J.-C., Mansion, D., Dumé, G., Timbal, J., Lecointe, A., Dupont, P. & Keller, R. (1989) *Flore forestière française. Guide écologique illustré. Tome 1 : plaines et collines*. Institut pour le Développement Forestier, Paris.
- Rameau, J.-C., Mansion, D., Dumé, G., Timbal, J., Lecointe, A., Dupont, P. & Keller, R. (1993) *Flore forestière française. Guide écologique illustré. Tome 2 : Montagnes*. Institut pour le Développement Forestier, Paris.
- Regent Instruments (1996) *WinDENDRO User's manual*. Université du Québec, Chicoutimi, Canada.

- Reineke, L.H. (1933) Perfecting a stand-density index for even-aged forest. *Journal of Agricultural Research*, **46**, 627-638.
- Retuerto, R., Carballeira, A. (1992) Use of direct gradient analysis to study the climate-vegetation relationships in Galicia, Spain. *Vegetatio*, **101**, 183-194.
- Roche, P., Tatoni, T. & Médail, F., (1998) Relative importance of abiotic and land use factors in explaining variation in woody vegetation in a French rural landscape. *Journal of Vegetation Science*, **9**, 221-228.
- Rol, R. (1937) Contribution à l'étude de la répartition du sapin (*Abies alba* Mill.). *Annales de l'Ecole Nationale des Eaux et Forêts*, **7**(2), 1-68.
- Sakai, S. (1983) Comparative study on freezing resistance of conifers with special reference to cold adaptation and its evolutive aspects. *Canadian Journal of Botany*, **61**, 2323-2332.
- Sánchez-Rodríguez, F., Rodríguez-Soalleiro, R., Español, E., López, C.A. & Merino, A. (2002) Influence of edaphic factors and tree nutritive status on the productivity of *Pinus radiata* D. Don plantations in northwestern Spain. *Forest Ecology and Management*, **171**, 181-189.
- Seynave, I., Gégout, J.-C., Hervé, J.-C., Dhôte, J.-F., Drapier, J., Bruno, E. & Dumé, G. (2005) *Picea abies* site index by environmental factors and understory vegetation: a two-scale approach based on survey databases. *Canadian Journal of Forest Research*, **35**, 1669-1678.
- Seynave, I., Gégout, J.-C., Hervé, J.-C. & Dhôte, J.-F. (2006) Facteurs écologiques et production du hêtre en France. *Forêt-entreprise*, **167**, 41-45.
- Schmidt, A. (1973) Yield level' and site, with special reference to Scots pine. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, **92**, 268-274.
- Schütz, J.-P. (1990) *Silviculture 1. Principe d'éducation des forêts*. Presse Polytechnique et Universitaires Romandes, Lausanne.
- Simard, S.W. & Sachs, D.L. (2004) Assessment of interspecific competition using relative height and distance indices in an age sequence of seral interior cedar-hemlock forests in British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, **34**, 1228-1240.
- Spiecker, H., Mielikäinen, K., Köhl, K. & Skovsgaard, J. P. (1996) *Growth Trends in European Forests*, Springer, Berlin.
- Souchier, B. (1971) Evolution des sols sur roches cristallines à l'étage montagnard (Vosges). *Mémoire du service de la carte géologique d'Alsace et de Lorraine*. **33**, 1-134.
- Stockes, M.A. & Smiley, T.L. (1968) *An introduction to tree-ring dating*, University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Sverdrup, H. & Warfvinge, P. (1993) The effect of soil acidification on the growth of trees, grass and herbs as expressed by the (Ca+Mg+K)/Al ratio. Lund University, Department of Chemical Engineering, Lund, Sweden.

