



HAL
open science

Dynamique du paysage et démographie des espèces arborées dominantes : la régénération du hêtre et du chêne sur les grands Causses

Georges Kunstler

► **To cite this version:**

Georges Kunstler. Dynamique du paysage et démographie des espèces arborées dominantes : la régénération du hêtre et du chêne sur les grands Causses. Sciences de l'environnement. Doctorat ENSAM Montpellier, spécialité Biologie des populations et écologie, 2005. Français. NNT: . tel-02586412

HAL Id: tel-02586412

<https://hal.inrae.fr/tel-02586412>

Submitted on 15 May 2020

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.

05/0042



Cemagref



CENTRE D'ÉCOLOGIE
FONCTIONNELLE
& ÉVOLUTIVE

N° attribué par la bibliothèque :

ACADEMIE DE MONTPELLIER
ECOLE NATIONAL SUPERIEURE AGRONOMIQUE DE MONTPELLIER

THESE

Présentée à l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier
Pour obtenir le grade de DOCTEUR

Spécialité : Biologie des Populations et Ecologie
Formation doctorale : Biologie de l'Evolution et Ecologie
Ecole Doctorale : Biologie Intégrative

**DYNAMIQUE DU PAYSAGE
ET
DEMOGRAPHIE DES ESPECES ARBOREES DOMINANTES**

La régénération du hêtre et du chêne sur les Grands Causses

Par

Georges KUNSTLER

Soutenue publiquement le 29 mars 2005, devant le jury composé de :

Erwin DREYER, Directeur de Recherche, INRA Nancy
Richard MICHALET, Professeur, Université de Bordeaux I
Philippe DREYFUS, Chargé de Recherche, INRA Avignon
Mme Marie-Laure NAVAS, Professeur, ENSA-Montpellier
Bernard DELAY, Directeur de Recherche, CNRS Montpellier
Jacques LEPART, Ingénieur de Recherche, CNRS Montpellier
Thomas CURT, Chargé de Recherche, CEMAGREF Aix-en-Provence

Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examinatrice
Directeur de Thèse
Co-encadrant de Thèse
Co-encadrant de Thèse



N° attribué par la bibliothèque :

ACADEMIE DE MONTPELLIER
ECOLE NATIONAL SUPERIEURE AGRONOMIQUE DE MONTPELLIER

THESE

Présentée à l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier
Pour obtenir le grade de DOCTEUR

Spécialité : Biologie des Populations et Ecologie
Formation doctorale : Biologie de l'Evolution et Ecologie
Ecole Doctorale : Biologie Intégrative

**DYNAMIQUE DU PAYSAGE
ET
DEMOGRAPHIE DES ESPECES ARBOREES DOMINANTES**

La régénération du hêtre et du chêne sur les Grands Causses

Par

Georges KUNSTLER

Soutenue publiquement le 29 mars 2005, devant le jury composé de :

Erwin DREYER, Directeur de Recherche, INRA Nancy
Richard MICHALET, Professeur, Université de Bordeaux I
Philippe DREYFUS, Chargé de Recherche, INRA Avignon
Mme Marie-Laure NAVAS, Professeur, ENSA-Montpellier
Bernard DELAY, Directeur de Recherche, CNRS Montpellier
Jacques LEPART, Ingénieur de Recherche, CNRS Montpellier
Thomas CURT, Chargé de Recherche, CEMAGREF Aix-en-Provence

Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examinatrice
Directeur de Thèse
Co-encadrant de Thèse
Co-encadrant de Thèse

Remerciements

Je remercie tout d'abord mes encadrants Thomas Curt et Jacques Lepart pour leur participation à l'élaboration de mon travail de thèse et son suivi tout au long de ces trois années. Tous deux ont accepté de corriger cette thèse dans un délai très court.

Je voudrais ensuite remercier Erwin Dreyer, Philippe Dreyfus, Richard Michalet et Marie-Laure Navas, membres de mon jury, d'avoir accepté d'évaluer mon travail. Merci également à tous les membres de mon comité de thèse Eric Garnier, François Houllier et Hervé Sinoquet pour leurs remarques pertinentes et leurs regards critiques. Merci aussi à toutes les personnes qui ont relu cette thèse : Nadir Alvarez, Pierre-Olivier Cheptou, Baptiste Hautdidier, Jean Kunstler, Xavier Morin et François Munoz.

Merci à Monique Bouchaud pour son aide constante pour le travail de terrain. Sans son travail rien n'aurait été possible. J'ai énormément apprécié le temps passé avec Monique dans les pelouses à discuter de 1973 et de 2003 ou dans les pinèdes à parler de la gestion forestière. Merci aussi à René Jouvie, pour le travail de terrain qu'il a réalisé avec Monique en 2004 quand j'étais immobilisé.

Mes trois années de thèse ont été l'occasion d'échanges scientifique ou non-scientifiques avec un grand nombre de personnes, membres du Cemagref, du CEFE ou d'autres organismes, que je tiens à remercier vivement : André, Anabelle, Axel, Bernard, Christian, Clélia, David, Damien, Emilie, Fabrice, François, Geneviève, Guillaume, John, Lluis, Max, Nadir, Olivier, Pascal, Paul, Philippe, POC, Sandrine, Sébastien, Sophie, Wilfried, Xavier. Merci aussi à Florian mon seul et unique stagiaire, j'ai beaucoup apprécié de travailler avec lui. Merci aussi à mes parents pour leur soutien sans failles. Merci à Xavier de m'avoir supporté avec mes béquilles ...

Merci enfin, à Fanny de m'avoir de m'avoir donné l'espoir et l'envie de sourire même dans la phase de rédaction.

Table des Matières

Table des Matières	1
Liste des Annexes	4
Avant propos	5
Lexique	6
Introduction	8
<hr/>	
Equilibre et Perturbation Humaine	9
Evolution du concept d'équilibre	9
Dynamique transitoire des écosystèmes	10
Historique de la pression des activités humaines sur la végétation	12
Influence des théories de l'équilibre sur la perception et la gestion du milieu	14
Lost Eden et Ruined Landscape	15
Histoire du concept de niche	18
Modèle de dynamique de régénération par trouée forestière	19
Modèle de dynamique forestière de Vera	21
Concepts de niche, compétition et facilitation	22
Hypothèses et Plan d'étude	23
Le Causse du Larzac, le chêne pubescent et le hêtre	26
<hr/>	
Présentation du milieu physique du Larzac	27
Histoire de la végétation et des activités humaines sur le Larzac	29
Présentation du hêtre et du chêne pubescent	32
La Tolérance à l'Ombre	35
<hr/>	
Introduction	36

Importance de la tolérance à l'ombre pour la dynamique du hêtre et du chêne en pinède	36
La tolérance à l'ombre, un concept ancien mais flou	37
Une première approche, l'analyse des structures d'âge	39
Modèle de croissance et de mortalité en fonction de la lumière	41
Tolérance à l'ombre au stade plantules	43
Origine fonctionnelle de la variabilité de la tolérance à l'ombre	44
Déterminants fonctionnels de la mortalité à l'ombre	46
Conclusion	48
La régénération dans les parcours abandonnés	50
<hr/>	
Introduction	51
Patrons spatiaux de la régénération	54
Variabilité du taux de survie dans les pelouses	55
Importance de la compétition avec les herbacées et facilitation indirecte	56
Tolérance à la compétition herbacée et stratégie racinaire	59
Conclusion	61
Importance des processus de dispersion	63
<hr/>	
Introduction	64
La fragmentation des peuplements de hêtre et de chêne, et la dispersion	67
Dispersion et régénération	67
Dispersion en milieu ouvert et interaction avec les effets de facilitation des buissons	69
Méthode adoptée	69
Changement du recouvrement des buissons au cours du temps	71
Différence de dispersion chêne/hêtre	72
Limitation de la colonisation des pelouses par le hêtre et le chêne.	73
Dispersion préférentielle vers les pinèdes	75
Comportement de dispersion du Geai dans un paysage Méditerranéen hétérogène	75
Conséquences pour la dynamique des paysages	76

Dispersion dans une pelouse en cours de colonisation par le pin	78
Conclusion	80
Conclusion	83
<hr/>	
Le paysage du Larzac	84
Niche de régénération du hêtre et du chêne	85
Tolérance à l'ombre et dynamique dans les pinèdes	85
Dynamique en milieu ouvert et importance du « modèle de Vera »	86
La dispersion animale	90
Dimensions non étudiées de la niche	91
Compétition pour les nutriments	91
Les perturbations et la capacité de rejet	92
Dynamique d'un paysage en déséquilibre	93
Approche de la transformation du paysage	93
Place de la gestion dans la dynamique du paysage	95
Bibliographie	97

Liste des Annexes

Annexe 1

- 1.1 Analysis of age-structure of Downy oak and European beech saplings in the understorey of *Pinus* forests in Southern France. Kunstler, G. Lepar, J. and Curt, T.
- 1.2 Growth, mortality and shade tolerance strategies of European beech and Downy oak in sub-Mediterranean forest of Southern France. Kunstler, G., Curt, T., Bouchaud, M., Lepar, J.

