



**HAL**  
open science

## La régénération naturelle, connaissances actuelles: le cas de l'épicéa en forêt de Macot (Savoie)

Jean-François Ponge, Jean André, Nicolas Bernier, Christiane Gallet

### ► To cite this version:

Jean-François Ponge, Jean André, Nicolas Bernier, Christiane Gallet. La régénération naturelle, connaissances actuelles: le cas de l'épicéa en forêt de Macot (Savoie). *Revue forestière française*, 1994, 46 (1), pp.25-45. 10.4267/2042/26510 . hal-00506007v2

**HAL Id: hal-00506007**

**<https://hal.science/hal-00506007v2>**

Submitted on 15 Oct 2010

**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.

# **LA RÉGÉNÉRATION NATURELLE: CONNAISSANCES ACTUELLES. LE CAS DE L'ÉPICÉA EN FORÊT DE MACOT (SAVOIE)**

J.-F. PONGE – J. ANDRÉ – N. BERNIER – Christiane GALLET

Une littérature abondante traite des difficultés de régénération naturelle des forêts d'Épicéa commun (*Picea abies* L.), à basse (Weissen et Jacqmain, 1978; Weissen, 1979; Weissen *et al.*, 1983) comme à moyenne (Moreau et Poly, 1968; Roussel, 1969; André *et al.*, 1987; Gensac, 1988 ; André et Gensac, 1989; Frehner, 1989; André *et al.*, 1990) et haute altitude (Lachaussée, 1947; Mullenbach, 1982). Ce problème est partagé par d'autres résineux, comme le Sapin pectiné (Duchauffour et Rousseau, 1959; Fourchy, 1961; Bourgenot, 1977; Drapier, 1985), le Mélèze (Dubourdiou et Doumeret, 1977), le Pin sylvestre (Mac Neill, 1955; Miller et Cummins, 1982) et même certains feuillus comme le Hêtre, pourtant classiquement considéré comme régénérant bien sous lui-même (Weissen, 1978; Weissen, 1986; Weissen *et al.*, 1986). Il s'agit en fait d'un problème très ancien, commun à toutes les essences forestières croissant en peuplements monospécifiques et équiennes, et qui n'est localisé ni en espèces ni en lieux (Lorentz, 1837). Nous allons nous efforcer de démontrer, à la faveur d'une étude réalisée dans une forêt de montagne, gérée par l'Office national des Forêts (Forêt communale de Macot, Savoie, district d'Albertville), et des données de la littérature, que nous sommes peut-être en présence d'un faux problème, qui ne relève pas d'une fatalité, mais de mécanismes essentiellement biologiques, et qui résulte soit du fonctionnement normal de l'écosystème forestier, soit de sa dégradation par l'homme.

## **FACTEURS ET REDONDANCE DES FACTEURS**

### **Lumière**

La lumière arrivant au sol, directement ou par la chaleur qu'elle apporte, est généralement considérée comme l'élément déterminant dans le renouvellement des peuplements forestiers (Bischoff, 1987). Examinons cette hypothèse. Les travaux expérimentaux effectués sur plusieurs espèces d'arbres forestiers (Pin, Hêtre, Frêne, Épicéa, Pruche américaine) montrent que les modifications les plus importantes liées à l'ensoleillement affectent

le système racinaire, sa morphologie et l'intensité de la mycorhization. L'accroissement de la quantité d'énergie lumineuse disponible pour la photosynthèse provoque un développement plus important des parties souterraines par rapport aux parties aériennes chez le jeune semis (Barney, 1951; Roussel, 1969, 1978; Logan, 1973; Frehner, 1989) ainsi qu'un taux de mycorhization accru (HacsKaylo et Snow, 1959; Boullard, 1961b). Ces facteurs sont favorables à l'assimilation hydrique et compensent la sensibilité des jeunes semis à la sécheresse, notamment chez les espèces très sensibles comme le Hêtre (Ponzailler, 1979). Une inhibition de croissance s'observe cependant aux fortes quantités d'éclairement en conditions expérimentales (Boullard, 1961b; Logan, 1973) et la lumière est souvent associée à la sécheresse de l'air qui peut entraîner une forte mortalité estivale comme chez le Hêtre (Ponzailler, 1979). Les variations constatées ont trait essentiellement à la morphologie et à la vitesse de croissance du jeune semis. Or n'oublions pas que la régénération naturelle est avant tout un phénomène relatif à la démographie d'une essence donnée dans un écosystème donné (la forêt). La question qui doit être posée est: dans quelles conditions les graines puis les jeunes semis puis les jeunes plants ont-ils plus ou moins de chances de survivre, c'est-à-dire d'échapper aux agents pathogènes (fonte des semis) ou prédateurs (ravageurs des graines, brouteurs) ou bien encore au dessèchement ou au gel, qui sont les véritables facteurs de mortalité. Tout autre événement défavorable ne peut que ralentir la croissance ou modifier la morphologie d'un organe mais en aucune façon ne provoquera la disparition d'un individu potentiel (la graine) ou déjà constitué (le semis, le plant), sauf si ces modifications affectent ses capacités de résistance. Ce sont des évidences mais il existe souvent, dans la littérature, une confusion entre les facteurs de mortalité et ceux pouvant occasionner un déficit de croissance.

### **Ravageurs et prédateurs**

Les importants dommages causés par les ravageurs et prédateurs divers (Gashwiller, 1967; Le Louarn et Schmitt, 1972; Vincent, 1977; Trosset et Roques, 1986; Pellissier et Trosset, 1992), qui peuvent aboutir certaines années à une inefficacité totale des fructifications (Le Tacon *et al.*, 1976; Le Tacon, 1980), sont essentiellement des phénomènes fugaces, et non localisés. Les effectifs des populations animales en cause sont essentiellement déterminés par la quantité des ressources disponibles et les caractéristiques macro-climatiques. Or, le caractère très local de la régénération naturelle (lorsqu'elle existe) a été abondamment documenté (Mac Neill, 1955; Weissen et Jacquain, 1978; Lemée, 1978; Miller et Cummins, 1982; Drapier, 1985; Weissen, 1986; Weissen *et al.*, 1986; Nakashizuka, 1987; Brown *et al.*, 1988; André et Gensac, 1989). Ce sont donc des facteurs stationnels et même micro-stationnels qui ont été recherchés, et dont nous allons faire l'inventaire, mais la relation entre

qualité de la croissance et de la morphologie du jeune semis et résistance aux facteurs de mortalité n'a pas été réellement étudiée en conditions expérimentales. On peut cependant concevoir que tout élément déterminant une croissance optimale et surtout un enracinement profond du jeune semis sera également déterminant pour sa capacité de résistance aux pathogènes, sa reprise en cas d'abrutissement, son alimentation hydrique et sa résistance au gel.

### **Forme d'humus**

La nature de la forme d'humus semble, toujours d'après la littérature, un facteur essentiel de survie du jeune semis. Là une distinction doit être effectuée entre les espèces pour lesquelles le mull est favorable, comme l'Épicéa (Weissen, 1979; Knapp et Smith, 1982; Weissen *et al.*, 1983) ou le Hêtre (Pontailleur, 1979; Weissen *et al.*, 1986) et celles pour lesquelles le moder est favorable, comme le Sapin (Duchaufour et Rousseau, 1959; Knapp et Smith, 1982; Weissen *et al.*, 1983; Drapier, 1985) ou le Chêne (Wood, 1938). Les raisons invoquées pour expliquer les effets de la présence ou de l'absence d'une épaisse couche de litière sont multiples et l'on voit nettement que nos connaissances actuelles sont très faibles en ce qui concerne les mécanismes en jeu. La toxicité du manganèse a été un moment retenue (Duchaufour et Rousseau, 1959) pour expliquer le caractère nocif des humus de forme mull chez les espèces sensibles comme le Sapin, en raison de l'abondance de cet oligo-élément dans ce type d'humus et à la suite d'expériences en conditions contrôlées. Cependant, sur les semis prélevés sur le terrain, aucune intoxication par cet élément n'a pu être prouvée (Drapier, 1985). Le caractère nocif des humus de forme moder ou dysmoder est généralement attribué à la toxicité de la litière (Daniel et Schmidt, 1972; Weissen, 1979), en raison de l'abondance des composés phénoliques au sein des litières forestières (Handley, 1954; Brown *et al.*, 1963; Davies *et al.*, 1964; Esterbauer *et al.*, 1975; Theander, 1978, 1982; Ahlgren et Ahlgren, 1981; Kuiters et Sarink, 1986; Gallet et Lebreton, 1989) et de leur pouvoir inhibiteur à l'égard de certains microorganismes (Melin et Wiken, 1946; Benoit et Starkey, 1968; Beck *et al.*, 1969; Harrison, 1971; Berg *et al.*, 1980; Kuiters, 1990), notamment mycorhiziens (Olsen *et al.*, 1971; Rose *et al.*, 1983). Les aspects hydriques ont été invoqués mais les interprétations des auteurs peuvent être totalement contradictoires, les humus de forme moder pouvant être considérés comme desséchants pour les jeunes semis (Eis, 1965) ou bien au contraire protecteurs vis-à-vis du dessèchement (Duchaufour et Rousseau, 1959) selon que l'on considère la litière ou bien le sol sous-jacent comme le milieu à protéger. L'affinité de certaines espèces, dont l'Épicéa commun, pour les substrats minéraux, est connue (Moreau et Poly, 1968; Brown *et al.*, 1988; Gensac, 1989) et l'on peut se

demander si cette affinité résulte de la nécessité du contact avec la matière minérale ou bien de l'absence de composés organiques libres pouvant être néfastes au développement du système racinaire (formation de complexes argilo-humiques lorsque la matière minérale est présente). Les expériences de fertilisation calcique menées sur humus de forme moder (Weissen et Jacquain, 1978; Weissen, 1979) ont montré, avant toute modification morphologique de l'humus (les conditions hydriques restent donc identiques), une modification de la morphologie du système racinaire du jeune semis d'Épicéa commun. Un phénomène nutritionnel est donc probablement en jeu, à tout le moins une levée d'inhibition sous l'influence d'un apport de calcium. On remarquera à ce sujet que l'ensemble des travaux expérimentaux examinés indique une modification de la morphologie du jeune système racinaire, avec un rapport partie souterraine / partie aérienne beaucoup plus élevé sur mull (ou moder fertilisé) que sur moder naturel. Ces modifications sont tout à fait semblables à ce que l'on observe sous l'influence de la lumière (voir ci-avant). C'est donc probablement l'efficacité de la nutrition qui est en jeu. La morphologie du jeune système racinaire peut être en partie fixée génétiquement, comme cela a pu être démontré chez les nombreux écotypes du Pin sylvestre (Brown, 1969), mais ceci n'est pas exclusif d'une action directe des facteurs mésologiques sur le développement des racines, dont les mécanismes restent à démontrer.