- Szwaluk, K.S. & Strong, W.L. (2003) Near-surface soil characteristics and understory plants as predictors of *Pinus contorta* site index in southwestern Alberta, Canada. *Forest Ecology and Management*, **176**, 13-24.
- Tardif, J., Camarero, J.J., Ribas, M. & Gutiérrez, E. (2003) Spatiotemporal Variability in Tree Growth in the Central Pyrenees: Climatic and Site Influences. *Ecological Monographs*, **73**, 241-257.
- ter Braak, C.J.F. (1986) Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, **67**, 1167-1179.
- ter Braak, C.J.F. & Barendregt, L.G. (1986) Weighted averaging of species indicator values: its efficiency in environmental calibration. *Mathematical Biosciences*, **78**, 57-72.
- ter Braak, C.J.F. & Looman, C.W.N. (1986) Weighted averaging, logistic regression and the Gaussian response model. *Vegetatio*, **65**, 3-11.
- ter Braak, C.J.F., Prentice, I.C. (1988) A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research*, **18**, 271-317.
- Thimonier, A., Dupouey, J.L., Bost, F. & Becker, M. (1994) Simultaneous eutrophication and acidification of a forest ecosystem in North-East France. *New Phytologist*, **126**, 533-539.
- Thorntwaite, C.W., Mather, J.R. (1957) Instructions and tables for computing potential evapotranspiration and the water balance. *Publications in Climatology*, **10**, 183-311.
- Tilman, D. (1982) *Resource competition and community structure*. Princeton University Press.
- Timbal, J. (2002) Retrospective analysis of radial growth in a *Pinus pinaster* thinning experiment in the Landes de Gascogne. Relationship with the water balance. *Annals of Forest Science* **59**, 205-217.
- Tranquillini, W. (1979) *Physiological Ecology of the Alpine Timberline*. Springer-Verlag, New York.
- Turc, L. (1961) Evaluation des besoins en eau d'irrigation. Evapotranspiration potentielle (Formule climatique simplifiée mise à jour). *Annales Agronomiques*, **12**, 13-49.
- Ulrich, B., Mayer, R. & Khanna, P.K. (1980) Chemical changes due to acid precipitation in a loess-derived soil in central Europe. *Soil Science*, **130**, 193-199.
- Vallet, P., Dhôte, J.F., Le Moguédec, G., Ravart, M., Pignard, G. (2006) Development of total aboveground volume equations for seven important forest tree species in France. *Forest Ecology and Management*, **229**, 98-110.
- van Breemen, N., Burrough, P.A., Velthorst, E.J., van Dobben, H.F., de Wit, T., Ridder, T.B. & Reijnders, H.F.R. (1982) Soil acidification from atmospheric ammonium sulphate in forest canopy throughfall. *Nature*, **299**, 548-550.
- Vanclay, J.K. (1994) *Modelling Forest Growth and Yield: Applications to Mixed Tropical Forest*. CAB International, UK.

- van Scholl, L.V., Keltjens, W.G., Hoffland, E. & Breemen, N.V. (2004) Aluminium concentration versus the base cation to aluminium ratio as predictors for aluminium toxicity in *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings. *Forest Ecology and Management*, **195**, 301–309.
- Violle, C., Richarte, J. & Navas, M.L. (2006) Effects of litter and standing biomass on growth and reproduction of two annual species in a Mediterranean old-field. *Journal of Ecology*, **94**, 196-205.
- Vitousek, P.M. & Howarth, R.W. (1991) Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur? *Biogeochemistry*, **13**, 87–115.
- Wang, G.G. (1995) White spruce site index in relation to soil, understory vegetation, and foliar nutrients. *Canadian Journal of Forest Research*, **25**, 29-38.
- Wang, G.G. (2000) Use of understory vegetation in classifying soil moisture and nutrient regimes. *Forest Ecology and Management*, **129**, 93-100.
- Wang, G.G. & Klinka, K. (1997) White spruce foliar nutrient concentrations in relation to tree growth and soil nutrient amounts. *Forest Ecology and Management*, **98**, 89-99.
- Wardle, P. (1980) Ecology and distribution of silver beech (*Nothofagus menziesii*) in the Paringa District, South Westland, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology*, **3**, 23-36.
- Wartenberg, D., Ferson, F., Rohlf, F. (1987) Putting things in order: A critique of detrended correspondence analyses. *The American Naturalist*, **129**, 434-448.
- Weber-Blasschke, G., Claus, M., Rehfuss, K.E. (2002) Growth and nutrition of ash (*Fraxinus excelsior* L.) and sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.) on soils of different base saturation in pot experiments. *Forest Ecology and Management*, **167**, 43-56.
- Wilson, M.V., Mohler, C.L. (1983) Measuring compositional change along gradients. *Vegetatio*, **54**, 129-141.
- Wilson, S.M., Pyatt, D.G., Malcolm, D.C., Connolly, T. (2001) The use of ground vegetation and humus type as indicators of soil nutrient regime for an ecological site classification of British forests. *Forest Ecology and Management*, **40**(2-3), 101-116.
- WMO (2002) *WMO statement on the status of the global climate in 2002*. WMO Press Release N° 684. WMO, Geneva.
- Zeide, B. (1993) Analysis of growth equations. *Forest Science*, **39**, 595-616.

RÉSUMÉ

L'objectif de ce travail était d'étudier la niche écologique et la croissance du sapin (*Abies alba* Mill.) dans les Vosges (Nord-est de la France) en fonction des conditions de milieu et de la compétition inter-spécifique. L'étude de la niche écologique a été réalisée à partir de 325 relevés phytoécologiques issus de la base de données EcoPlant. L'étude de la croissance a été effectuée avec 143 placettes réalisées dans le cadre de ce travail à partir d'un plan d'échantillonnage stratifié selon la composition du peuplement, l'altitude et le niveau trophique du sol. Les sapinières pures ou mélangées sélectionnées pour l'étude de la croissance sont adultes, régulières en âge et les essences associées au sapin sont *Fagus sylvatica*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Quercus petraea* et *Acer pseudoplatanus*. La mesure de variables dendrométriques, climatiques et édaphiques ainsi que le prélèvement des carottes de 3 arbres de chaque essence ont été effectués sur chaque placette. Les analyses des carottes ont été réalisées selon les méthodes classiques de la dendrochronologie. L'indice de fertilité et un indice radial traduisant respectivement la croissance en hauteur dominante et la croissance radiale moyenne du sapin ont été calculés.