Annexe 2

- 2.1 Exploring the relative importance of indirect facilitation and competition for tree species colonization of sub-Mediterranean grasslands. Kunstler, G., Curt, T., Bouchaud, M., Lepar, J.

Annexe 3

- 3.1 Dispersal and shrub facilitation in tree recruitment in sub-Mediterranean grasslands. Kunstler, G., Chadœuf, J., Klein, E., Curt, T., Bouchaud, M., Lepar, J.
- 3.2 Spatial pattern of beech (*Fagus sylvatica* L.) and oak (*Quercus pubescens* Mill.) seedlings in natural pine (*Pinus sylvestris* L.) woodlands. Kunstler, G., Curt, T., Lepar, T.

Avant propos

Ce travail a été réalisé dans le cadre de mon affectation en tant qu'Ingénieur des Travaux des Eaux et Forêts au Cemagref Clermont-Ferrand, dans l'équipe Ecologie Appliquée des Milieux Boisés de l'Unité de Recherche Dynamique et Fonctions des Espaces Ruraux. L'encadrement scientifique, l'appui technique pour les expérimentations et les analyses ont été assurés par le Cemagref Clermont-Ferrand (Thomas Curt) et le Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive de Montpellier CNRS UMR 5175 (Jacques Lepart). Le travail a été principalement financé par le Ministère de l'Agriculture, FNADT, N° 0413-2002 « Gestion durable des boisements naturels feuillus en moyenne montagne : comprendre et favoriser le retour du chêne et du hêtre ».

Le texte qui suit est composé de deux parties. La première, rédigée en français, est une synthèse de l'ensemble des travaux réalisés lors de la thèse. Après une description du cadre scientifique de notre étude et de la problématique de la thèse, le travail de thèse est synthétisé dans quatre chapitres. La seconde est composée de cinq articles, rédigés en anglais. Ils présentent de manière détaillée les différentes approches employées dans la thèse. Bien que la synthèse ait été rédigée de manière à limiter le recours aux annexes, il sera parfois nécessaire pour avoir des précisions supplémentaires, de se reporter aux articles en annexe. Un article est sous presse dans un journal international, un deuxième est accepté avec révisions majeures dans un journal international et deux sont en cours d'évaluation dans des journaux internationaux. Enfin un article est en cours de préparation.

Lexique

Dispersion des graines (*seed dispersal*) : mouvement des graines depuis l'arbre semencier.

Dispersion directionnelle (*directional dispersal*) : dispersion plus fréquente vers des sites favorables à la dynamique de la plante.

Dispersion dirigée : dispersion plus fréquente vers certains sites, mais pas nécessairement des sites favorables.

Éclairement : dans ce travail nous désignerons par éclairement le pourcentage de la densité de flux du rayonnement photo-synthétiquement actif incident transmis sous le couvert (voir encadré 2).

Fonction de dispersion (*dispersal kernel*) : c'est une fonction de densité de probabilité de déposition d'une graine dans un site en fonction de la distance à la source de graines par unité de surface.

Maximum de vraisemblance : méthode statistique d'estimation des paramètres les plus vraisemblables d'un modèle analytique d'après les données observées (voir encadré 4).

Non à l'équilibre : système avec une dynamique transitoire (voir encadré 1).

Plantule (*seedling*) : jeune arbre de moins de 1 an.

Pluie de graines (*seed rain*) : patron de déposition des graines dans l'espace (somme de la dispersion depuis tous les semenciers de la zone).

Pluie de graines individuelle (*seed shadow*) : patron de déposition des graines dans l'espace pour un seul semencier.

Recrutement : entrée de nouveaux individus dans une population. On peut le définir par l'entrée dans un stade de développement particulier (Dans cette étude on s'intéresse le plus souvent au recrutement de semis).

Semis (*sapling*) : dans cette étude nous utiliserons semis comme traduction du terme anglais *sapling*. Un semis correspondant à un arbre juvénile de plus d'un an et n'ayant pas encore atteint la canopée des arbres adultes. Dans cette étude la limite supérieure de hauteur pour être considéré comme semis a été fixée à 7 mètres.

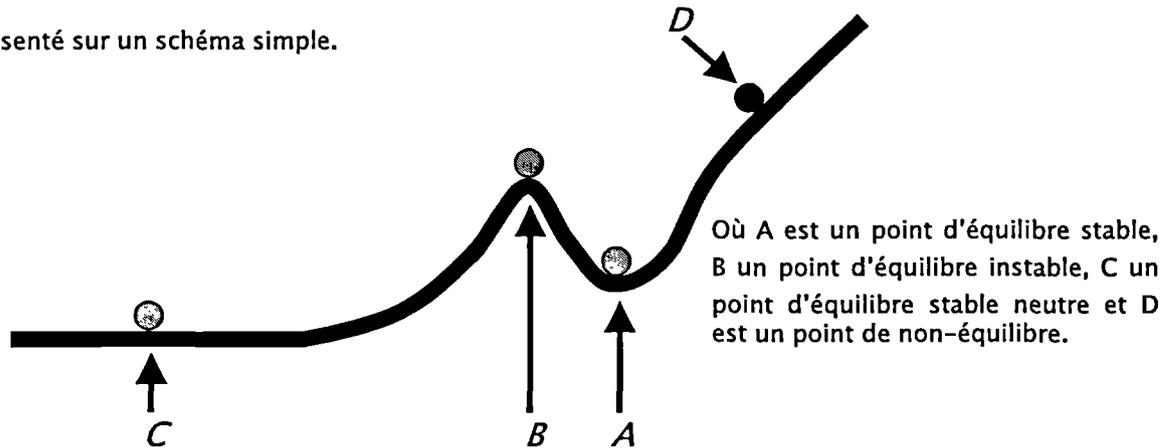
Site favorable (*Safe site*) : site favorable à la germination et à la survie des graines et des plantules. Notre définition est plus large que la définition originale proposée par Harper.

Introduction

“Throughout the twentieth century, science has been increasingly defined as being in opposition to historical reasoning, and its superiority is thought to rest on this opposition.” Kingsland, 1995

Encadré 1 : Concept d'équilibre d'après DeAngelis & Waterhouse (1987).

Le concept d'équilibre n'est pas facilement applicable à des systèmes réels. Le plus souvent, il est représenté sur un schéma simple.



Cette représentation du concept d'équilibre est correcte mais est de peu d'utilité quand on s'intéresse à un système écologique, pour lequel ce concept peut être plus ambigu que sur ce schéma. Dans les systèmes écologiques, deux processus complexifient la description d'un état d'équilibre.

1. les variations stochastiques de conditions abiotiques et l'effet des perturbations peuvent conduire à des variations stochastiques de l'état du système écologique. Suivant l'importance des variations des conditions abiotiques et des perturbations, un système peut soit fluctuer autour d'un point d'équilibre, soit avoir un comportement stochastique. Cet effet a été inclus soit en rajoutant un bruit au modèle déterministe, soit en rajoutant des perturbations discrètes séparées par des intervalles de tailles aléatoires, soit en remplaçant les paramètres déterministes de la population par des variables aléatoires.

2. les interactions biotiques, si elles ont de forts effets rétroactifs ou des effets-retard, peuvent conduire à une dynamique avec des cycles et plusieurs équilibres stables. Par exemple, le modèle de Lotka-Volterra peut présenter une dynamique instable du système, voir chaotique (chaos déterministe), quand les effets rétroactifs sont importants.

DeAngelis & Waterhouse (1987) proposent donc que pour décrire l'état d'équilibre d'un système écologique il faut se placer sur un continuum entre trois types de système :

- un système déterministe avec des équilibres stables ;
- un système avec des effets biotiques rétroactifs forts et des équilibres instables ;
- un système avec des effets stochastiques de l'environnement et une description probabiliste du système.

Equilibre et Perturbation Humaine

Le concept d'équilibre des systèmes écologiques, que l'on peut rattacher à la notion de *balance of Nature*, a influencé le développement de notre vision de la dynamique des communautés et des populations depuis l'antiquité (Egerton, 1977). Cette hypothèse, souvent implicite dans les théories écologiques, a pour implication très importante que les effets historiques, la stochasticité interne du système et les perturbations environnementales jouent un rôle mineur dans le fonctionnement des écosystèmes.

Historiquement, cet équilibre était considéré comme le fruit d'une puissance divine (Cuddington, 2001). Après Darwin, on a considéré qu'il était le résultat des interactions biotiques (compétition, prédation, ...). Les modèles de communauté et de population ont dès lors été construits sous l'hypothèse que la compétition et la prédation étaient les principaux facteurs à prendre en compte et ont été élaborés dans le cadre du paradigme de l'équilibre (par exemple, la théorie de la niche de Hutchinson, 1957, ou les conceptions de la dynamique de la végétation de Tilman, 1988). L'influence des théories à l'équilibre a marqué au cours du XX^{ème} siècle le développement de l'écologie comme science en opposition à l'histoire naturelle. Pour Mc Arthur par exemple, le développement de l'écologie impliquait qu'elle se démarque des études narratives qui incluaient une forte composante historique dans la dynamique des systèmes (*in* Kingsland, 1995). Une analyse à l'équilibre des systèmes écologiques permettait de se rapprocher de la démarche dominante en physique, construite en opposition avec des analyses historiques (Kingsland, 1995).