### **Mycorhization**

Les conditions stationnelles sont également déterminantes en ce qui concerne la mycorhization. Là encore, la vitesse et la qualité de la mycorhization sont conditionnées par les facteurs environnementaux tels que la lumière (Bjorkman, 1942; HacsKaylo et Snow, 1959; Boullard, 1961b) et le type d'humus (Mousain, 1975; Alvarez *et al.*, 1979). Il existe une phase pendant laquelle le jeune semis n'est pas encore dépendant des champignons ectomycorhiziens pour son alimentation et se comporte comme une plante herbacée, en particulier est capable de réduire et donc d'assimiler les nitrates, comme cela a été démontré chez le Pin sylvestre, le Sapin de Douglas et l'Épicéa (Van den Driessche, 1971; Theobald et Smith, 1974; Ingestad, 1979; Ho et Trappe, 1980). On remarquera à propos de ce dernier point que la nitrification (mesurée en l'absence d'absorption par les plantes), au contraire de l'ammonification, est absente des horizons holorganiques mais intense au sein des horizons organo-minéraux (Vitousek *et al.*, 1982; Oison et Reiners, 1983), précisément le niveau atteint précocement par les racines des individus ayant une croissance correcte (quelle que soit l'espèce considérée). La phase suivante consiste en une mycorhization par une microflore subissant des remplacements d'espèces au cours du développement du jeune arbre (Le Tacon *et al.*, 1984; Dighton et Masan, 1985; Dighton *et al.*, 1986). Les

exigences différentes de ces souches vis-à-vis des sucres produits par l'arbre posent le problème de l'inadaptation ou de l'inefficience des souches mycorhiziennes lorsque le jeune semis n'est en contact qu'avec les souches mycorhizant ses parents (Dighton *et al.*, 1981; Masan *et al.*, 1983; Dighton et Harrison, 1990; Gibson et Deacon, 1990).

Les effets de la mycorhization comme facteur de survie (protection contre les agents pathogènes et le dessèchement) ont par contre été abondamment démontrés (Marx et Bryan, 1971; Marx, 1972; Marx, 1973). L'attribution de ces effets au pouvoir direct des champignons mycorhiziens, comme par exemple la production d'antibiotiques (Krywolap et Casida, 1964; Marx, 1969a et b; Bowen et Theodorou, 1979) pose cependant problème, car l'antibiose est une propriété largement partagée par d'autres microorganismes (Moore-Landecker, 1990), et rien ne prouve que l'efficacité nutritionnelle (Plassard *et al.*, 1986) ou la stimulation des réactions de défense de la plante (Sampangi et Perrin, 1986) ne soient les éléments déterminants de la meilleure survie des plants mycorhizés.

### **Végétation adventice**

Les interactions entre le jeune semis et la végétation environnante sont un autre élément invoqué pour expliquer l'absence de régénération dans certaines situations particulières. La luxuriance de la végétation, telle qu'elle est réalisée dans les pessières à hautes herbes (mégaphorbiaie) qui croissent sur sols riches et humides (thalwegs, dépôts morainiques), empêche la régénération naturelle (Moreau et Poly, 1968; Gensac, 1988). Les auteurs invoquent la compétition nutritionnelle au niveau des systèmes racinaires extrêmement denses (sans vérification expérimentale). Un cas semblable, mais lié plus à l'éclairement abondant qu'à la richesse du sol et à l'humidité comme facteur de luxuriance de la végétation, se rencontre avec le Mélèze (Dubourdiou et Doumeret, 1977). La lande à Myrtille, se développant entre les couronnes des épicéas, joue également un rôle défavorable (André et Gensac, 1989). Les travaux expérimentaux effectués montrent un effet dépressif des lessivats de Myrtille (parties aériennes comme parties souterraines) sur le développement du système racinaire du jeune semis (André *et al.*, 1987). L'influence néfaste de la Callune (Handley, 1963) a été attribuée à l'inhibition des champignons susceptibles de mycorhizer les arbres forestiers (Handley, 1963; Robinson, 1972). Certains lichens ont également été étudiés pour leur impact néfaste sur la régénération (Brown et Mikola, 1974). On remarquera cependant parfois un décalage entre les résultats expérimentaux et l'expérience du terrain, comme par exemple des

stimulations de croissance mises en évidence au laboratoire alors que sur le terrain la même espèce est considérée comme délétère (Brown et Mikola, 1974). L'importance du choix de la concentration du composé à tester a été soulignée (Pellissier et Trosset, 1989a et b), toute substance organique pouvant être toxique à forte dose et stimulante à faible dose, d'où la nécessité de s'en tenir aux conditions régnant sur le terrain.

### **Bois pourri et autres milieux hors-sol**

L'efficacité du bois pourri comme lieu d'installation privilégié de plusieurs conifères est bien connue (Lachaussée, 1947; Mac Cullough, 1948; Dimbleby, 1953; Moreau et Poly, 1968; Harvey *et al.*, 1987; Gensac, 1990). Chez la Pruche américaine, ce phénomène est même considéré comme obligatoire (Christy et Mack, 1984; Harmon et Franklin, 1989). Certains feuillus présentent également des phénomènes de développement racinaire dans le bois pourri, comme le Bouleau (Dimbleby, 1953), le Hêtre (Ponge, observations personnelles), le Tilleul (Meyer, 1979). Les observations de terrain et les expérimentations sur substrat naturel montrent une efficacité remarquable de la mycorhization dans le bois pourri (Boullard, 1961a; Froidevaux *et al.*, 1978; Harvey *et al.*, 1987).

Des milieux très particuliers semblent être également favorables à la régénération de l'Épicéa, comme les rochers: les zones d'éboulis montrent de nombreux épicéas perchés sur des blocs, leurs racines plongeant dans la terre entourant les pierres (observations personnelles), ceci étant confirmé par la présence de nombreux semis dans la mousse recouvrant certains rochers (Jacamon, communication personnelle).

Les effets de l'altitude sont très marqués en ce qui concerne les capacités de régénération, la régénération sur bois pourri devenant le seul mécanisme naturel à l'étage subalpin (Gensac, 1990), phénomène que l'on retrouve dans les pays scandinaves (Siren, 1955). Ce phénomène peut être mis en parallèle avec une évolution climatique et géomorphologique des types d'humus, le mull devenant absent à l'étage subalpin (Kubienski, 1953; Bottner, 1984; André *et al.*, 1990).

### **Redondance des facteurs**

De nombreux facteurs stationnels semblent pouvoir jouer un rôle favorable ou défavorable dans l'installation des

jeunes semis, comme le montre l'inventaire (certainement incomplet) présenté ci-avant. Cependant il existe une grande redondance dans les facteurs du milieu qui, si elle est une source d'incertitude pour les chercheurs souhaitant reproduire au laboratoire ou sur parcelle expérimentale les effets observés sur le terrain, simplifie grandement les choses lorsqu'il s'agit de définir les conditions naturelles favorables à la régénération. L'observation des forêts vierges, où les facteurs mésologiques varient en fonction des événements qui régissent la dynamique forestière (chablis, incendies, épidémies), montre que la régénération s'effectue la plupart du temps par collectifs issus de trouées (Le Barron et Jemison, 1953; Mayer, 1976; Pontailier, 1979; Knapp et Smith, 1981; Franklin et Hemstrom, 1981; Walter, 1982; Faille *et al.*, 1984; Nakashizuka, 1987; Koop et Hilgen, 1987; Foster, 1988; Johnson et Fryer, 1989; Lemée, 1989; Oldeman, 1990). La formation d'une trouée, lorsqu'elle a lieu au sein d'un peuplement ligneux dense (comme cela est le cas dans les peuplements issus eux-mêmes de régénérations naturelles et non soumis au régime de l'éclaircie), s'accompagne du développement d'une végétation herbacée (Ott, 1966; Faille, 1980; Collins et Pickett, 1987; André *et al.*, 1990). Les jeunes semis de l'essence dominante s'y installent, souvent après une période arbustive feuillue notamment à basse altitude (Siren, 1955; Mac Neill, 1955; Krasny *et al.*, 1984; Foster, 1988), sauf en cas de développement exubérant d'espèces très sociales, comme par exemple la Calamagrostide (Lemée, 1978) ou l'Épilobe (Gensac, 1988). L'humus correspondant est généralement de forme mull (Siren, 1955; Bernier, 1992; Bernier et Ponge, 1993; Bernier *et al.*, 1993), à forte activité de vers de terre (Ott, 1966; Huhta, 1976; Bernier, 1992; Bernier *et al.*, 1993), présente une minéralisation intense (Faille 1975a et b, 1977; Matson et Vitousek, 1981; Merzouki *et al.*, 1989) et abrite une population mycorhizienne de type jeune (Last *et al.*, 1987). Les disponibilités hydriques sont meilleures au sein des trouées en raison de l'absence d'interception des précipitations et d'absorption d'eau par les arbres (Ott, 1966; Pontailier, 1979; Collins et Pickett, 1987). Le bois mort est présent en grande quantité. L'abroustissement peut également être réduit dans les clairières en raison d'une diversité plus grande des espèces végétales à la disposition des herbivores (Ott, 1966). Les conditions *a priori* favorables (lumière, humus, mycorhizes, bois pourri, protection contre les prédateurs) s'observent donc concomitamment. L'apparition d'une végétation néfaste aux jeunes semis peut annuler totalement l'effet favorable des trouées, comme cela a pu être montré avec certaines graminées sociales (Mayer, 1976; Lemée, 1978; Nakashizuka, 1987), des espèces Éricacées (André et Gensac, 1989), des Bryophytes (Siren, 1955; Brown et Mikola, 1974) ou bien la végétation diversifiée et exubérante des mégaphorbiaies (Moreau et Poly, 1968; Gensac, 1988). Là encore tout dépend de l'espèce considérée et des exigences de ses jeunes semis. Le Sapin s'installe très bien dans les Vosges au sein des tapis de mousses ou de Myrtille mêlée de mousses (Jacamon, communication personnelle), conditions qui sont

par contre défavorables à l'Épicéa (André et Gensac, 1989).

L'ensemble de ces conditions (lumière, forme d'humus, végétation herbacée) se reproduit dans les cas d'évolution des pâturages abandonnés, soit au travers d'une succession végétale lente dans le cas des zones éloignées de la forêt, soit très rapidement lorsque la forêt est proche (Dasnias, 1982), le facteur essentiel étant dans ce cas les possibilités de dissémination des espèces ligneuses présentes localement.

### **La dynamique forestière**

Au sein des forêts vierges, les conditions favorisant la régénération naturelle (phase d'écroulement de la forêt, « zero-event », Oldeman, 1990) sont présentes de façon sporadique mais, à l'échelle du cycle sylvogénétique de l'essence dominante, elles se trouvent réalisées tôt ou tard au cours de la sénescence de l'arbre (chablis, volis, mort sur pied). Il s'agit donc d'un processus inéluctable. Dans le cas des forêts gérées à structure le plus souvent régularisée, la phase qui reproduit le mieux les conditions régnant au sein des trouées de régénération est la coupe rase. Cependant, il s'agit en général de surfaces trop importantes pour que l'ambiance forestière soit maintenue et que la dissémination des graines soit suffisante (au moins pour certaines espèces telles que le Chêne, le Hêtre, le Pin). Le développement d'une végétation exubérante (Molinie, Épilobe, Fougère aigle, Callune, Myrtille, etc...) est d'ailleurs généralement l'apanage de telles étendues déboisées, en l'absence de traitements herbicides, et constitue un autre obstacle à la régénération. En fait la reconstitution d'un peuplement forestier, en l'absence de plantation ou de semis artificiel, prend alors la forme d'une succession (colonisation préalable par des espèces pionnières), processus beaucoup plus long que l'on peut observer naturellement à la suite d'événements catastrophiques portant sur de grandes étendues: ouragans (Foster, 1988), incendies (Siren, 1955), ou sur des parcelles déboisées maintenues en friche (Mac Neill, 1955). Un modèle de traitement des pessières en futaie jardinée par taches d'environ 30 m d'envergure (Zierl, 1972) est cependant pratiqué en Bavière et semble être le modèle de gestion le plus proche du fonctionnement naturel.