La distribution des essences du Massif Vosgien est déterminée par un gradient nutritionnel (taux de saturation, rapport C/N) et par un gradient hydrique (bilan hydrique estival). La niche écologique du sapin à basse altitude recouvre celles de *Quercus petraea*, de *Pinus sylvestris* dans les milieux acides et de *Carpinus betulus* dans les milieux riches chimiquement. A altitude élevée, la niche du sapin recouvre celle de *Picea abies* dans les milieux acides et celle de *Acer pseudoplatanus* en milieu eutrophe. *Fagus sylvatica* est présent dans tous les milieux favorables au sapin.

La relation milieu-croissance n'est pas identique selon qu'il s'agit de la croissance en hauteur ou de la radiale. La première est fortement corrélée aux effets climatiques (altitude, exposition, températures hivernales) et nutritifs (acidité, toxicité aluminique, azote). Le bilan hydrique de printemps et les apports en eau liés à la topographie sont en outre significatifs à basse altitude. Pour la croissance radiale, l'effet des facteurs climatiques est faible à nul, tandis que l'effet de la réserve utile et de la topographie devient important. Les effets de la composition spécifique sont significatifs et différenciés : il existe un effet stimulant des forts stocks sur pied en résineux sur la croissance en hauteur du sapin, tandis que la croissance radiale est détériorée en présence de *Picea abies*. Ce résultat suggère d'importants effets de compétition pour la lumière qui entraînent chez le sapin une délocalisation de la croissance secondaire vers la croissance primaire. Les déterminismes écologiques différenciés entre les deux dimensions de la croissance ont pour conséquence un changement de forme des individus avec les conditions environnementales, et conduisent à invalider la Loi de Eichhorn.

L'analyse de la croissance radiale au cours du XX^{ème} siècle montre que l'effet de la nutrition azotée est très significatif au début du siècle, mais ne l'est plus à la fin. L'eutrophisation à long terme des milieux pourrait expliquer la disparition de l'effet limitant de l'azote sur la croissance du sapin dans les forêts tempérées.

MOTS-CLÉS : forêts mélangées / nutrition minérale / climat / régression logistique / niche écologique / indice de fertilité / croissance radiale / compétition.

SUMMARY

The objective of this work was to determine the ecological niche and growth of silver fir (*Abies alba* Mill.) in the Vosges Mountains (north-east France), in relation to environmental conditions and inter-specific competition. The data set used to study the ecological niche consisted in 325 phytoecological relevés extracted from the EcoPlant database. To study the growth of silver fir, 143 plots were carried out in this work using a stratified sampling design according to stand composition, elevation and nutritional status of soils. All stands selected for the growth study were mature, even-aged, pure and mixed silver fir stands, with *Fagus sylvatica*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Quercus petraea* and *Acer pseudoplatanus* as co-existent tree species. On each plot, dendrometric, climatic and edaphic variables were measured, and three trees in each species were core sampled. Cores were then analysed using standard dendrochronological methods. Furthermore, a site index and a radial index were calculated, delivering dominant fir height and mean radial growth data, respectively.

Results showed that tree species distribution in the Vosges Mountains is determined by two ecological gradients, the first one is nutritional (base saturation, C/N ratio) and the other one is hydrological (summer water balance). At low elevation, the ecological niche of silver fir overlaps the ones from *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* on oligotrophic sites, and the ones from *Carpinus betulus* on eutrophic sites. At high elevation, silver fir coexists with *Picea abies* on acidic sites and with *Acer pseudoplatanus* on eutrophic sites. *Fagus sylvatica* is present when conditions are also favourable for silver fir.

The relationship between environmental factors and height growth is different from the relationship between environmental factors and radial growth. The first relationship is strongly correlated with climatic (elevation, aspects, winter temperature) and nutritional effects (soil acidity, aluminium toxicity, nitrogen). Besides, spring water balance and water supply (related to topography conditions) showed a positive effect on site index at low elevations. Climatic effects on radial growth were weak or not significant, although the effect of water storage capacity and topographic position became important. There are significant and differentiated effects on fir growth by tree species composition: enhancing effect of silver fir high growth by conifer stocking, while radial growth decreased with *Picea abies* presence. This result suggests important competition for light; as a result the silver fir changes the allocation from secondary to primary growth. These differentiated ecological patterns between height and radial growth produce a change in tree shapes with environmental conditions, which invalidate the Eichhorn's rule.

Radial growth analysis during 20th century shows that the effect of nitrogen supply was strongly significant at the beginning of the century, but not at the end of it. The eutrophication of soils during the 20th century might explain the disappearance of the nitrogen limiting effect on silver fir growth in the temperate forest.

KEY-WORDS : mixed-species stand, mineral nutrition, eutrophication, climate, tree ring, logistic regression, ecological niche, site index, radial growth, competition.