Evolution du concept d'équilibre

Initialement, la notion d'équilibre en écologie était principalement limitée à un seul point d'équilibre attractif et stable (DeAngelis & Waterhouse, 1987) (par exemple le modèle Lotka-Volterra) (voir l'encadré 1). Pour ces modèles, les fluctuations observées dans les populations naturelles étaient secondaires. Cette dernière hypothèse a fortement été remise en cause. C'est pourquoi des théories alternatives ont suggéré que les systèmes écologiques n'avaient pas nécessairement un point d'équilibre stable. Premièrement, les interactions

biotiques peuvent conduire à l'existence de cycles stables (par exemple pour certains modèles proie-prédateur) ou à plusieurs équilibres stables (voir par exemple Vandermeer *et al.*, 2004). Deuxièmement les variations aléatoires de l'environnement (changements des conditions abiotiques, perturbations) peuvent conduire à une dynamique stochastique du système. Le système peut alors être représenté de deux manières : (i) par un modèle où les variables du système sont des variables aléatoires représentées par une fonction de densité de probabilité (et non par une simple valeur moyenne) (voir par exemple Clark, 2003) ; (ii) un modèle déterministe qui inclut un effet aléatoire des perturbations (exemple dans DeAngelis & Waterhouse, 1987).

D'après DeAngelis & Waterhouse (1987), la constatation de l'instabilité de nombreux modèles écologiques à l'échelle locale, a conduit à rechercher la stabilité des systèmes écologiques à l'échelle du paysage ou sur la longue durée (Turner *et al.*, 1993 ; Wu & Loucks, 1995). Pour ces modèles, il y a un équilibre dynamique à l'échelle du paysage. On peut citer par exemple les modèles de méta-populations (Hanski, 1998) et les modèles de dynamique du paysage (Turner *et al.*, 1993). L'étude de la coexistence des espèces et de la diversité a aussi été orientée vers des modèles d'équilibre dynamique pour les systèmes écologiques. Ces approches considèrent qu'une des composantes du système est à l'équilibre alors que d'autres variables du système ont un comportement stochastique. Par exemple, des modèles neutralistes où la communauté a une composition spécifique non stable, ont été proposés pour expliquer le maintien de la diversité spécifique en forêts tropicales (Hubbell, 2001) et l'évolution de la diversité globale du monde vivant au cours des temps géologiques (Benton, 1987).

Dynamique transitoire des écosystèmes

Une manière beaucoup plus radicale de remettre en question la théorie de l'équilibre est de considérer que les perturbations sont très irrégulières dans leur fréquence et dans leur intensité ou de considérer que les fluctuations des facteurs environnementaux ne se font pas autour d'une moyenne stable mais que cette moyenne varie continuellement. Cette vision ne remet pas nécessairement en cause les modèles précédents ; cela dépend en fait du rapport entre la vitesse de changement du régime de perturbation (fréquence et intensité)

ou des variables environnementales et la vitesse de réponse du système écologique (Chesson & Case, 1986). Si les changements de fréquence des perturbations ou des variables environnementales sont lents, les communautés ayant une dynamique rapide peuvent suivre les différentes prédictions des modèles à l'équilibre pour chaque nouvelle valeur du régime de perturbation ou de la variable environnementale. En revanche pour les communautés qui ont une dynamique plus lente comme les forêts (Chesson & Case, 1986), ces modèles à l'équilibre ne sont plus applicables, l'histoire du système redevient prépondérante. Le système a alors une dynamique transitoire (Hasting, 2004).

Indices d'une dynamique transitoire des écosystèmes

Les changements climatiques passés peuvent conduire à une dynamique des forêts qui soit « non à l'équilibre ». Par exemple, Baker *et al.* (2004) et Lewis *et al.* (2004) ont montré que pour les forêts tropicales, la biomasse totale, la croissance et la mortalité des arbres ont été modifiées par les changements climatiques récents. D'après Davis (1986), certaines forêts actuelles, fortement modelées par les dernières glaciations pourraient être mal adaptées génétiquement aux conditions climatiques présentes. Les perturbations naturelles peuvent aussi avoir un effet à très long terme sur les communautés forestières et les maintenir en déséquilibre sur de longues périodes (Woods, 2000a, b). Savage *et al.* (2000) ont utilisé un modèle de dynamique forestière pour étudier l'histoire du développement des communautés (pour « dérouler » l'histoire d'une communauté comme l'avait proposé Gould, 1989). Ils ont montré qu'à un niveau de perturbation intermédiaire (perturbation par le feu dans leur modèle), il existait de nombreuses trajectoires de la communauté forestière, et que le temps nécessaire pour atteindre un état stable était si long qu'il pouvait n'être jamais atteint. Les perturbations liées aux activités humaines peuvent aussi avoir un effet très durable sur les écosystèmes forestiers. Par exemple, en forêt de Haye sur le plateau Lorrain, les effets d'activités agricoles qui se sont arrêtées à l'époque romaine sont encore visibles sur la composition floristique et la composition chimique des feuilles des arbres (Dupouey *et al.*, 2002). Blondel et Vigne (1993) ont par ailleurs montré que dans la zone Méditerranéenne, la diversité de l'avifaune et des communautés de mammifères était

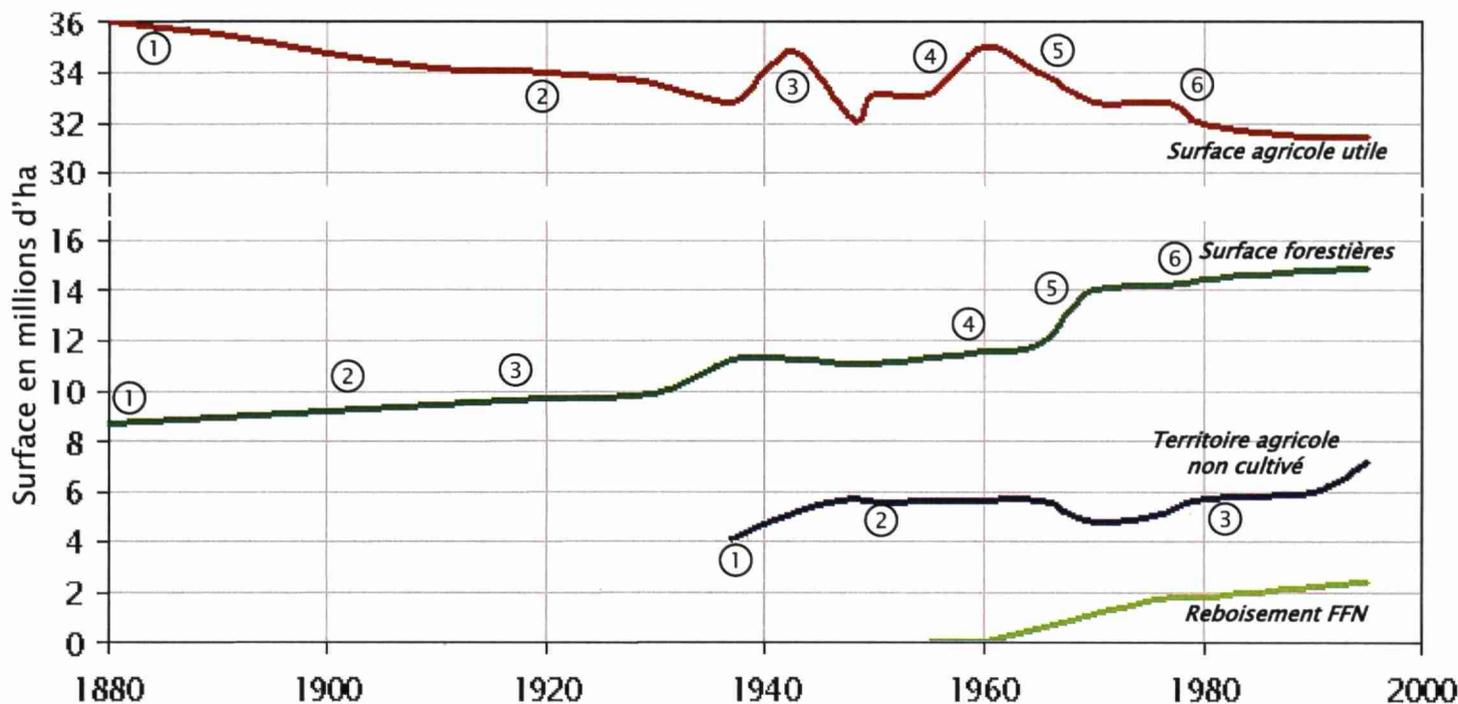


Figure 1 d'après Curt et al (1999)

Changements d'occupation des sols en France et principaux événements susceptibles de l'avoir affectée :

Surface agricole utile :

1. Première révolution agricole et exode rural, phylloxéra
2. 1^{ère} guerre mondiale, déprise, exode rural
3. 2^{ème} guerre mondiale poursuite de l'exode rural
4. 2^{ème} révolution agricole, « faim » de terres
5. Modernisation de l'agriculture, PAC
6. Déprise agricole structurelle

Surface forestières :

1. Reboisements massifs (Sologne, Landes) et RTM (Alpes du Sud, Cévennes, Pyrénées)
2. Reboisements de résineux en montagne, besoins en bois (mines)
3. 1^{ère} guerre mondiale destruction de certaines forêts
4. Création du FFN, reboisements massifs
5. Changements du mode de comptage statistique
6. Poursuite des reboisements

Territoire Agricole non cultivé :

1. Abandon des terres difficiles (montagnes, zones méditerranéenne)
2. Mise en place de la PAC
3. Réforme de la PAC

influencée par les populations humaines y compris celles du Néolithique¹. En Amérique du Nord et dans une large partie de l'Europe, les effets des activités humaines sur les écosystèmes forestiers sont très importants et très anciens (Delcourt & Delcourt, 1991 ; Foster, 2002) et ne peuvent donc pas être négligés.