## **LA RÉGÉNÉRATION NATURELLE DE L'ÉPICÉA EN FORÊT DE MACOT: PERSPECTIVES DE RÉGÉNÉRATION DE LA PESSIÈRE**

### **Les sites**

La forêt communale de Macot-La Plagne (915 ha) est située en Moyenne Tarentaise (Savoie), à la limite des Alpes internes et des Alpes externes. Elle s'étend sur un versant Nord (ubac), le substrat géologique de surface étant essentiellement constitué par des formations colluviales quartzieuses auxquelles s'adjoignent des schistes dans la partie inférieure du versant (Rovera, 1990). Son amplitude altitudinale va de 715 à 2100 m. L'essence dominante est l'Épicéa, qui est ici dans son aire naturelle, mais a été favorisé par l'homme au détriment du Sapin à l'étage montagnard (Gensac, 1988). Cette forêt très ancienne a subi une déforestation importante de la fin du XVIII<sup>e</sup> siècle à la moitié du XIX<sup>e</sup> siècle (régime sarde), provoquant une régénération intense sur de grandes surfaces (Gensac, 1988). La politique ultérieurement suivie a été un abandon de toute gestion jusqu'aux années 50 où une ouverture ménagée des peuplements, parvenus à l'âge adulte (destinée à favoriser la régénération tout en maintenant un important volume sur pied), a abouti à l'aspect actuel de la forêt (Chandesris, communication personnelle). Les délits par les riverains, nombreux dans la partie basse de la forêt (34 ha), et les chablis et volis, fréquents en hiver (tempêtes, poids de la neige), provoquent très souvent l'ouverture de clairières où se développent des perchis. L'abandon des pâturages a été un facteur d'extension de la surface boisée dans les cinquante dernières années. La forêt comprend une série de protection (pessière subalpine) de 215 ha et une série dite de production (700 ha) comprenant 200 ha de futaie jardinée ou très irrégulière et 280 ha de futaie régulière sans régénération (Collas, communication personnelle). La pluviométrie varie de 1 000 à 1 900 mm d'eau le long du gradient altitudinal, et la température annuelle moyenne de 8° à 20°.

### **Position du problème**

Les observations effectuées par l'Université de Savoie dans cette forêt ont permis de mettre en évidence un effet dépressif de l'altitude (Gensac, 1988) et de la Myrtille (André et Gensac, 1989) sur les capacités de régénération de l'Épicéa et l'effet favorable des taches herbacées et du bois pourri (Gensac, 1990; André *et al.*, 1990). À la suite d'études préalables portant sur l'ensemble des facteurs invoqués pour expliquer le déficit de régénération des pessières d'altitude (ravageurs des cônes, Trosset et Roques, 1986; conditions de conservation des graines; conditions de germination), l'hypothèse retenue a été une déficience des conditions d'installation du système racinaire du jeune semis dans les humus de forme dysmoder, voire mor. Les facteurs défavorables retenus, pouvant expliquer cette déficience, ont été l'obstacle allélopathique et l'inadaptation des souches mycorhiziennes (André *et al.*, 1987). Comme cela a été exposé précédemment, les facteurs mésologiques présentent de telles corrélations qu'il est difficile de discerner, à partir d'observations de terrain, quels sont le ou les facteurs

responsables de l'absence de régénération. C'est pourquoi une approche scientifique du problème a été réalisée, selon deux modalités, différentes par les méthodes mises en oeuvre.

Le problème de la régénération peut être abordé en partant du fonctionnement général de l'écosystème forestier, puisque nous avons vu que ce phénomène était partie intégrante de la dynamique forestière dans les conditions naturelles. Si nous arrivons à séparer les phases par lesquelles passe un peuplement d'Épicéa, dans des zones où la régénération a lieu, en les comparant aux zones où la régénération est absente ou inefficace, il sera alors possible de définir précisément la niche de régénération de l'Épicéa dans les conditions locales de notre étude. Cette méthode a le désavantage de ne pas autoriser la généralisation tant que des observations similaires n'ont pas été faites ailleurs, mais a l'avantage considérable, en mettant en avant les phénomènes biologiques, de permettre rapidement une mise en oeuvre de méthodes de gestion appropriées aux conditions locales. Pour cette étude, les zones les plus irrégulières ont été recherchées, le long d'un transect altitudinal allant de 900 m (bas de pente) à 2 150 m (limite forestière), nous plaçant dans des conditions les plus proches possibles des conditions naturelles.

Les stations étudiées, toutes situées en exposition Nord sur le versant du Mont Saint-Jacques dominant la vallée de la Tarentaise, et ayant l'Épicéa pour essence dominante ou majeure, sont, selon la nomenclature de Gensac (1988):

- à 900 m, une pessière à Noisetier;
- à 1 550 m, une pessière à Mélampyre;
- à 1 750 m, une pessière à Myrtille montagnarde;
- à 1 850 m, une pessière à Myrtille subalpine;
- à 2 150 m, une cembraie-rhodoraie à Épicéa et Mélèze.

Dans chaque station, d'étendue limitée (environ 1 ha), la mosaïque forestière a été cartographiée et les différentes phases de la dynamique forestière repérées. Un représentant de chaque type d'éco-unité (Oldeman, 1990), c'est-à-dire une surface ayant subi le même événement-zéro, en l'occurrence une trouée issue d'un chablis multiple ou d'un délit, ou bien une intervention forestière brutale, a été étudié dans chaque station, soit au total 37 sites. L'architecture forestière (ou du tapis herbacé ou sous-arbustif) a été représentée, à l'aide de transects englobant

l'ensemble d'une éco-unité. Un prélèvement d'humus a été réalisé au centre de l'unité, des analyses chimiques ont été effectuées sur les dix premiers centimètres de l'horizon A et la faune du sol a été extraite selon les méthodes appropriées à l'étude des vers de terre et des microarthropodes.

Les conclusions principales de cette étude (Bernier, 1992; Bernier et Ponge, 1993) vont être énoncées et illustrées à l'aide de quelques exemples.

### **Forme d'humus et dynamique végétale**

La forme d'humus et l'acidité du sol évoluent conjointement au cours de la croissance des peuplements d'Épicéa (pur ou en mélange avec le Sapin) issus de régénération naturelle, dans les stations situées à 900 et 1 550 m (figure 1): acidification, accumulation de matière organique et compactage de l'horizon A (formation d'humus de forme moder ou dysmoder) entre 50 et 100 ans, pendant la phase de croissance intense des arbres. Une micropodzolisation peut être observée à 1 550 m. Sous les arbres adultes, qu'ils soient isolés ou en peuplement dense, on observe une remontée du pH, une disparition de l'horizon OH et de l'horizon E. Ces phénomènes sont connus (Page, 1968) mais étaient auparavant attribués essentiellement aux coupes d'éclaircie (Wright, 1957), favorisant l'arrivée de lumière au sol. Cependant l'observation de forêts dépourvues d'interventions humaines montre des phénomènes identiques (Page, 1974). L'acidification, considérée comme un phénomène inéluctable en milieu forestier géré, accru en cas de pollution atmosphérique (Khanna et Ulrich, 1984; Bonneau *et al.*, 1987), devrait donc être plutôt considérée comme temporaire, liée aux phases de jeunesse des peuplements.

Qu'advient-il en présence d'interventions destinées à ouvrir prudemment la forêt, comme cela a été le cas en forêt de Macot dans les quarante dernières années (cette pratique ayant été abandonnée récemment)? Les observations faites à 1 550 m dans les zones ayant fait l'objet d'ouvertures ménagées (5 m de distance entre les fûts), où s'installent les Mousses puis la Myrtille (figure 2), montrent un blocage de la décomposition de la litière, avec formation d'un dysmoder (figure 1) et podzolisation. Les arbres adultes isolés en myrtille (Épicéas ou Mélèzes maintenus sur pied par le forestier) montrent un humus de type mull ou dysmull, selon l'altitude, indiquant que la formation d'humus de forme dysmoder est bien le fait de la végétation adventice à dominance de Mousses et Myrtille et non des arbres eux-mêmes. C'est cependant la structure du peuplement (ouvertures ménagées) qui a favorisé le développement de ce type de végétation, absent sous les peuplements denses. Le rôle de la végétation au sol dans l'évolution de l'humus sous les peuplements résineux éclaircis a déjà été souligné, en particulier

l'action des Éricacées (Mettivier Meyer *et al.*, 1986), dont l'activité podzolisante est connue dans les landes (Handley, 1954; Dimbleby et Gill, 1955; Guillet, 1975; Miles et Young, 1980). L'observation des humus sous Myrtille a montré que l'accumulation de matière organique en surface était essentiellement le fait de litière de Mousses (*Hylocomium splendens* et *Rhytidiadelphus triqueter*) et non de la Myrtille elle-même, qui se décompose rapidement (Gallet, 1992; Bernier, 1992; Bernier *et al.*, 1993). On remarque une semblable évolution de la végétation dans les petites ouvertures (Mousses puis Myrtille) dans les sapinières vosgiennes (Jacamon, communication personnelle), mais là les conditions d'humus qui apparaissent sont favorables à la régénération de l'essence dominante.

### **La mosaïque forestière**

Comment s'organisent sur le terrain ces différentes éco-unités, liées soit au cycle sylvogénétique naturel de l'Épicéa, soit à sa dégradation par l'homme? Ceci peut être compris par l'examen de la mosaïque forestière (figure 2). La clairière située dans la partie Sud de la zone cartographiée (zone A) résulte de volis multiples datant d'une vingtaine d'années. Elle est envahie en son centre par une végétation herbacée dense, d'où sont exclues les Éricacées (Myrtille, Airelle), présentes seulement en périphérie. Les semis d'Épicéa sont très abondants (seuls les jeunes de plus de 10 cm ont été représentés mais de nombreuses plantules plus récentes sont présentes). Cette zone est entourée par la lande à Myrtille, qui se développe entre les arbres adultes du peuplement éclairci. Les deux zones-reliques, où les arbres adultes ont été maintenus en peuplement dense à houppiers courts (aux deux extrémités Nord et Sud de la station), ne présentent aucun développement de la Myrtille sous la canopée et correspondent à ce que l'on avait probablement à l'endroit de la clairière considérée (à en juger par la densité des souches). Les unités issues de telles clairières évoluent. On peut apercevoir une zone correspondant à une ancienne clairière, maintenant plus âgée et refermée, dans la partie nord-ouest de la carte (zone B). On observe une fragmentation de l'unité, due à une régénération échelonnée dans le temps, avec apparition de bouquets denses d'âges divers, entre lesquels s'insinue la lande à Myrtille, les séparant ainsi les uns des autres, du moins temporairement. Il est probable que cette configuration est le résultat du maintien sur pied d'un certain nombre d'arbres, retardant par endroits la régénération. Si au contraire la clairière est brusquement ouverte, elle se couvre en peu de temps d'un tapis homogène de semis d'Épicéa de même âge (zone C). Quel que soit le processus de fermeture de la clairière, les arbres plus âgés se régularisent (zone D), les différences dues à l'âge s'estompant, et la Myrtille régresse (présence de rhizomes en décomposition en plein cœur du peuplement)

dans les minces zones sans régénération où elle était présente.

La clairière à herbes basses (*Luzule*, Canche), colonisant les sites précédemment occupés par les Épicéas en peuplement dense, constitue, à cette altitude (900 à 1 700 m), et en situation sèche, le site de régénération privilégié de l'Épicéa. Dans de telles conditions, la lande à Myrtille (qui colonise les trouées à partir de 1 300 m environ) n'a pas le temps de s'installer avant que l'Épicéa, et les plantes herbacées, ne soient déjà installés. L'humus est de type mull, offrant donc des caractéristiques édaphiques favorables à l'installation des jeunes semis et l'éclaircissement est évidemment suffisant.