Historique de la pression des activités humaines sur la végétation

Depuis la préhistoire, la fréquence et l'intensité des perturbations humaines ne correspondent pas à un régime de perturbation constant, pour lequel la dynamique des systèmes écologiques serait stable à une certaine échelle. En Europe, les effets des activités humaines sur la végétation ont débuté dans la zone Méditerranéenne avec le développement des sociétés sédentaires du Néolithique (Barbero *et al.*, 1990 ; Lepart & Debussche, 1992). Les pressions humaines sur le milieu naturel ont ensuite progressivement augmenté jusqu'à l'époque Romaine. Depuis cette époque, l'intensité de ces pressions est rarement restée stable car elles ont été soumises à l'influence des changements de régime politique et de règles de gestion, ainsi qu'à celle des guerres, des maladies. Des phases de défrichement et d'abandon des terres cultivées se sont ainsi succédées. A partir du début du XIX^{ème} siècle, l'exode rural et la modernisation des systèmes agricoles ont conduit à une déprise agricole particulièrement marquée dans les zones de moyenne montagne. En France, cette déprise agricole n'a pas été régulière mais s'est faite en plusieurs phases, qui sont représentées sur la figure 1. La dynamique de la végétation a donc été marquée depuis des milliers d'années par des perturbations humaines fluctuant au cours du temps. La très lente dynamique des systèmes forestiers (par exemple l'âge moyen d'entrée en reproduction de *Fagus sylvatica* L. est de 45 ans d'après Suszka *et al.*, 1994) est donc probablement très loin d'un état d'équilibre même à d'importantes échelles de temps (à l'échelle du siècle) et d'espace

¹ Citation de la conclusion de l'article : "*Integrating historical and spatial components of diversity with population biology and community ecology leads to more realistic ideas of the real world, which is no longer the orderly, predictable, and deterministic world of the sixties, but a world where factors such as competition, predation, parasitism, species-specific life histories and genotypes share their roles in the shaping of biodiversity with disturbances, patchiness, historical events, and the impact of humanity.*" Blondel, J. & Vigne, J.D. (1993). Space, time, and man as determinants of diversity birds and mammals in the Mediterranean Region. In Species diversity in ecological communities (eds R.J. Ricklefs & D. Schuller). University of Chicago Press, Chicago and London..

(échelle d'une région présentant des conditions macroclimatiques et géologiques globalement homogènes) (Chesson & Case, 1986).

Il ne s'agit pas ici de remettre en cause tous les modèles à l'équilibre et de considérer que seule une approche de la dynamique transitoire des systèmes est possible. En effet, l'hypothèse de l'équilibre permet souvent d'expliquer en grande partie le comportement des systèmes écologiques. Nous voulons analyser comment des problématiques de gestion/conservation des milieux naturels et des concepts fondateurs de l'écologie, comme celui de niche, ont été influencés par (i) le modèle dominant d'un équilibre stable unique, puis (ii) son évolution vers une vision plus complexe de l'équilibre et enfin (iii) par une vision de dynamique transitoire.

« *Can a society afford to loose the ability to think historically ?* » Kingsland, 1995

Influence des théories de l'équilibre sur la perception et la gestion du milieu

Les théories écologiques basées sur la notion d'équilibre ont fortement influencé la gestion et la conservation des milieux naturels. Cette gestion est généralement inspirée par le modèle dominant de stabilité des systèmes et la volonté de préserver ou de restaurer un état « originel » (Foster *et al.*, 1996). La notion d'écosystème de référence (Aronson & Le Floc'h, 1995) est souvent utilisée pour définir l'objectif des stratégies de conservation ou de restauration. La notion de paysage culturel a aussi été proposée pour diriger les actions de gestion, ce concept incluant les activités humaines dans la définition du système de référence (Lepart *et al.*, 2000). La conception de ce que doit être un écosystème ou un paysage (conception normative des paysages, Lepart *et al.*, 2000) est en effet fortement influencée par le contexte social de l'époque et par l'élément que l'on choisit de privilégier (limitation de l'érosion, naturalité, biodiversité...). Cependant si l'on considère qu'il n'existe pas d'état fixe d'un écosystème et que sa dynamique peut être fortement variable, quel objectif se fixer pour les mesures de restauration ou de conservation ?

On retrouve les mêmes influences pour les aménagements forestiers qui sont largement dominés par une vision à l'équilibre. Dans la majorité des grands modes de gestion sylvicole (taillis sous futaie, futaie régulière, ou futaie jardinée), le rôle principal de l'aménagiste est d'assurer la pérennité du système (principalement en termes de production de bois). La gestion de la forêt doit aboutir à un équilibre sur l'ensemble du massif. Pour la futaie jardinée, la notion d'équilibre doit même s'appliquer à la dynamique démographique locale (de Liocourt, 1898). La mise en place d'un nouveau mode de gestion sylvicole se fait pourtant sur un temps très long et la « mémoire¹ » des écosystèmes forestiers implique que l'on se trouve souvent loin du schéma de gestion théorique. Par exemple, dans les forêts

¹ Ou la forte inertie des systèmes forestiers

publiques françaises, la conversion des taillis sous futaie en futaie régulière commencée en 1860 (sous l'impulsion du premier directeur de l'Ecole Forestière de Nancy, B. Lorentz) est encore en cours sur des surfaces considérables, alors que le modèle de futaie régulière est déjà remis en cause au profit de la futaie irrégulière. Les aménagements forestiers se basent trop souvent sur un schéma déterministe simple de la dynamique forestière, alors que la mémoire de ces écosystèmes est forte, ce qui tend à favoriser l'émergence de schémas de succession différents (Arnould, 2002).

L'acceptation du « non-équilibre » des systèmes écologiques conduit à la remise en cause du concept de paysage ou d'écosystème de référence. La gestion doit être recentrée sur les processus. Le gestionnaire doit plus utiliser ses connaissances sur les processus impliqués dans la dynamique des écosystèmes forestiers que des prédictions sur la dynamique globale du système. Il est évident que l'état de nos connaissances sur la dynamique des systèmes écologiques « non à l'équilibre » ne permet pas de prédictions extrêmement précises pour édicter des règles de gestion, mais les utiliser en prenant en compte leur incertitude est sans doute préférable à l'utilisation de prédictions erronées basées sur une analyse à l'équilibre. Ceci suppose des règles de gestion moins strictes, s'adaptant et utilisant largement les processus naturels (souvent très variables) dans la dynamique du système (voir par exemple la sylviculture proposée par Pro Silva¹). Pour la gestion des prairies en milieux arides, Sullivan & Rhode (2002) affirment que des règles basées sur une analyse « non à l'équilibre » des systèmes écologiques prendraient mieux en compte la place et le rôle de l'homme dans ces systèmes. En effet, cette approche serait plus sensible à l'histoire et aux interactions de l'écosystème avec les sociétés humaines.

Lost Eden et Ruined Landscape

En matière de gestion et de conservation des milieux anthropisés du pourtour méditerranéen, un renversement total de la conception de l'écosystème de référence a eu lieu au cours du dernier siècle (Lepart *et al.*, 2000). Dans la première moitié du XX^{ème} siècle, dans le contexte d'une diminution récente de la densité de population avec le souvenir ou la

¹ PRO SILVA est une union de forestiers qui conçoivent et qui appliquent une sylviculture proche de la nature. Cette union a été créée en 1989 en Slovénie.
(http://ourworld.compuserve.com/homepages/J_Kuper/prosilva.htm)

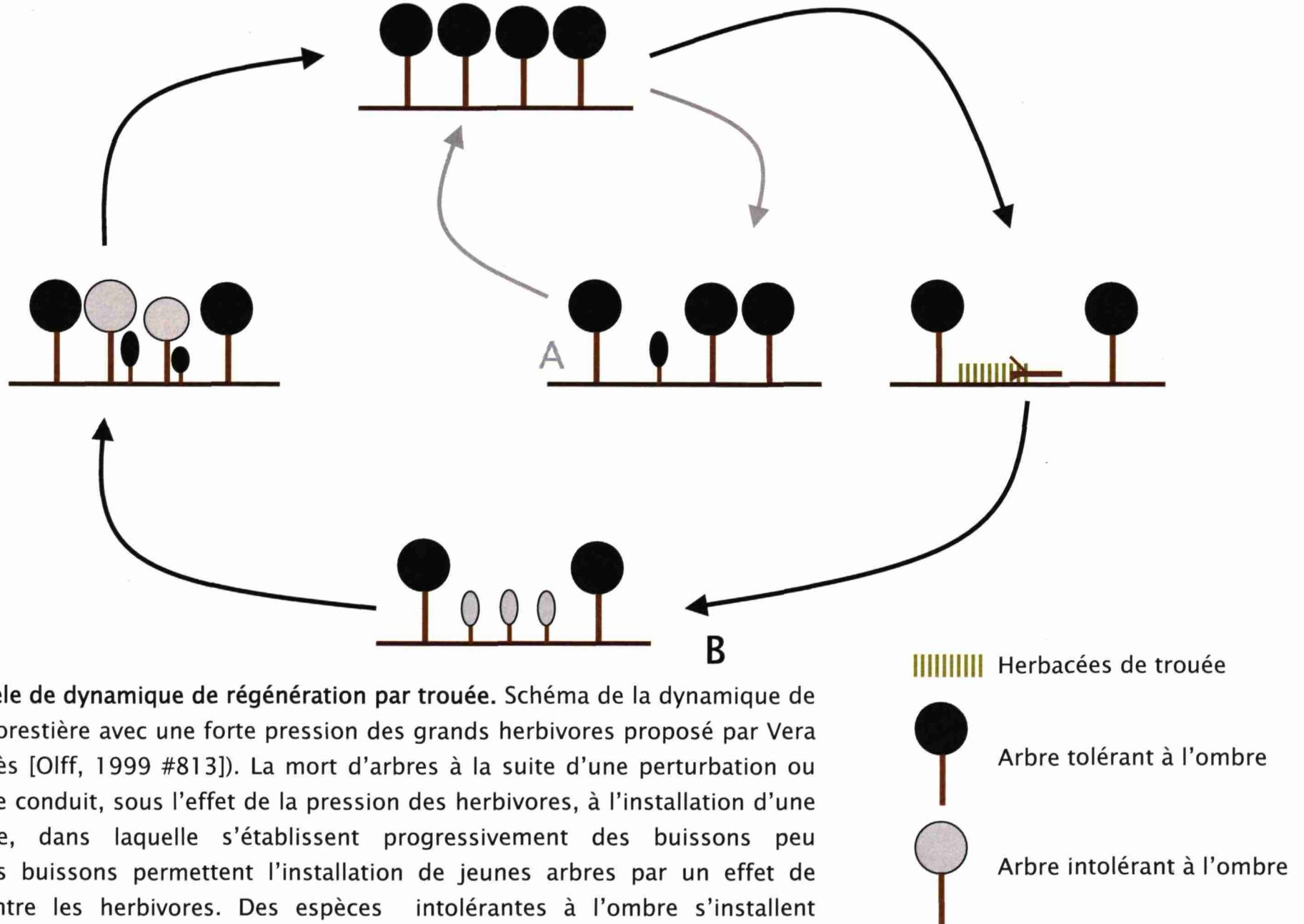


Figure 2: Modèle de dynamique de régénération par trouée. Schéma de la dynamique de régénération forestière avec une forte pression des grands herbivores proposé par Vera (2000) (d'après [Olf, 1999 #813]). La mort d'arbres à la suite d'une perturbation ou par sénescence conduit, sous l'effet de la pression des herbivores, à l'installation d'une pelouse basse, dans laquelle s'établissent progressivement des buissons peu palatables. Les buissons permettent l'installation de jeunes arbres par un effet de protection contre les herbivores. Des espèces intolérantes à l'ombre s'installent massivement, mais des espèces tolérantes à l'ombre peuvent aussi s'installer à un taux plus faible dans ces milieux (A). La création de petites trouées avec une protection du chablis contre les grands herbivores conduit à l'installation d'espèces tolérantes à l'ombre (B).

trace dans le paysage de phénomènes d'érosion, la conception de la gestion du territoire de la classe sociale dominante (administration, notables) est centrée autour du reboisement des terres marginales. La forêt doit limiter les risques d'érosion et la dégradation du climat (on retrouve cette vision dans la littérature de l'époque : « L'homme qui plantait des arbres » de Jean Giono). La politique de restauration des terrains de montagne (RTM) est l'expression de cette volonté. Elle se prolonge, dans un contexte d'exode rural important, avec la politique de reboisement mise en place par le fond forestier national (FFN) (1947). Néanmoins dès les années soixante, les activités agro-pastorales sont progressivement réhabilitées. A la fin des années 1970, une volonté de protection de la nature émerge. Finalement, avec l'apparition de la notion de développement durable et celle de biodiversité dans les années 1990 (Conférence de Rio 1992), la conservation des milieux ouverts, conjointement avec le maintien des utilisations pastorales ovines traditionnelles (émergence de la notion de paysage culturel) remplace l'ancien consensus autour des milieux forestiers.

La référence à l'écosystème forestier trouve son origine dans ce que l'on imagine être l'état de la végétation avant le développement de l'agriculture et de l'élevage (forêt « naturelle »). La conception la plus répandue est que la plus grande partie de l'Europe aurait été couverte par une forêt continue (*Lost Eden and Ruined Landscape*, Rackham & Grove, 2001). Vera (2000) a montré que cette conception est largement fautive parce qu'elle ignore la densité et les effets des grands herbivores avant la mise en place des sociétés du néolithique. La régénération des espèces arborées dans un milieu où ces grands herbivores sont présents est très différente de celle retenue dans le modèle dominant de la régénération dans les trouées forestières¹ (Gap-phase dynamics, voir figure 2). Selon Vera, la forêt (au sens étymologique de ce qui est hors de l'espace géré par l'homme, ou la *sylva* qui désigne à l'origine l'espace sauvage ou *wilderness*) était une mosaïque de milieux ouverts dominés par les herbacées, de milieux buissonnants avec des plantes présentant généralement des défenses contre l'herbivorie et de zones dominées par les arbres (Olf *et al.*, 1999) (voir figure 3). La régénération de la forêt ne pouvait se faire que dans des milieux devenus plus ou moins impénétrables pour les herbivores, donc en général dans des milieux buissonnants (par des processus de facilitation). Cette conception de la structure et de la

¹ dans cette étude nous désignerons ce modèle de dynamique de la végétation par « Modèle de dynamique de régénération par trouée ».