Comment se dégrade ce processus de reconstitution de la forêt? Des tapis de Mousses (*Hylocomium splendens* et *Rhytidiadelphus triqueter* en mélange) sont présents dans les trouées de petite taille présentes dans les zones régularisées (figure 2). On détecte leur envahissement progressif par la Myrtille grâce à l'observation du système végétatif souterrain, qui permet de déceler les zones où la Myrtille est en cours d'installation par croissance de ses rhizomes. La régénération est quasiment absente en myrtille, malgré l'arrivée de lumière entre les arbres, qui serait suffisante pour assurer la régénération (Frehner, 1989; Ott *et al.*, 1991) si la Myrtille ne s'était pas installée avant les semis d'Épicéa.

### **Altitude et régénération**

Comment ces processus évoluent-ils avec l'altitude? À l'étage montagnard inférieur, dans la pessière-sapinière à Noisetier (jusqu'à 1 200 m), la régénération est principalement assurée par les trouées causées par les délits, les chablis et volis y étant moins fréquents. Les semis sont abondants y compris sous le couvert des arbres, la régénération est donc facilement assurée par les trouées (regain de croissance consécutif à l'arrivée de lumière et de chaleur). Les faciès à Mousse et Mélampyre, qui s'installent dans les faibles trouées et « anticipent » la pessière à Mélampyre d'altitude plus élevée, sont le siège d'une acidification qui n'aboutit cependant pas à un changement de la forme d'humus, qui reste un mull (figure 1). Les humus de forme moder ne s'observent que sous les arbres jeunes (*Sapins* et *Épicéas*) en période de forte croissance. À l'étage montagnard supérieur, dans la pessière à Mélampyre (jusqu'à 1 650 m), des variations plus fortes de la forme d'humus ont été observées, alors que l'acidité du sol est, partout, marquée ( $\text{pH} < 5$ ). Outre la phase à dysmoder et micro-podzol observée sous les *Épicéas* entre 50 et 100 ans (transitoire), on observe une évolution de l'humus extrêmement défavorable à la régénération sous la Myrtille, qui « anticipe » ici ce que l'on observe de façon généralisée à l'étage subalpin. Les

stations étudiées à l'étape subalpin en pessière à Myrtille montrent une prédominance de la régénération sur d'anciennes souches, avec formation de petits bouquets de régénération croissant de façon centrifuge à partir d'individus fondateurs nés sur une souche. Les éco-unités forestières sont donc nettement plus petites. La lande à Myrtille est le faciès le plus abondamment représenté, et les mulls ne sont plus présents que dans quelques taches herbacées, qui portent d'ailleurs très peu de semis, et sous les jeunes bouquets de régénération (d'où la croissance centrifuge de ces unités). Un dysmull (mull à incorporation incomplète de la matière organique) est présent sous les arbres adultes. Le bois pourri semble un substrat favorable à la régénération, y compris aux altitudes les plus élevées (Gensac, 1990). L'architecture forestière traduit ce changement dans les conditions de renouvellement de la forêt. La figure 3 représente un cas typique de formation boisée (il s'agit en fait d'une lande boisée) présente à la limite forestière (étage subalpin moyen). On peut observer la présence de collectifs formés de Mélèze, Pin cembro et Épicéa. On observe peu de jeunes arbres, mais énormément de marcottages et de réitérations de croissance. Ces particularités ont été observées par ailleurs (Mullenbach, 1982; Bischoff, 1987). Contrairement à ce que pourrait faire penser le port très conique des arbres, l'âge des tiges (il pourrait en être autrement des souches) n'est pas très élevé (pas plus de 100 ans) et les accroissements annuels, tant en épaisseur qu'en hauteur, sont forts. Ce sont les cassures très fréquentes et les réitérations qui s'ensuivent qui semblent être à l'origine des déficits de « croissance » observés. Ces arbres ont au contraire une dynamique de croissance (et surtout de reprise de croissance) très forte.

### **L'hypothèse allélopathique**

L'hypothèse allélopathique, destinée à expliquer au moins en partie l'absence de régénération de l'Épicéa dans les tapis denses de Myrtille, a fait l'objet de travaux expérimentaux en forêt de Macot. Il s'agit de la deuxième voie de recherche mise en œuvre. Le tableau I montre l'influence dépressive des pluvio-lessivats provenant du feuillage de la Myrtille ou de l'Épicéa lui-même sur la croissance des jeunes semis d'Épicéa. On peut voir une relation entre la teneur en phénols totaux des lessivats (exprimée en mg d'équivalents d'acide gallique/l) et la perte de croissance des plantules (après 18 jours, dans des lots de 60 graines), lorsque l'on considère séparément l'Épicéa et la Myrtille. Malgré une concentration en phénols totaux moins élevée, les lessivats de la Myrtille sont beaucoup plus actifs et les plus riches (4,6 mg d'équivalents d'acide gallique/l) aboutissent à des réductions de croissance des deux-tiers du témoin. Le tableau II montre l'activité des deux principaux monomères phénoliques synthétisés respectivement par la Myrtille et l'Épicéa: l'acide caféique et la para-hydroxy-acétophénone, présents

dans les litières et les pluvio-lessivats. Ces résultats démontrent l'influence défavorable de la Myrtille (et, dans une moindre mesure, de l'Épicéa lui-même) sur la croissance des plantules d'Épicéa, et principalement sur l'élongation de leur système racinaire, condition nécessaire pour que les jeunes semis parviennent à un contact rapide avec les horizons organo-minéraux et s'enracinent profondément. C'est une condition également pour que la mycorhization se fasse le plus rapidement possible. Il est probable que plusieurs phénomènes s'ajoutent, puisque la forme d'humus sous myrtille (dysmoder à l'étage montagnard, mor à l'étage subalpin) est extrêmement différente de la forme présente sous faciès herbacé (mull), renforçant ainsi le contraste entre ces deux formations végétales apparaissant au niveau des trouées.

Les travaux projetés dans les années à venir concernent également l'hypothèse allélopathique, mais au travers de deux autres composants importants de l'écosystème forestier: les champignons mycorhiziens et la faune du sol. La sélection des souches mycorhiziennes et des espèces animales par la végétation (stades de développement de la pessière et de la lande à Éricacées), démontrée au travers de l'évolution de la flore fongique, de la faune du sol et de la forme d'humus (Bernier, 1992; Bernier *et al.*, 1993; Bernier et Ponge, 1993), est l'objet principal des études à caractère fondamental qui vont se développer sur ce site. Les mécanismes de l'installation puis de la succession des souches mycorhiziennes sont à rechercher à plusieurs niveaux: allocation énergétique de la part de la plante, reconnaissance mutuelle des organismes en présence, évolution de la forme d'humus (forme des nutriments). L'évolution des peuplements lombriciens peut être conditionnée par des problèmes trophiques (qualité et quantité de la litière) ou environnementaux (allélopathie, climat).

### **Application des résultats**

Quelles sont les perspectives qui se dégagent, à la lumière de ces travaux scientifiques en cours (beaucoup de mécanismes au niveau de l'humus restent à expliquer), concernant la régénération en forêt de Macot?

À l'étage montagnard, peu de difficultés se présentent dans l'absolu. Ce sont les événements fortuits (tempêtes, délits) qui donnent à cette partie de la forêt un aspect hétérogène manifestant la permanence de la régénération. La structure irrégulière actuelle peut donc être maintenue, par une gestion tenant compte du mode de renouvellement naturel de la forêt, sans tentatives nouvelles d'ouverture ménagée. Le traitement reproduisant le mieux la structure actuelle de ces peuplements, en assurant un renouvellement régulier de la forêt, serait la futaie jardinée par bouquets (Zierl, 1972). Les seuls endroits qui posent un problème sont ceux où les mousses, puis la

Myrtille, se sont installées (Trepp, 1961). Cela concerne la partie supérieure de l'étage montagnard. Dans ce cas, les solutions à apporter sont les mêmes qu'à l'étage subalpin où ces formations végétales sont dominantes.

À l'étage subalpin, il semble que la façon la plus économique de rajeunir le peuplement et augmenter la surface boisée soit d'abandonner plus de bois mort au sol afin d'offrir une surface favorable à l'installation de jeunes semis (Christy *et al.*, 1982; Maser et Trappe, 1984). En effet, actuellement, les troncs provenant de chablis et volis sont exportés, ne laissant au sol que des souches de très petite surface. L'abandon d'une partie des troncs (en particulier les volis, difficilement commercialisables) permettrait à la forêt de gagner en surface, par le processus de régression de la lande lié à la croissance des bouquets de régénération. On peut citer à cette occasion Froidevaux *et al.* (1978): « *Si les troncs pourris viennent à manquer, cela posera de gros problèmes de régénération en forêt subalpine* ».

## **CONCLUSIONS: VERS UNE AUTRE PERCEPTION DE LA FORÊT**

Il ressort des travaux présentés ci-dessus, ainsi que des données de la littérature, que le manque de régénération des pessières d'altitude serait dû, non pas à des conditions stationnelles défavorables, mais à des pratiques inadaptées (Ott *et al.*, 1991; Ott, 1991). La pessière possède ses propres capacités de renouvellement, qui incluent une amélioration des qualités de l'humus (élimination du dysmoder) sous le couvert des arbres âgés de 150 ans et plus.

L'Office national des Forêts et les collectivités territoriales prennent désormais conscience du rôle beaucoup plus large que la simple production de bois joué par ces forêts: tourisme, protection contre l'érosion, meilleur bilan hydrique et abaissement thermique du climat régional, etc. Le maintien d'un manteau forestier, dans des conditions économiques de faible rentabilité, nécessite la mise en œuvre de moyens légers, de méthodes extensives, donc utilisant le plus possible les processus ne nécessitant pas l'intervention de l'homme. Un regain d'intérêt se fait sentir depuis quelques années pour l'étude des processus de croissance et de renouvellement se déroulant au sein des forêts naturelles et semi-naturelles (Mortier, 1987; Gonin-Reina, 1988; Walter, 1991; Courbaud, 1991). Dans la même optique, des méthodes de gestion respectant la diversité naturelle des écosystèmes forestiers sont recherchées (Lanier, 1992). Des méthodes spécialement adaptées aux forêts de montagne, maintenant l'hétérogénéité naturelle propre à ces milieux, peuvent répondre à la fois aux objectifs de protection et d'abaissement des coûts de production du bois. De plus, l'aspect attractif des sites à forte

hétérogénéité doit être souligné, dans un contexte où bien souvent le passage à la forêt (dans les cas fréquents de déprise agricole) signifie fermeture du paysage. Il convient cependant de prendre conscience du fait que les processus qui doivent se mettre en place pour que la forêt retrouve ses capacités de renouvellement naturel, notamment ceux qui se déroulent au niveau du sol, prennent un certain temps. Cinquante ans est un laps de temps qui, pour faible qu'il soit comparé au temps d'existence d'un arbre, n'est pas compatible avec les prévisions économiques, même lorsqu'elles se disent à long terme. C'est cependant le prix à payer si l'on veut que la forêt retrouve un certain équilibre. C'est donc aux générations futures qu'il nous faut penser prioritairement.

J.-F. PONGE, N. BERNIER

Laboratoire d'Écologie générale

MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

4, avenue du Petit-Château

91800 BRUNOY

J. ANDRÉ, Christiane GALLET

Laboratoire de Dynamique des Écosystèmes d'Altitude

UNIVERSITÉ DE SAVOIE

73011 CHAMBÉRY CEDEX

### **Remerciements**

Les auteurs remercient, pour leur lecture attentive du manuscrit et les discussions fructueuses auxquelles leurs remarques ont donné lieu, M. le P<sup>f</sup> Ernst Ott, de l'École polytechnique fédérale de Zurich, M. le P<sup>f</sup> Marcel Jacamon, MM. les Ingénieurs forestiers André Collas et André Chandèsris ainsi que les rédacteurs de la *Revue forestière française*. M. le P<sup>f</sup> Pierre Gensac, maintenant en retraite, mérite un salut tout particulier car il est l'initiateur des travaux présentés dans cet article.