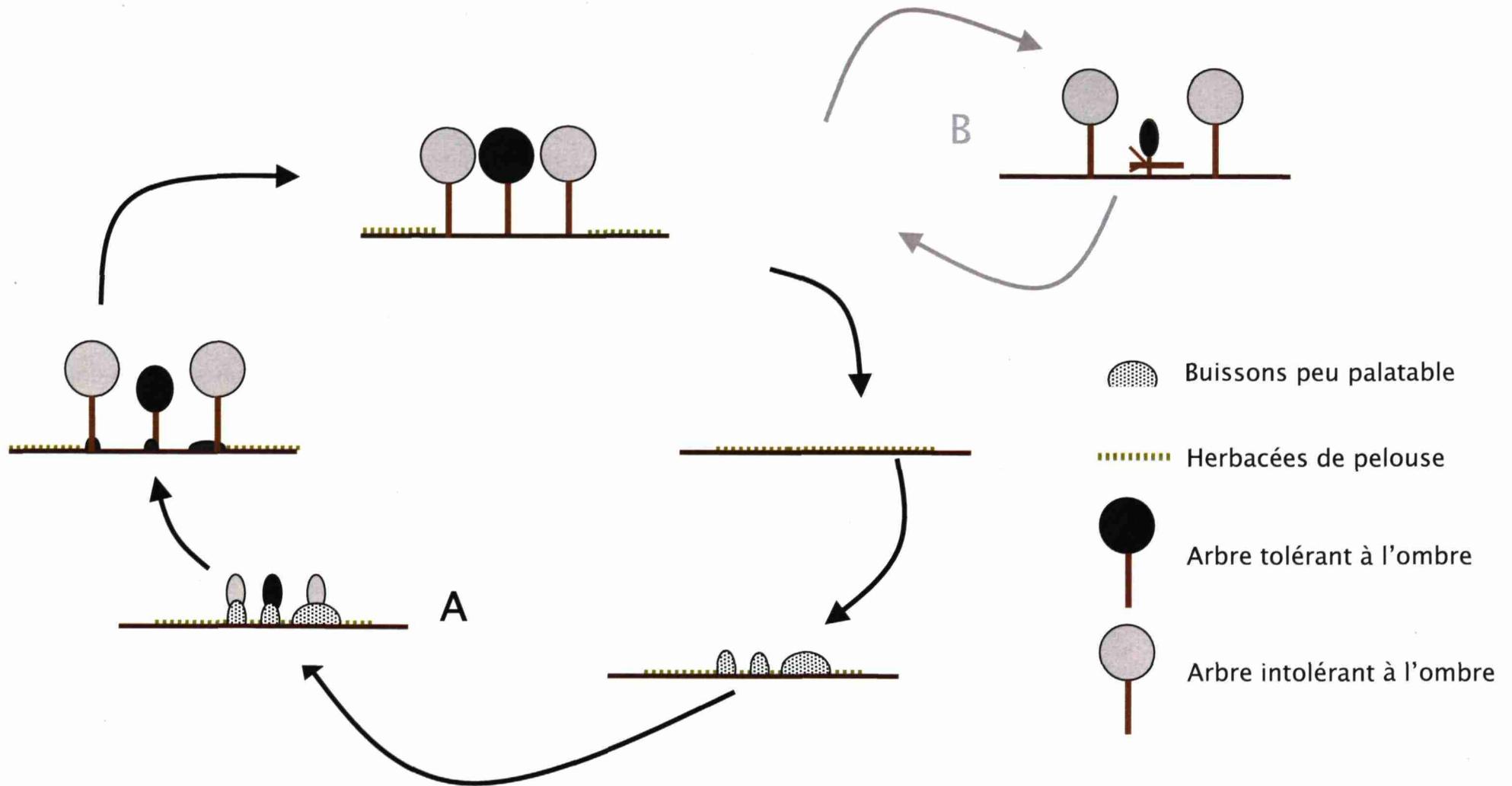


Figure 3: Modèle de Vera. Schéma classique de dynamique de régénération forestière par trouée en zone tempérée (d'après [Olf, 1999 #813]). Des perturbations où la mortalité par sénescence des arbres aboutissent à la création de trouées forestières, dans lesquelles la régénération a lieu. Les espèces tolérantes à l'ombre peuvent se régénérer sous un couvert continu ou dans de petites trouées (A), alors que les espèces peu tolérantes ne peuvent se régénérer que dans de larges trouées (B).

dynamique des écosystèmes forestiers¹ remet en cause l'opposition classique entre forêt naturelle et milieu ouvert anthropisé.

¹ Dans cette étude nous désignerons ce modèle de dynamique de végétation par « Modèle de Vera ».

« *Most ecologists would agree that niche is a central concept of ecology even though we do not know exactly what it means.* » *Real and Levin 1991*

Histoire du concept de niche

Le concept de niche est transversal à la majorité des disciplines de l'écologie et il a été fortement influencé par la complexification progressive de l'hypothèse d'équilibre. Pour comprendre ce qu'implique le concept de niche, il est important de revenir sur l'histoire de ce concept en liaison avec ceux d'habitat et de stratégie d'histoire de vie.

Le concept de niche a été proposé pour la première fois en 1917 par Grinnell, pour qui la niche est l'ensemble des conditions du milieu abiotique nécessaires à une espèce. Il définit la niche dans un espace correspondant aux conditions abiotiques de l'environnement. Cette vision principalement centrée sur l'habitat, est modifiée par Elton (1927) pour inclure les relations trophiques et les interactions entre espèces. Elton centre le concept sur l'espèce, faisant passer l'espace de définition de la niche de celui du milieu abiotique à celui des fonctions ou des traits de l'espèce. Hutchinson (1957) formalise et modélise la niche sous la forme d'un hypervolume à n dimensions. Il met en relation cette définition avec les résultats de Gause (1937) qui tendent à montrer que deux espèces ne peuvent partager indéfiniment les mêmes ressources. Ceci le conduit à distinguer deux niches : la niche fondamentale déterminée par les besoins propres de l'espèce et la niche réalisée, restreinte par rapport à la précédente par les interactions avec les autres espèces présentes. En incluant l'effet des interactions biotiques, la notion de niche se rapproche de la notion de stratégie d'histoire de vie.

Initialement, la vision de la stratégie d'histoire de vie est basée sur les traits reliés à la dynamique démographique (stratégie r-K de Mc Arthur & Wilson, 1967), mais cette notion a progressivement pris en compte les traits adaptés aux facteurs abiotiques du milieu et aux interactions interspécifiques (*Habitat templets* de Southwood, 1977 et triangle de Grime 1977). On peut considérer que la notion de stratégie d'histoire de vie correspond à un début d'explication fonctionnelle de la niche. La stratégie d'histoire de vie d'une espèce est largement déterminée par les contraintes de son habitat et les perturbations associées

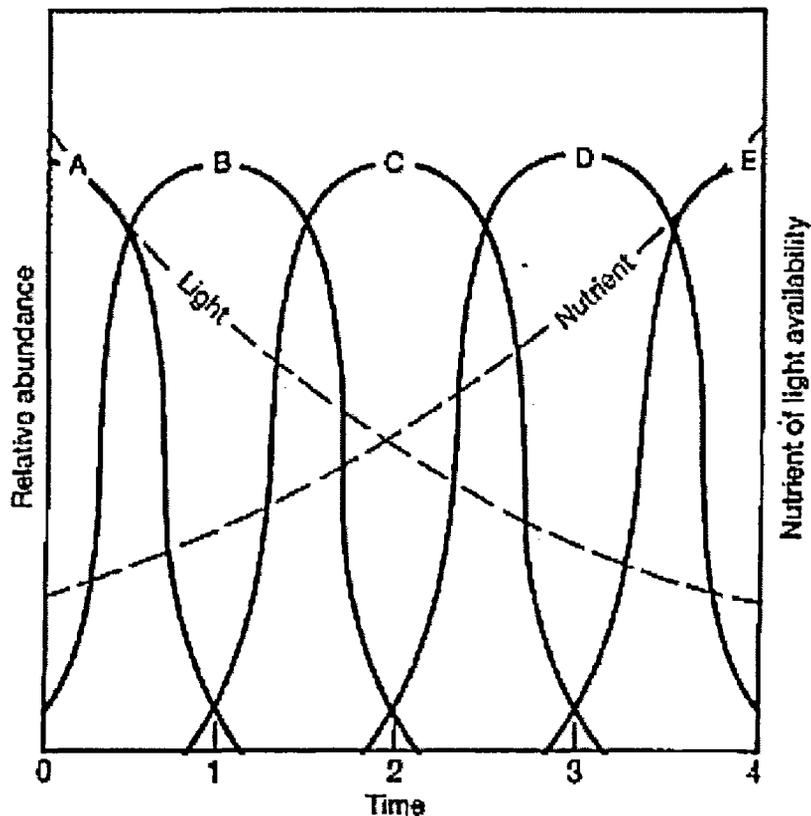


Figure 17.18. Tilman's (1988) resource-ratio hypothesis of succession. Five hypothetical plant species are assumed to be differentiated in their requirements for a limiting soil nutrient and light. During the succession, the habitat starts with a nutrient-poor soil but high light availability, changing gradually into a habitat with a rich soil but low availability of light at the soil surface. Relative competitive abilities change as conditions vary, and first one species and then another comes to dominate.

Figure 4 : *Resource-ratio hypothesis* de Tilman (1988). schéma théorique de remplacement des espèces au cours d'une succession ou l'on passe d'un habitat avec une faible disponibilité en nutriment du sol mais une forte disponibilité en lumière à un habitat avec des conditions inversées.

(Southwood, 1988). En relation avec la notion de stratégie d'histoire de vie, ont été développés les concepts de traits fonctionnels et de groupes fonctionnels (Lavorel *et al.*, 1997), qui sont conçus pour relier les stratégies d'histoire de vie et la niche des espèces (ces travaux récents trouvent leur origine dans le travail de Raunkiaer, 1934).

La niche peut donc être décrite dans deux espaces principaux : (i) espace essentiellement basé sur les conditions abiotiques et les ressources du milieu et (ii) espace basé sur les traits de l'espèce. L'espace (ii) propose une explication fonctionnelle de la niche et se rapproche de la notion de stratégie d'histoire de vie.

Le concept de niche est depuis son origine lié aux questions de la coexistence des espèces et de la dynamique de la végétation. En effet, Hutchinson (1959) propose que la séparation de niche (principe d'exclusion compétitive de Gause) permet d'expliquer la coexistence des espèces. Dans un milieu stable et homogène, le nombre d'espèces pouvant coexister est déterminé par le nombre de dimensions de la niche (Hutchinson, 1959). La notion de stratégie d'histoire de vie est quant à elle, fortement liée aux questions de dynamique de la végétation et de succession végétale. Les modèles comme celui de Tilman (1985, 1988) proposent d'expliquer la dynamique végétale par des différences de stratégie d'histoire de vie liées à des compromis. Le *resource ratio model* proposé par Tilman (voir figure 4), se base sur un modèle de compétition pour les ressources limitantes, et un gradient entre d'une part des milieux avec de faibles ressources du sol et un fort pourcentage de lumière relative et d'autre part, des milieux avec des ressources du sol importantes et un faible pourcentage de lumière relative. Le remplacement des espèces résulterait de différences entre la niche des espèces de début de succession (présentant une forte capacité de compétition pour les ressources du sol) et des espèces de fin de succession (présentant une forte capacité de compétition pour la lumière).

Modèle de dynamique de régénération par trouée forestière

L'étude de la coexistence des espèces et de la dynamique de la végétation a progressivement pris en compte l'effet des perturbations, de la variabilité spatiale du milieu et de l'existence possible de différents schémas successionnels (Fastie, 1995; Gleason, 1926). Cette évolution, liée à la progressive complexification de la notion d'équilibre, a

Table 1: reproduction du tableau de l'article de Grubb de 1977, présentant les processus impliqués dans l'invasion d'une trouée par une espèce donnée et les caractéristiques importantes de la trouée.

Table 2. *Processes involved in the successful invasion of a gap by a given plant species and characters of the gap that may be important*

Processes	Characters
Production of viable seed	Time of formation
Flowering	Size and shape
Pollination	Orientation
Setting of seed	Nature of soil surface
Dispersal of seed	Litter present
Through space	Other plants present
Through time	Animals present
Germination	Fungi, bacteria and viruses present
Establishment	
Onward growth	

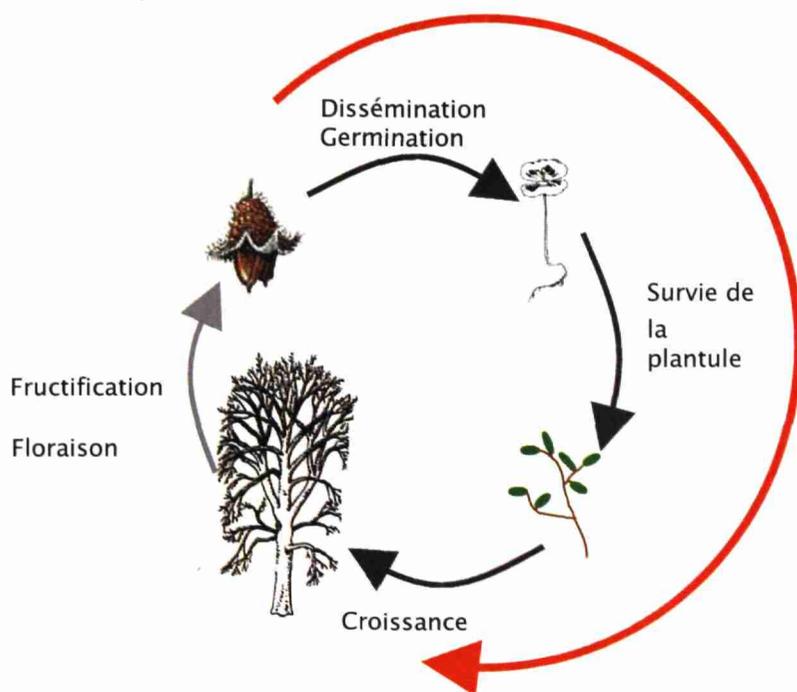


Figure 5 : La phase de recrutement dans le cycle de régénération du hêtre

fortement influencé la conception de la niche et des stratégies d'histoire de vie. Grubb (1977) avait analysé l'importance de la prise en compte de la variabilité spatio-temporelle de la végétation (particulièrement pour les écosystèmes forestiers) pour le concept de niche. Il introduit à cette occasion le concept de niche de régénération. Pour cela, il se base sur l'exemple de la régénération d'un arbre dans une trouée forestière. La niche de régénération représente toutes les étapes nécessaires au remplacement d'un individu mature par un autre (ces différentes étapes sont représentées dans la Table 1 ainsi que la Figure 5). Grubb s'intéresse particulièrement aux facteurs contrôlant l'installation des individus dans les premiers stades de vie (germination, survie des jeunes semis et des juvéniles), car il y a un fort taux de mortalité durant ces étapes du cycle de vie (Harper, 1977). Il met aussi l'accent sur l'importance de la dispersion. En ce qui concerne les systèmes forestiers tempérés, de nombreux travaux ont analysé les stratégies et les stades de vie importants à prendre en compte pour définir la niche de régénération des arbres (Nakashizuka, 2001). Ces travaux ont souvent été conduits dans le cadre de la construction de modèles de dynamique forestière (par exemple FORET Shugart, 1984 et SORTIE Pacala *et al.*, 1996) qui permettent d'analyser l'impact de chaque stratégie sur la dynamique et la coexistence des espèces (Harper, 1977).

Dans une revue bibliographique, Rees *et al.* (2001) décrivent les caractéristiques de la niche qui sont considérées comme déterminantes pour la dynamique des communautés forestières (voir la figure 6 qui résume ces stratégies). D'après cette étude, deux dimensions sont primordiales :

1. L'ombre est depuis longtemps considérée comme un facteur déterminant pour la régénération des espèces forestières (Bazzaz, 1996 ; Canham, 1989 ; Messier *et al.*, 1999 ; Rees *et al.*, 2001). Les espèces se différencieraient le long d'un gradient de tolérance à l'ombre. Il existe un compromis entre les stratégies maximisant la valeur sélective à un faible pourcentage de lumière relative et les stratégies maximisant la valeur sélective à un fort pourcentage de lumière relative. Kobe *et al.* (Kobe, 1996; Kobe & Coates, 1997; Kobe *et al.*, 1995) ont en particulier proposé qu'il existerait une corrélation interspécifique négative entre survie à l'ombre et vitesse de croissance à forte lumière (voir Figure 6).

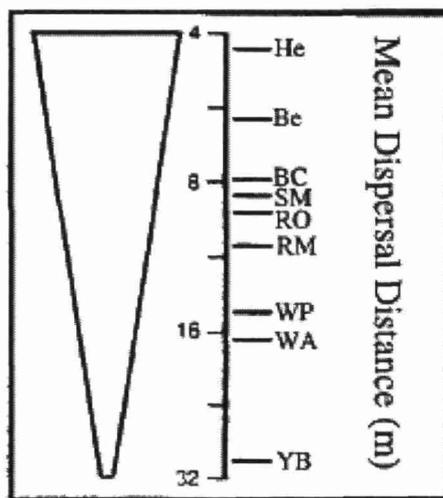
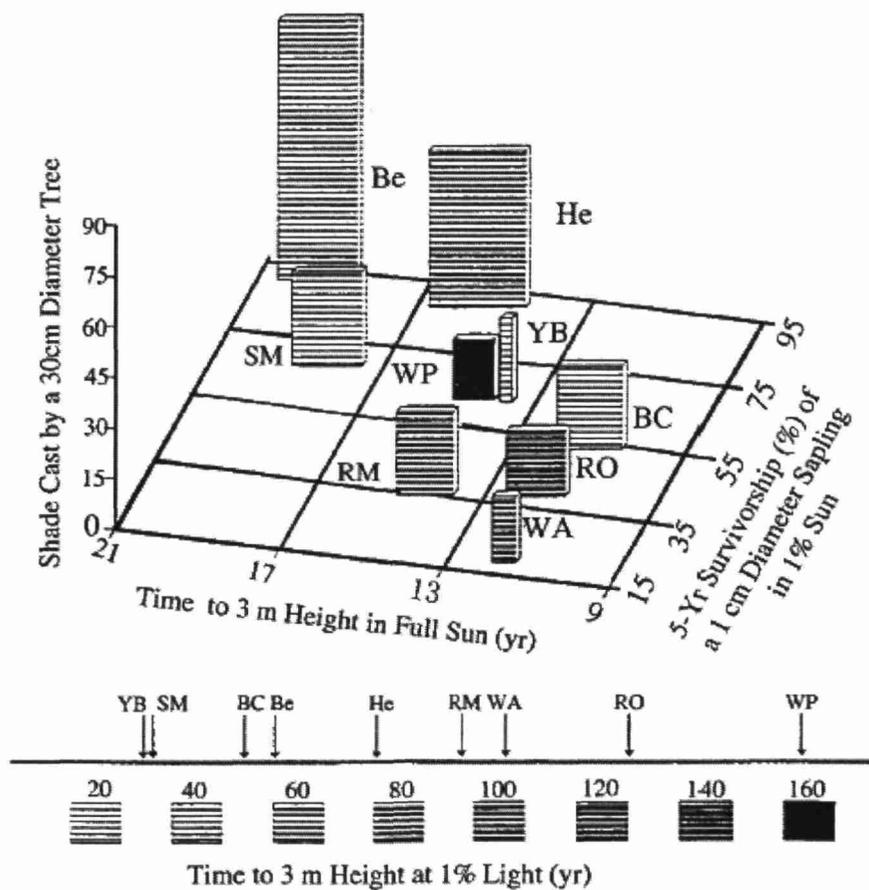


Fig. 1. Tradeoffs among tree species in a forest in the northeastern United States. The horizontal axes show high-light growth in height (time from seedling to 3 m in height) and low-light survivorship (5-year survivorship for a sapling 1 cm in diameter). The vertical axis gives the amount of shade cast by an individual tree [difference between the spatial integral of \ln (% of full

sun) over the individual's shadow and the corresponding integral for full sun]. The thickness of the bars shows the mean dispersal distance (scale at upper right; note that bar thickness is inversely related to mean dispersal distance). The striping pattern on the bars gives the low-light growth in height (scale at the bottom). Abbreviations: Be, beech (*Fagus grandifolia* Ehrh.); He, eastern hemlock [*Tsuga canadensis* (L.) Carr.]; SM, sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.); RM, red maple (*Acer rubrum* L.); YB, yellow birch (*Betula alleghaniensis*); WP, white pine (*Pinus strobus* L.); RO, red oak (*Quercus rubra* L.); BC, black cherry (*Prunus serotina* Ehrh.); and WA, white ash (*Fraxinus americana* L.).