**BIBLIOGRAPHIE**

- AHLGREN (C.E.), AHLGREN (I.F.). – Some effects of different forest litters on seed germination and growth. – *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 11, 1981, pp. 710–714.
- ALVAREZ (I.F.), ROWNEY (D.L.), COBB (F.W.Jr.). – Mycorrhizae and growth of white fir seedlings in mineral soil with and without organic layers in a California forest. – *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 9, 1979, pp. 311–315.
- ANDRÉ (J.), GENSAC (P.). – *Vaccinium myrtillus* et la régénération dans les pessières d'altitude: cas de deux stations dans les Alpes françaises septentrionales. – *Acta Biologica Montana*, vol. 9, 1989, pp. 135–142.
- ANDRÉ (J.), GENSAC (P.), GAUTIER (M.). – La Régénération dans la pessière à Myrtille. Description préliminaire de deux stations dans les Alpes septentrionales internes. – *Bulletin d'Ecologie*, vol. 21, 1990, pp. 51–61.
- ANDRÉ (J.), GENSAC (P.), PELLISSIER (F.), TROSSET (L.). – Régénération des peuplements d'Épicéa en altitude: recherches préliminaires sur le rôle de l'allélopathie et de la mycorhization dans les premiers stades du développement. – *Revue d'Ecologie et Biologie du Sol*, vol. 24, 1987, pp. 301–310.
- BARNEY (C.W.). – Effects of soil temperature and light intensity on root growth of loblolly pine seedlings. – *Plant Physiology*, vol. 26, 1951, pp. 146–163.
- BECK (G.), DOMMERGUES (Y.), VAN DEN DRIESSCHE (R.). – L'Effet litière. II. Étude expérimentale du pouvoir inhibiteur des composés hydrosolubles des feuilles et des litières forestières vis-à-vis de la microflore tellurique. – *Æcologia Plantarum*, vol. 4, 1969, pp. 237–266.
- BENOIT (R.E.), STARKEY (R.L.). – Enzyme inactivation as a factor in the inhibition of decomposition of organic matter by tannins. – *Soil Science*, vol. 105, 1968, pp. 203–208.
- BERG (B.), HAN NUS (K.), POPOFF (T.), THEANDER (O.). – Chemical components of Scots pine needles and needle litter and inhibition of fungal species by extractives. In: Structure and function of northern coniferous forests. An ecosystem study / ed. T. Persson. – *Ecological Bulletins (Stockholm)*, vol. 32, 1980, pp. 391–400.

- BERNIER (N.). – Modification de la forme d'humus au cours du cycle sylvogénétique d'une pessière d'altitude. – Université de Paris XI, 1992. – 80 p. (Mémoire de DEA).
- BERNIER (N.), PONGE (J.-F.). – Dynamique et stabilité des humus au cours du cycle sylvogénétique d'une pessière d'altitude. – *Comptes-Rendus des Séances de l'Académie des Sciences de Paris Série Sciences de la Vie*, vol. 316, 1993, pp. 647–651.
- BERNIER (N.), PONGE (J.-F.), ANDRÉ (J.). – Comparative micromorphology of soil organic layers in two bilberry-spruce forest stands (*Vaccinio-Piceetea*) in relation to forest dynamics. – *Geoderma*, vol. 51, 1993 (sous presse).
- BISCHOFF (N.). – Sylviculture en montagne. Guide pour la création et le traitement des forêts de montagne. – Berne: Office fédéral des forêts et de la protection du paysage, 1987. – 385 p. + 24 pages en introduction.
- BJORKMAN (E.). – Über die Bedingungen der Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte. – *Symbolae Botanicae Upsalienses*, n° 6.2, 1942, 190 p.
- BONNEAU (M.), DAMBRINE (E.), NYS (C.), RANGER (J.). – L'Acidification des sols. – *Bulletin d'Écologie*, vol. 18, 1987, pp. 127–136.
- BOTTNER (P.). – Reconnaissance des sols dans les séquences bioclimatiques altitudinales du Népal central. – *Documents de Cartographie écologique*, vol. 27, 1984, pp. 85–99.
- BOULLARD (B.). – Importance des mycorhizes pour la régénération de l'Épicéa (*Picea excelsa* Link.). – *Bulletin trimestriel de la Société forestière de Franche-Comté et des Provinces de l'Est*, vol. 31, 1961a, pp. 245–254.
- BOULLARD (B.). – Influence du photopériodisme sur la mycorhization de jeunes conifères. – *Bulletin de la Société linnéenne de Normandie*, vol. 2, 1961b, pp. 30–46.
- BOURGENOT (L.). – Régénération du Sapin et aménagement des sapinières. – *Bulletin technique de l'Office national des Forêts*, vol. 9, 1977, pp. 61–63.
- BOWEN (G.D.), THEODOROU (C.). – Interactions between bacteria and ectomycorrhizal fungi. – *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 11, 1979, pp. 119–126.

- BROWN (B.R.), LOVE (C.W.), HANDLEY (W.R.C.). – Protein-fixing constituents of plants. III. – *Forestry Commission, Report on Forest Research for the Year 1962*, 1963, pp. 90–93.
- BROWN (J.H.). – Variation in roots of greenhouse grown seedlings of different Scots pine provenances. – *Silvae Genetica*, vol. 18, 1969, pp. 111–117.
- BROWN (K.R.), ZOBEL (D.B.), ZASADA (J.C.). – Seed dispersal, seedling emergence, and early survival of *Larix laricina* (Du Roi) K. Koch in the Tanana Valley, Alaska. – *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 18, 1988, pp. 306–314.
- BROWN (R.T.), MIKOLA (P.). – The influence of fruticose soil lichens upon the mycorrhizae and seedling growth of forest trees. – *Acta Forestalia Fennica*, n° 141, 1974, 23 p. + 1 planche hors-texte.
- CHRISTY (E.J.), MACK (R.N.). – Variation in demography of juvenile *Tsuga heterophylla* across the substratum mosaic. – *Journal of Ecology*, vol. 72, 1984, pp. 75–91.
- CHRISTY (E.J.), SOLLINS (P.), TRAPPE (J.M.). – First-year survival of *Tsuga heterophylla* without mycorrhizae and subsequent ecto-mycorrhizal development on decaying logs and mineral soil. – *Canadian Journal of Botany*, vol. 60, 1982, pp. 1601–1605.
- COLLINS (B.S.), PICKETI (S.T.A.). – Influence of canopy opening on the environment and herb layer in a northern hardwood forest. – *Vegetatio*, vol. 70, 1987, pp. 3–10.
- COURBAUD (B.). – Modélisation de la croissance en forêt irrégulière de montagne. – Université de Nancy I, 1991. – 140 p. + annexes (Mémoire de DEA).
- DANIEL (T.W.), SCHMIDT (J.). – Lethal and nonlethal effects of the organic horizons of forested soils on the germination of seeds from several associated conifer species of the Rocky Mountains. – *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 2, 1972, pp. 179–184.
- DASNIAS (P.). – Recherches méthodologiques sur le dynamisme de la végétation après abandon des prairies de fauche (ubac du canton d'Aime). – Université de Grenoble I, 1982. – 59 p. (Mémoire de DEA).
- DAVIES (R.I.), COULSON (C.B.), LEWIS (D.A.). – Polyphenols in plant, humus, and soil. III. Stabilization of gelatin by polyphenol tanning. – *Journal of Soil Science*, vol. 15, 1964, pp. 299–309.

- DIGHTON (J.), HARRISON (A.F.). – Changes in phosphate status of Sitka spruce plantations of increasing age, as determined by root bio-assay. – *Forest Ecology and Management*, vol. 31, 1990, pp. 35–44.
- DIGHTON (J.), HARRISON (A.F.), MASON (P.A.). – Is the mycorrhizal succession on trees related to nutrient uptake? – *Journal of the Science of Food and Agriculture*, vol. 32, 1981, pp. 629–630.
- DIGHTON (J.), MASON (P.A.). – Mycorrhizal dynamics during forest tree development. In: *Developmental biology of higher fungi* / eds. D. Moore, L.A. Casselton, D.A. Wood, J.C. Frankland. – Cambridge: Cambridge University Press, 1985, pp. 117–139.
- DIGHTON (J.), POSKITT (J.M.), HOWARD (D.M.). – Changes in occurrence of basidiomycete fruit bodies during forest stand development, with specific reference to mycorrhizal species. – *Transactions of the British Mycological Society*, vol. 87, 1986, pp. 163–171.
- DIMBLEBY (G.W.). – Natural regeneration of pine and birch on the heather moors of north-east Yorkshire. – *Forestry*, vol. 26, 1953, pp. 41–52.
- DIMBLEBY (G.W.), GILL (J.M.). – The occurrence of podzols under deciduous woodland in the New Forest. – *Forestry*, vol. 28, 1955, pp. 95–106.
- DRAPIER (J.). – Les Difficultés de régénération naturelle du Sapin (*Abies alba* Mill.) dans les Vosges. Étude écologique. – *Revue forestière française*, vol. XXXVII, n° 1, 1985, pp. 45–55.
- DUBOURDIEU (J.), DOUMERET (J.). – La Régénération naturelle des mélèzins. – *Bulletin technique de l'Office national des Forêts*, vol. 9, 1977, pp. 55–59.
- DUCHAUFOUR (P.), ROUSSEAU (L.Z.). – Les Phénomènes d'intoxication des plantules de résineux par le manganèse dans les humus forestiers. – *Revue forestière française*, vol. XI, 1959, pp. 835–847.
- EIS (S.). – Development of white spruce and alpine fir seedlings on cut-over areas in central interior of British Columbia. – *Forestry Chronicle*, vol. 41, 1965, pp. 419–431.
- ESTERBAUER (H.), GRILL (D.), BECK (G.). – Untersuchungen über Phenole in Nadeln von *Picea abies*. – *Phyton (Austria)*, vol. 17, 1975, pp. 87–99.
- FAILLE (A.). – Action des peuplements de *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth dans la dynamique des

- écosystèmes de la forêt de Fontainebleau. II. Influence sur quelques caractères des humus et leurs activités microbiennes. – *Revue d'Écologie et Biologie du Sol*, vol. 14, 1977, pp. 289–306.
- FAILLE (A.). – Influence sur la végétation herbacée de l'ouverture de trouées dans les réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. – *Bulletin d'Ecologie*, vol. 11, 1980, pp. 1–10.
- FAILLE (A.). – Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. V. Évolution à court terme des humus à la suite de l'ouverture de clairières. – *Æcologia Plantarum*, vol. 10, 1975a, pp. 43–62.
- FAILLE (A.). – Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. VI. Influence tardive du clairiéragage sur les humus. – *Æcologia Plantarum*, vol. 10, 1975b, pp. 309–330.
- FAILLE (A.), LEMÉE (G.), PONTAILLER (J.Y.). – Dynamique des clairières d'une forêt inexploitée (réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau). – *Acta Æcologica, Æcologia generalis*, vol. 5, 1984, pp. 35–51.
- FOSTER (D.R.). – Disturbance history, community organization and vegetation dynamics of the old-growth Pisgah Forest, south-western New Hampshire, USA. – *Journal of Ecology*, vol. 76, 1988, pp. 105–134.
- FOURCHY (P.). – Sapin et sapinières des Alpes. Relativité en matière d'aménagement. – *Revue forestière française*, vol. XIII, 1961, pp. 233–243.
- FRANKLIN (J. F.), HEMSTROM (M.A.). – Aspects of succession in the coniferous forest of the Pacific Northwest. In: *Forest succession. Concepts and application* / eds. D.C. West, H.H. Shugart, D.B. Botkin. – New York: Springer Verlag, 1981. – pp. 212–229.
- FREHNER (M.). – Beobachtungen zur Einleitung der Naturverjüngung an einem nordexponierten Steilhang im subalpinen Fichtenwald. – *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, vol. 140, 1989, pp. 1013–1022.
- FROIDEVAUX (L.), AMIET (R.), JAQUENOUD-STEINLIN (M.). – Les Hyménomycètes résupinés mycorhiziques dans le bois pourri. – *Schweizerische Zeitschrift für Pilzkunde*, vol. 56, 1978, pp. 9–14.
- GALLET (C.). – Apports de la biochimie à la connaissance du fonctionnement des écosystèmes forestiers: rôle des composés phénoliques dans une pessière à myrtille. – Université de Lyon I, 1992. – 278 p. + annexes (Thèse de doctorat).

- GALLET (C.), LEBRETON (P.). – Profils phytochimiques au sein d'une pessière d'altitude. – *Acta Biologica Montana*, vol. 9, 1989, pp. 143–152.
- GASHWILLER (J.S.). – Conifer seed survival in a western Oregon clearcut. – *Ecology*, vol. 48, 1967, pp. 431–438.
- GENSAC (P.). – Types de pessière et régénération en Moyenne Tarentaise (Savoie). – *Revue forestière française*, vol. XL, n° 4, 1988, pp. 285–296.
- GENSAC (P.). – Régénération de l'épicéa sur les terrassements des pistes de ski. – *Bulletin de la Société botanique de France*, vol. 136, 1989, pp. 327–334.
- GENSAC (P.). – Régénération en altitude de l'Épicéa [*Picea abies* (L.) Karst.] sur les souches dans les Alpes françaises. – *Annales des Sciences forestières*, vol. 47, 1990, pp. 173–182.
- GIBSON (F.), DEACON (J.W.). – Establishment of ectomycorrhizas in aseptic culture: effects of glucose, nitrogen and phosphorus in relation to succession. – *Mycological Research*, vol. 94, 1990, pp. 166–172.
- GONIN-REINA (P.). – Contribution à l'étude de l'évolution des forêts non-exploitées dans les Pyrénées. – Saint-Gaudens: CADP, 1988. – 45 pages + annexes, figures et tableaux hors-texte.
- GUILLET (B.). – Les Podzols forestiers et les podzols de dégradation: Relation entre l'histoire de la végétation et l'évolution des podzols sur grès vosgien triasique. – *Revue d'Ecologie et Biologie du Sol*, vol. 12, 1975, pp. 405–414.
- HACSKAYLO (E.), SNOW (A.G. J.). – Relation of soil nutrients and light to prevalence of mycorrhizae on pine seedlings. – *USDA Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station, Station Paper*, n° 125, 1959, 13 p.
- HANDLEY (W.R.C.). – Mull and mor formation in relation to forest soils. – *Forestry Commission Bulletin*, n° 23, 1954, 115 p.
- HANDLEY (W.R.C.). – Mycorrhizal associations and calluna heathland afforestation. – *Forestry Commission Bulletin*, n° 36, 1963, 70 p.
- HARMON (M.E.), FRANKLIN (J.F.). – Tree seedlings on logs in *Picea-Tsuga* forests of Oregon and

- Washington. – *Ecology*, vol. 70, 1989, pp. 48–59.
- HARRISON (A.F.). – The inhibitory effect of oak leaf litter tannins on the growth of fungi, in relation to litter decomposition. – *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 3, 1971, pp. 167–172.
- HARVEY (A.E.), JURGENSEN (M.F.), LARSEN (M.J.), GRAHAM (R.T.). – Relationships among soil microsite, ectomycorrhizae, and natural conifer regeneration of old-growth forests in western Montana. – *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 17, 1987, pp. 58–62.
- HO (I.), TRAPPE (J.M.). – Nitrate reductase activity of nonmycorrhizal Douglas-fir rootlets and of some associated mycorrhizal fungi. – *Plant and Soil*, vol. 54, 1980, pp. 395–398.
- HUHTA (V.). – Effects of clear-cutting on numbers, biomass and community respiration of soil invertebrates. – *Annales Zoologici Fennici*, vol. 13, 1976, pp. 63–80.
- INGESTAD (T.). – Mineral nutrient requirements of *Pinus silvestris* and *Picea abies* seedlings. – *Physiologia Plantarum*, vol. 45, 1979, pp. 373–380.
- JOHNSON (E.A.), FRYER (G.I.). – Population dynamics in lodgepole pine-Engelmann spruce forests. – *Ecology*, vol. 70, 1989, pp. 1335–1345.
- KHANNA (P.K.), ULRICH (B.). – Soil characteristics influencing nutrient supply in forest soils. In: Nutrition of plantation forests / ed. G.D. Bowen. – London: Academic Press, 1984. – pp. 79–117.
- KNAPP (A.K.), SMITH (W.K.). – Water relations and succession in subalpine conifers in southeastern Wyoming. – *Botanical Gazette*, vol. 142, 1981, pp. 502–511.
- KNAPP (A.K.), SMITH (W.K.). – Factors influencing understory establishment of Engelmann spruce (*Picea engelmannii*) and subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) in southeast Wyoming. – *Canadian Journal of Botany*, vol. 60, 1982, pp. 2753–2761.
- KOOP (H.), HILGEN (P.). – Forest dynamics and regeneration mosaic shifts in unexploited beech (*Fagus sylvatica*) stands at Fontainebleau (France). – *Forest Ecology and Management*, vol. 20, 1987, pp. 135–150.
- KRASNY (M.E.), VOGT (K.A.), ZASADA (J.C.). – Root and shoot biomass and mycorrhizal development of

- white spruce seedlings naturally regenerating in interior Alaskan floodplain communities. – *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 14, 1984, pp. 554–558.
- KRYWOLAP (G.N.), CASIDA (L.E. J<sup>r</sup>). – An antibiotic produced by the mycorrhizal fungus *Cenococcum graniforme*. – *Canadian Journal of Microbiology*, vol. 10, 1964, pp. 365–370.
- KUBIENA (W.L.). – The soils of Europe. Illustrated diagnosis and systematics. – Madrid: CSIC, 1953. 318 p. + 25 planches hors-texte.
- KUITERS (A.T.). – Role of phenolic substances from decomposing forest litter in plant-soil interactions. *Acta Botanica Neerlandica*, vol. 39, 1990, pp. 329–348.
- KUITERS (A.T.), SARINK (H.M.). – Leaching of phenolic compounds from leaf and needle litter of several deciduous and coniferous trees. – *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 18, 1986, pp. 475–480.
- LACHAUSSÉE (E.). – La Régénération de l'épicéa en haute montagne. – *Revue des Eaux et Forêts*, vol. 85, 1947, pp. 281–302.
- LANIER (L.). – La Forêt doit-elle être mélangée? – *Revue forestière française*, vol. XLIV, n° 2, 1992, pp. 105–128.
- LAST (F.T.), DIGHTON (J.), MASON (P.A.). – Successions of sheathing mycorrhizal fungi. – *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 2, 1987, pp. 157–161.
- LE BARRON (R.K.), JEMISON (G.M.). – Ecology and silviculture of the Engelmann spruce-alpine fir type. – *Journal of Forestry*, vol. 51, 1953, pp. 349–355.
- LE LOUARN (H.), SCHMITT (A.). – Relations observées entre la production de fâines et la dynamique de population du mulot, *Apodemus sylvaticus* L., en forêt de Fontainebleau. – *Annales des Sciences forestières*, vol. 29, 1972, pp. 205–214.
- LEMÉE (G.). – La Hêtraie naturelle de Fontainebleau. In: Problèmes d'écologie. Structure et fonctionnement des écosystèmes terrestres / eds. M. Lamotte, F. Bourlière. – Paris: Masson, 1978. – pp. 75–128.
- LEMÉE (G.). – Structure et dynamique de la hêtraie des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau: un cas de complexe climacique de forêt feuillue monospécifique tempérée. – *Acta Œcologica, Œcologia*

- generalis*, vol. 10, 1989, pp. 155–174.
- LE TACON (F.). – Influence des oiseaux et des rongeurs sur la régénération naturelle du Hêtre. – *Revue forestière française*, vol. XXXII, n° 5, 1980, pp. 457–460.
- LE TACON (F.), LAMOURE (D.), GUIMBERTEAU (J.), FIKET (C.). – Les Symbiotes mycorhiziens de l'Épicéa commun et du Douglas dans le Limousin. – *Revue forestière française*, vol. XXXVI, n° 4, 1984, pp. 325–338.
- LE TACON (F.), OSWALD (H.), PERRIN (R.), PICARD (J.-F.), VINCENT (J.-P.). – Les Causes de l'échec de la régénération naturelle du Hêtre à la suite de la faînée de 1974. – *Revue forestière française*, vol. XXVIII, n° 6, 1976, pp. 427–446.
- LOGAN (K.T.). – Growth of tree seedlings as affected by light intensity. V. White ash, beech, eastern hemlock, and general conclusions. – *Department of the Environment, Canadian Forestry Service, Publication n° 1323*, 1973, 12p.
- LORENTZ (B.). – Cours élémentaire de culture des bois. – Paris: Gibert Jeune, 1837. – 564 p.
- MAC CULLOUGH (H.A.). – Plant succession on fallen logs in a virgin spruce-fir forest. – *Ecology*, vol. 29, 1948, pp. 508–513.
- MAC NEILL (W.M.). – Studies of surface vegetation and natural regeneration in a mature Scots pine wood in Aberdeenshire. – *Forestry*, vol. 28, 1955, pp. 49–65 + 2 planches hors-texte.
- MARX (O.H.). – Ectomycorrhizae as biological deterrents to pathogenic root infections. – *Annual Review of Phytopathology*, vol. 10, 1972, pp. 429–454.
- MARX (O.H.). – Growth of ectomycorrhizal and nonmycorrhizal shortleaf pine seedlings in soil with *Phytophthora cinnamomi*. – *Phytopathology*, vol. 63, 1973, pp. 18–23.
- MARX (O.H.). – The influence of ectotrophic mycorrhizal fungi on the resistance of pine roots to pathogenic infections. I. Antagonism of mycorrhizal fungi to root pathogenic fungi and soil bacteria. – *Phytopathology*, vol. 59, 1969a, pp. 153–163.
- MARX (O.H.). – The influence of ectotrophic mycorrhizal fungi on the resistance of pine roots to pathogenic

- infections. II. Production, identification, and biological activity of antibiotics produced by *Leucopaxillus cerealis* var. *piceina*. – *Phytopathology*, vol. 59, 1969b, pp. 411–417.
- MARX (O.H.), BRYAN (W.C.). – Influence of ectomycorrhizae on survival and growth of aseptic seedlings of loblolly pine at high temperature. – *Forest Science*, vol. 17, 1971, pp. 37–41.
- MASER (C.), TRAPPE (J.M.). – The seen and unseen world of the fallen tree. – *USDA Forest Service, Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station, General Technical Report PNW-164*, 1984, 56 p.
- MASON (P.A.), WILSON (J.), LAST (F.T.), WALKER (C.). – The concept of succession in relation to the spread of sheathing mycorrhizal fungi on inoculated tree seedlings growing in unsterile soils. – *Plant and Soil*, vol. 71, 1983, pp. 247–256.
- MATSON (P.A.), VITOUSEK (P.M.). – Nitrogen mineralization and nitrification potentials following clearcutting in the Hoosier National Forest, Indiana. – *Forest Science*, vol. 27, 1981, pp. 781–791.
- MAYER (H.). – Gebirgswaldbau. Schutzwaldpflege. Ein waldbauer Beitrag zur Landschaftsökologie und zum Umweltschutz. – Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1976. – 435 p.
- MELIN (E.), WIKEN (T.). – Antibacterial substances in water extracts of pure forest litter. – *Nature*, vol. 158, 1946, pp. 200–201.
- MERZOUKI (A.), LOSSAINT (P.), RAPP (M.), BILLES (G.). – L'Effet d'une coupe à blanc sur la minéralisation de l'azote d'un sol rouge méditerranéen. – *Revue d'Écologie et Biologie du Sol*, vol. 26, 1989, pp. 133–154.
- METTIVIER MEYER (H.J.B.), VAN BERGHEM (J.W.), SEVINK (J.), VERSTRATEN (J.M.). – Studies on organic soil profiles. I. Methodology and its application in the Hulshorsterzand. – In : Forest dynamics research in western and central Europe / ed. J. Fanta. – Wageningen: PUDOC, 1986. – pp. 77–84.
- MEYER (F.H.). – Ektomykorrhizen in vermorschten Stämmen von *Tilia*. – *Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft*, vol. 71, 1979, pp. 223–228.
- MILES (J.), YOUNG (W.F.). – The effects of heathland and moorland soils in Scotland and northern England following colonization by birch (*Betula* spp.). – *Bulletin d'Écologie*, vol. 11, 1980, pp. 233–242.

- MILLER (G.R.), CUMMINS (R.P.). – Regeneration of Scots pine *Pinus sylvestris* at a natural tree-line in the Cairngorm Mountains, Scotland. – *Holarctic Ecology*, vol. 5, 1982, pp. 27–34.
- MOORE-LANOECKER (E.). – Fundamentals of the fungi. – 3rd edition. – Engelwood Cliffs (New Jersey): Prentice Hall, 1990. – 561 p.
- MOREAU (R.), POLY (J.). – La Régénération de l'Épicéa dans les forêts de haute altitude. – *Bulletin trimestriel de la Société forestière de Franche-Comté et des Provinces de l'Est*, 1968, pp. 2–12 et 33–47.
- MORTIER (F.). – Approche de la genèse cyclique de la forêt naturelle tempérée. – Université de Rouen, 1987. – 102 p. (Mémoire de MST).
- MOUSAIN (O.). – Effets de deux facteurs édaphiques (teneur en phosphore et qualité de la matière organique des sols) sur l'établissement de la symbiose ectomycorhizienne du Pin maritime (*Pinus pinaster* Soland. In Ait.). – *Revue d'Ecologie et Biologie du Sol*, vol. 12, 1975, pp. 239–259.
- MULLENBACH (P.). – Les Reboisements au voisinage de la limite altitudinale de la végétation forestière (limite sylvestre). Exemple de la station du Chazelet. Premiers résultats. – *Revue forestière française*, vol. XXXIV, n° 5, spécial « Restauration des terrains en montagne », 1982, pp. 50–71.
- NAKASHIZUKA (T.). – Regeneration dynamics of beech forests in Japan. – *Vegetatio*, vol. 69, 1987, pp. 169–175.
- OLDEMAN (R.A.A.). – Forest: elements of silvology. – Berlin: Springer Verlag, 1990. – 624 p.
- OLSEN (R.A.), OOHAM (G.), LINDEBERG (G.). – Aromatic substances in leaves of *Populus tremula* as inhibitors of mycorrhizal fungi. – *Physiologia Plantarum*, vol. 25, 1971, pp. 122–129.
- OLSON (R.K.), REINERS (W.A.). – Nitrification in subalpine balsam fir soils. Tests for inhibitory factors. – *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 15, 1983, pp. 413–418.
- OTT (E.). – Über den Einfluss der Durchforschung auf ökologische Faktoren. – *Zeitschriften des Schweizerischen Forstvereins, Beiheft* n° 40, 1966, 96 p.
- OTT (E.). – Gebirgswaldbau in Mitteleuropa. Die wichtigstigen aktuellen Probleme im Rahmen des zeitlichen Wandels. – *Internationaler Holzmarkt*, vol. 8, 1991, 3 p.

- OTT (E.), LUSCHER (F.), FREHNER (M.), BRANG (P.). – Verjüngungsökologische Besonderheiten im Gebirgsfichtenwald im Vergleich zur Bergwaldstufe. – *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, vol. 142, 1991, pp. 879–904.
- PAGE (G.). – Some effects of conifer crops on soil properties. – *Commonwealth Forestry Review*, vol. 46, 1968, pp. 52–62.
- PAGE (G.). – Effects of forest cover on the properties of some Newfoundland forest soils. – *Canadian Forestry Service, Publication n° 1332*, 1974, 32 p.
- PELLISSIER (F.), TROSSET (L.). – Effect of phytotoxic solutions on the respiration of mycorrhizal and nonmycorrhizal spruce roots (*Picea abies* L. Karst.). In: *Forest tree physiology* / eds. E. Dreyer *et al.* – *Annales des Sciences forestières*, vol. 46 sup., 1989a, pp. 731s–733s.
- PELLISSIER (F.), TROSSET (L.). – Obstacle allélopathique à la germination de graines d'épicéa et à la croissance de trois champignons ectomycorhiziens de cette essence. – *Acta Biologica Montana*, vol. 9, 1989b, pp. 153–160.
- PELLISSIER (F.), TROSSET (L.). – Les Difficultés de régénération naturelle des pessières subalpines: prédation des graines au sol et blocages dus à l'humus. – *Annales des Sciences forestières*, vol. 49, 1992, pp. 383–388.
- PLASSARD (C.), MARTIN (F.), MOUSAIN (D.), SALSAC (L.). – Physiology of nitrogen assimilation by mycorrhiza. In: *Physiological and genetical aspects of mycorrhizae* / eds. V. Gianinazzi-Pearson, S. Gianinazzi. – Paris: INRA, 1986. – pp. 111–120.
- PONTAILLER (J.-Y.). – La Régénération du Hêtre en forêt de Fontainebleau, ses relations avec les conditions hydriques stationnelles. – Université d'Orsay, 1979. – 98 p. + 13 pages en annexe (Thèse de Doctorat de 3<sup>e</sup> cycle).
- ROBINSON (R.K.). – The production by roots of *Calluna vulgaris* of a factor inhibitory to growth of some mycorrhizal fungi. – *Journal of Ecology*, vol. 60, 1972, pp. 219–224.
- ROSE (S.L.), PERRY (D.A.), PILZ (D.), SCHOENEBERGER (M.M.). – Allelopathic effects of litter on the growth and colonization of mycorrhizal fungi. – *Journal of Chemical Ecology*, vol. 9, 1983, pp.

1153–1162.

ROUSSEL (L.). – Le très jeune Épicéa et la lumière. – *Revue forestière française*, vol. XXI, n° 1, 1969, pp. 27–32.

ROUSSEL (L.). – Espèces forestières d'ombre et de lumière. Quelques caractéristiques physiologiques. – *Comptes-Rendus des Séances de l'Académie d'Agriculture de France*, vol. 64, 1978, pp. 1215–1223.

ROVERA (G.). – Géomorphologie dynamique et aménagement des versants en Moyenne Tarentaise (Savoie: communes de Granier, Aime, Macot-La Plagne et Champagny). Une contribution à l'étude de l'érosion naturelle et anthropique des Alpes. – Université de Grenoble I, 1990. – 465 p. (Thèse de Doctorat).

SAMPANGI (R.), PERRIN (R.). – Attempts to elucidate the mechanisms involved in the protective effect of *Laccaria laccata* against *Fusarium oxysporum*. In: *Physiological and genetical aspects of mycorrhizae* / eds. V. Gianinazzi-Pearson, S. Gianinazzi. – Paris: INRA, 1986. – pp. 807–810.

SIREN (G.). – The development of spruce forest on raw humus sites in northern Finland and its ecology. – *Acta Forestalia Fennica*, n° 62.4, 1955, 408 p.

THEANDER (O.). – Hydrophilic extractives from the needles of Scots pine and Norway spruce. – *Svensk Papperstidning*, vol. 9, 1982, pp. R64–R68.

THEANDER (O.). – Leaf litter of some forest trees. Chemical composition and microbiological activity. – *Tappi*, vol. 61, 1978, pp. 69–72.

THEOBALD (W.F.), SMITH (W.H.). – Nitrate production in two forest soils and nitrate reduction in pine. – *Soil Science Society of America Proceedings*, vol. 38, 1974, pp. 668–672.

TREPP (W.). – Die Plenterform des Heidelbeer-Fichtenwaldes der Alpen. – *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, vol. 112, 1961, pp. 337–350.

TROSSET (L.), ROQUES (A.). – Analyse de la distribution altitudinale des insectes ravageurs de cônes d'épicéa (*Picea abies* Karst.) dans les Alpes françaises du nord. In: *Proceedings of the 2nd Conference of the Cone and Seed Insects Working Party, Briançon, France, 3/IX-5/IX 1986* / ed. A. Roques-Ardon. – INRA-CNRF, 1986. – pp. 83–90.

- VAN DEN DRIESSCHE (R.). – Response of conifer seedlings to nitrate and ammonium sources of nitrogen. – *Plant and Soil*, vol. 34, 1971, pp. 421–439.
- VINCENT (J.-P.). – Interaction entre les micromammifères et la production de semences forestières. – *Annales des Sciences forestières*, vol. 34, 1977, pp. 77–87.
- VITOUSEK (P.M.), GOSZ (J.R.), GRIER (C.C.), MELILLO (J.M.), REINERS (W.A.). – A comparative analysis of potential nitrification and nitrate mobility in forest ecosystems. – *Ecological Monographs*, vol. 52, 1982, pp. 155–177.
- WALTER (J.M.). – Architectural profiles of flood-forests in Alsace. In: *Struktur und Dynamik von Wäldern / ed. H. Dierschke. – Vaduz: J. Cramer, 1982. – pp. 187–234.*
- WALTER (J.M.). – Bref aperçu du statut et de la dynamique des forêts anciennes naturelles et semi-naturelles d'Europe. – *Revue forestière française*, vol. XLIII, n° spécial « Patrimoines naturels forestiers », 1991, pp. 173–184.
- WEISSEN (F.). – Dix années d'observation sur la régénération en hêtraie ardennaise. – In: *Symposium Feuillus Précieux, Proceedings, Nancy, France, 11/IX–15/IX 1978. – Nancy-Champenoux: INRA–CNRF, 1978. – pp. 60–70 (Document 78/08).*
- WEISSEN (F.). – Problèmes de régénération en hêtraie ardennaise. – *Bulletin de la Société royale forestière de Belgique*, vol. 93, 1986, pp. 113–117.
- WEISSEN (F.). – La Régénération naturelle de l'Épicéa en Ardenne. – *Bulletin de la Société royale forestière de Belgique*, vol. 86, 1979, pp. 115–123.
- WEISSEN (F.), DELECOUR (F.), DETHIOUX (M.). – Problèmes de régénération en hêtraie ardennaise. Propositions de traitements pour les hêtraies difficiles à régénérer naturellement. – *Bulletin de la Société royale forestière de Belgique*, vol. 93, 1986, pp. 161–166.
- WEISSEN (F.), DELECOUR (F.), LAMBOT (F.). – Facteurs édaphiques et problèmes sylvicoles. Microgley et micropodzol. – *Bulletin de la Société royale forestière de Belgique*, vol. 90, 1983, pp. 201–208.
- WEISSEN (F.), JACQMAIN (M.). – Perspectives de régénération naturelle de l'Épicéa après fumure. – *Bulletin des Recherches agronomiques de Gembloux*, vol. 13, 1978, pp. 353–371.

WOOD (M.O.). – Seedling reproduction of oak in southern New Jersey. – *Ecology*, vol. 19, 1938, pp. 276–293.

WRIGHT (T.W.). – Some effects of thinning on the soil of a Norway spruce plantation. – *Forestry*, vol. 30, 1957, pp. 123–133.

ZIERL (H.). – Der Hochwald. Untersuchungen über die Fichtenbestände in den Hochlagen des Bayerischen Waldes. – *Forstwissenschaftliche Forschungen*, n° 33, 1972, 80 p.

**LÉGENDES DES FIGURES**

**Fig. 1.** Évolution de la forme d'humus et de l'acidité (pH eau mesuré au niveau de la partie supérieure de l'horizon A) au cours du cycle sylvogénétique de l'Épicéa, dans la forêt de Macot (Savoie). Influence de certains faciès non boisés (Mélampyre, Mousse, Myrtille)

**Fig. 2.** Cartographie de la mosaïque forestière (forêt de Macot). Mise en évidence des unités structurales et des rapports Épicéa-Myrtille

**Fig. 3.** Architecture forestière dans la zone de combat (altitude 2150 m)

**Tableau 1** Influence des pluvio-lessivats recueillis sous Myrtille et Épicéa sur la germination des graines et la croissance des plantules d'Épicéa (60 graines par traitement, mesures après 18 jours)

	Phénols totaux (mg eq. acide gallique/l)	Germination totale (% du témoin)	Longueur racine (% du témoin)	Longueur tige (% du témoin)
Trouée	0,3	103 %	105 % NS	90 % NS
Myrtille 13.09.91	4,6	87 %	34 % ***	35 % ***
Myrtille 25.09.91	1,8	92 %	109 % *	98 % NS
Épicéa site 1	19,6	102 %	85 % *	91 % NS
Épicéa site 2	23,6	102 %	67 % ***	93 % NS
Épicéa site 3	22,7	100 %	70 % ***	88 % *

Seuils de signification des tests (test t):

\* = 5 %,  
 \*\* = 1 %,  
 \*\*\* = 0,1 %,  
 NS = non significatif.

**Tableau II** Influence des monomères phénoliques détectés dans les litières et lessivats de Myrtille (acide caféique) et d'Épicéa (para-hydroxy-acétophénone) sur la croissance des plantules d'Épicéa (traitement deux mois après germination, mesures un mois après, 30 répétitions par traitement)

	Racines poids sec (% du témoin)	Tiges poids sec(% du témoin)
Para-hydroxy-acétophénone 10-3 M	57 % ***	75 % ***
Para-hydroxy-acétophénone 10-4 M	74 % ***	85 % **
Acide caféique 10-3 M	56 % ***	71 % **
Acide caféique 10-4 M	59 % ***	80 % ***

Seuils de signification des tests (test t):  
 \*= 5 %  
 \*\*= 1 %  
 \*\*\*= 0,1 %  
 NS = non significatif.

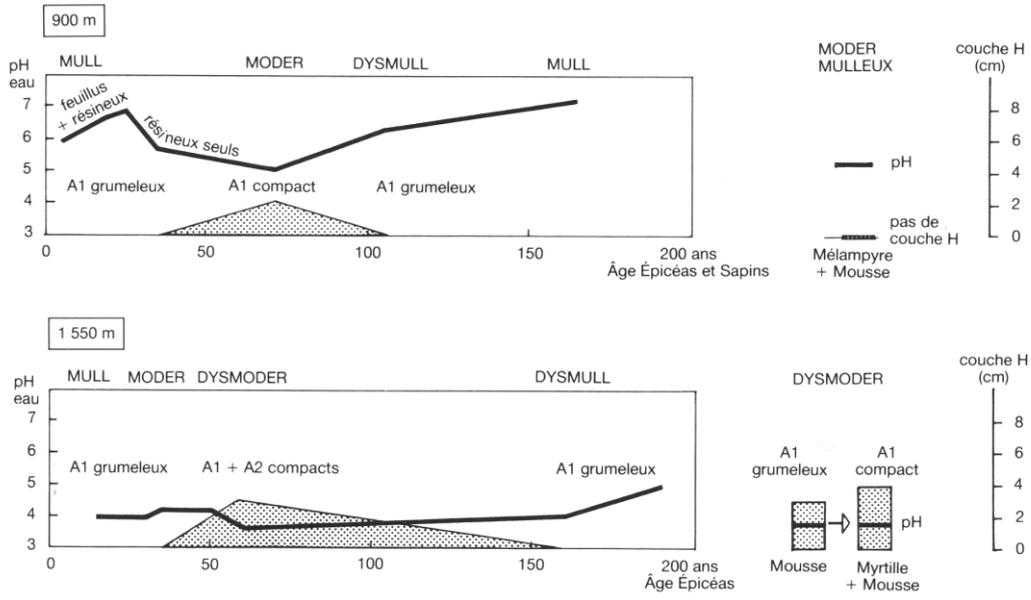


Fig. 1

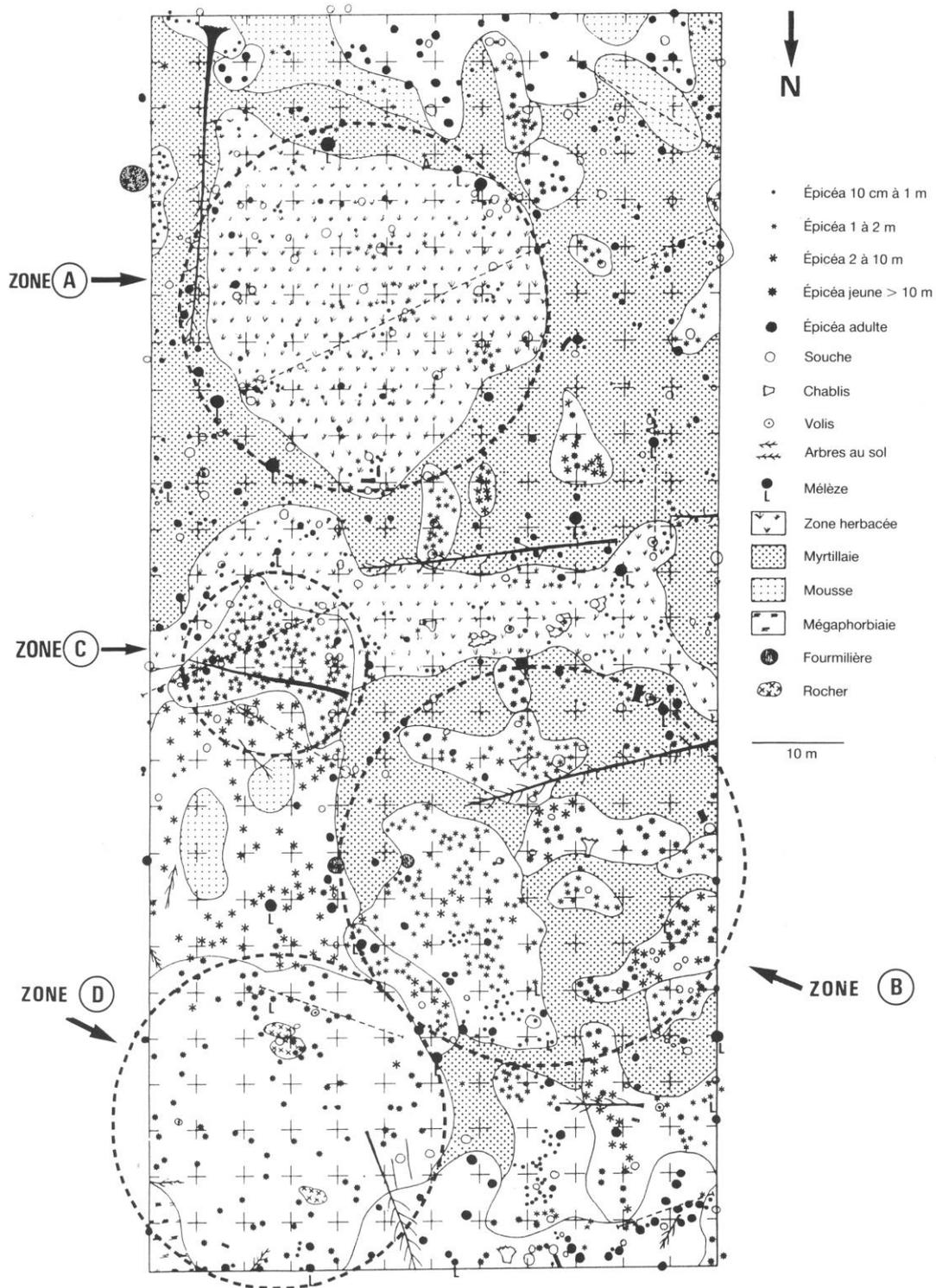


Fig. 2

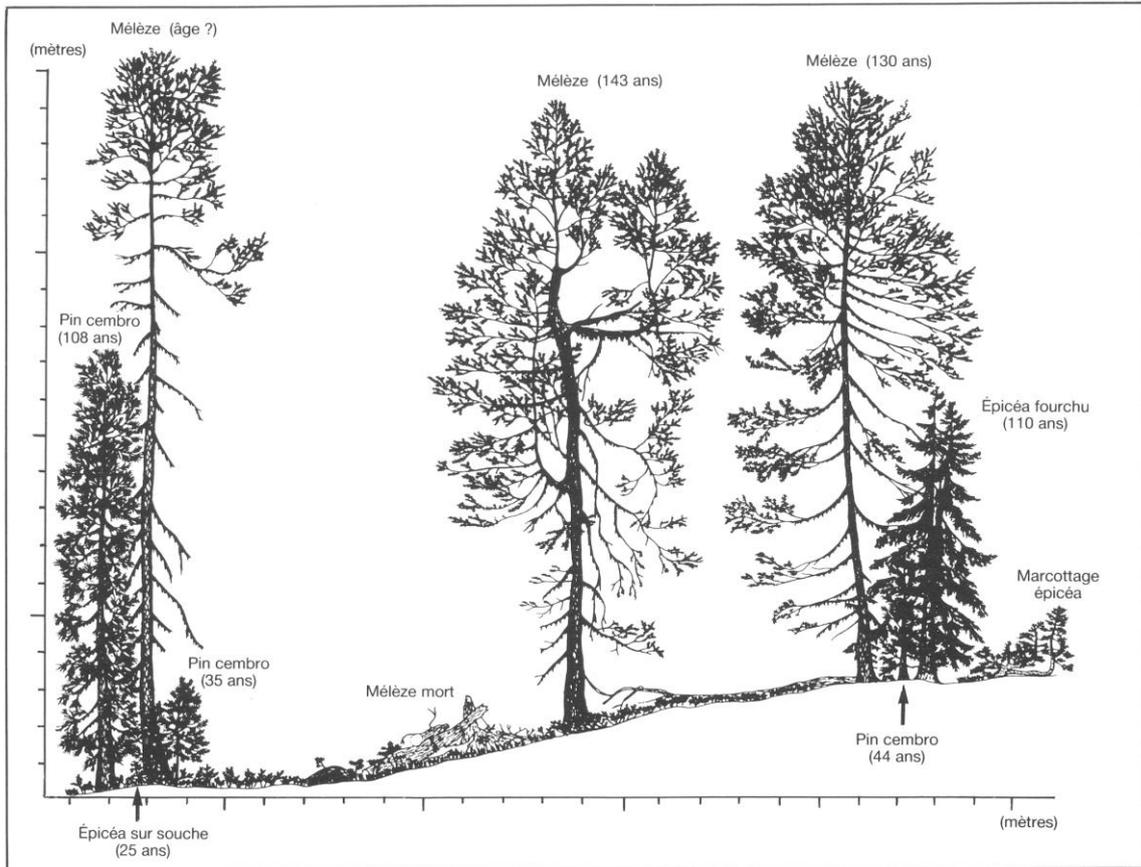


Fig. 3