Figure 6 : Espace des stratégies des espèces d'arbres, de milieu tempéré d'Amérique du Nord. Avec la croissance à forte lumière, la survie et la croissance à lumière faible, la dispersion, et la lumière interceptée. D'après Rees et al. (2001)

2. Les différences interspécifiques de capacité de dispersion jouent un rôle important (en particulier la composante à longue distance) dans la mosaïque spatio-temporelle forestière (Rees *et al.*, 2001). La dispersion détermine notamment l'arrivée des graines dans les sites favorables (*safe site* Harper, 1977). Les premiers modèles de dynamique forestière considéraient que les graines de chaque espèce étaient présentes dans chaque site (Shugart, 1984), alors qu'il est maintenant clair que la limitation de la dispersion des graines est une contrainte forte pour la régénération des arbres (Clark *et al.*, 1999a). D'après Rees *et al.* (2001), il existerait un compromis entre forte capacité de dispersion et forte capacité de compétition pour la lumière (voir figure 6).

Modèle de dynamique forestière de Vera

La définition de la niche des espèces d'arbres de la zone tempérée dépend aussi de la conception générale que l'on a des systèmes forestiers « naturels ». Passer de la vision classique du modèle de dynamique de régénération par trouée forestière au modèle de dynamique forestière de Vera conduit à élargir la limite des milieux dans lesquels la régénération des espèces est étudiée.

- Dans la vision classique de la structure et du fonctionnement des forêts avant l'action de l'homme (« modèle de dynamique de régénération par trouée »), les zones de trouées ou de couvert continu sont les milieux qui ont principalement contribué au façonnement de la niche de régénération des espèces d'arbres. La régénération observée actuellement dans les milieux ouverts avec une pression plus ou moins forte des herbivores d'élevage est considérée dans cette vision comme artificielle et peu importante pour comprendre les facteurs qui ont façonné les stratégies de régénération des espèces.
- Si on se place maintenant dans le modèle de Vera de dynamique des systèmes forestiers avant les activités humaines, les facteurs contrôlant la régénération dans ces milieux ouverts sont au contraire fondamentaux pour comprendre les stratégies de régénération des espèces. En effet, ces milieux ouverts sont proches, dans leur fonctionnement, de milieux qui étaient fortement

représentés avant l'action de l'homme et dans lesquels les espèces d'arbres forestiers se régénéraient fréquemment.

L'étude de la régénération des espèces arborées dans les pelouses et les milieux de transition buissonnants peut donc conduire à modifier les stratégies d'histoire de vie qui sont considérées comme importantes pour la niche de régénération des arbres de forêts tempérées. Les stratégies de régénération dans ces milieux, face à une forte pression d'herbivores, représenteraient donc une facette importante de la niche de régénération qui a été largement ignorée. D'après Bakker *et al.* (2004) ces adaptations seraient devenues anachroniques, puisqu'associées à un milieu forestier soumis à une forte pression des grands herbivores sauvages (bisons d'Europe, aurochs, ...) dorénavant disparus.

Concepts de niche, compétition et facilitation

Le développement du concept de niche s'est fait à une période où la vision des interactions biotiques était principalement limitée à la compétition. La manière dont Hutchinson pose le problème de la coexistence des espèces fait implicitement l'hypothèse que seuls les processus de compétition existent entre des espèces d'un même niveau trophique. Si la compétition a largement dominé la majorité des études écologiques, l'importance des processus de facilitation dans la dynamique des communautés a été progressivement reconnue depuis une décennie (Callaway, 1995; Callaway & Walker, 1997). Contrairement à la théorie de la dynamique de la végétation du début du XX^{ème} siècle (Clements, 1916) qui considérait déjà que les processus de facilitation étaient importants, la vision actuelle du rôle de la facilitation est débarrassée de toute conception organismique¹ et s'inscrit clairement dans une conception individualiste de la succession.

Inclure les interactions positives conduit à modifier le concept de niche de régénération, puisque la réussite de certaines phases de l'installation peut dépendre de la présence d'une autre espèce. L'existence d'une relation de compétition ou de facilitation entre plantes est la résultante des interactions négatives et positives entre plantes (Callaway & Walker, 1997). L'importance relative des effets négatifs et positifs est fonction du stade de

¹ en référence à l'approche organismique ou holistique de l'écosystème de Clements, voir Lepart, J. & Escarre, J. (1983) La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique. Bull. Ecol., 14, 133-178.

vie des protagonistes, du niveau de stress abiotique et des perturbations (Callaway *et al.*, 2002). Vera (2000) et Olf *et al.* (1999) ont en particulier proposé que, dans un système dans lequel les herbivores sont importants, les processus de facilitation (en particulier les effets de protection contre les herbivores) pourraient être déterminants pour la régénération en milieu ouvert.

On voit ainsi que les phénomènes de facilitation peuvent complexifier la notion de niche. Alors que lorsqu'elle était basée sur la compétition, la niche réalisée était plus restreinte que (ou égale à) la niche fondamentale, lorsqu'on la base sur la facilitation, la niche réalisée peut être plus large que la niche fondamentale (Choler, 2002).

Hypothèses et Plan d'étude

Dans ce travail, nous étudions la dynamique transitoire d'un paysage en analysant la dynamique démographique des espèces dominantes dans les différents milieux du paysage. Le choix de cette approche est dicté par deux objectifs : (i) comprendre les processus impliqués dans la dynamique du paysage afin d'être capable d'analyser sa dynamique dans différents régimes de perturbation ; (ii) analyser la niche de régénération des espèces de manière originale en considérant la végétation sous l'angle du « modèle de Vera ».

Avoir une approche de la dynamique du paysage centrée sur la démographie des espèces dominantes est relativement original par rapport aux approches basées sur une description du paysage en unités de végétation avec des probabilités de transition entre types de végétation (voir une description des modèles de matrice de transition dans Lepart & Escarre, 1983). Cette approche demande d'avoir une connaissance de l'ensemble de la niche de régénération des espèces pour décrire l'ensemble du cycle démographique dans les éléments les plus fréquents du paysage. La quantité de travail implique donc de travailler sur un petit nombre d'espèces dans le cadre d'une thèse. Ensuite, il nous semble qu'analyser les composantes principales de la niche de régénération sur l'ensemble du cycle démographique constitue une démarche intéressante pour comprendre les stratégies de régénération dans leur ensemble, en particulier pour analyser les compromis entre différents traits.

Pour les systèmes forestiers et plus particulièrement pour les espèces de fin de succession dont la dynamique est relativement lente, l'état de non-équilibre est probablement très fréquent. Par exemple, la dynamique des forêts des montagnes du pourtour Méditerranéen est en complet déséquilibre depuis le début de la déprise agricole. Les perturbations humaines anciennes (depuis le Néolithique) et importantes de la végétation ont conduit à la mise en place d'un paysage où les espèces de fin de succession sont limitées à de rares boisements relictuels (Quézel & Medail, 2003). Leur dynamique a donc été fortement limitée dans le passé. Une grande partie des zones de moyenne montagne sont des anciens parcours où la pression de pâturage a considérablement diminué et où les arbres ont une dynamique d'invasion¹ forte (Quézel & Medail, 2003). Ces conditions permettent donc d'analyser la régénération des espèces arborées dans un milieu proche de celui qui est proposé dans le modèle de dynamique forestière de Vera, et ainsi d'étudier une facette de la niche de régénération des arbres relativement ignorée dans la littérature. Ces paysages, contrairement au système que décrit Vera, sont très loin de l'équilibre et constituent donc une opportunité pour étudier les stratégies de régénération des espèces arborées dans des systèmes en fort déséquilibre.

Dans cette étude, nous nous intéresserons à la dynamique de régénération de deux espèces : le chêne pubescent (*Quercus pubescens* Willd.) et le hêtre (*Fagus sylvatica* L.), respectivement de milieu et de fin de succession (Ellenberg, 1986), qui représentent une part importante de la progression récente des forêts de feuillus dans la région des Grands Causses. Notre étude a été principalement réalisée sur le Causse du Larzac. Nous avons analysé la dynamique de ces deux espèces, en nous basant sur une approche démographique reposant sur le concept de niche de régénération. La démographie des arbres est particulièrement difficile à étudier car leur cycle de régénération est très long. C'est pourquoi dans cette étude nous utiliserons des méthodes de plusieurs types. La dynamique dans les premiers stades de vie (qui sont relativement courts) sera principalement analysée par une approche expérimentale, alors que pour les autres stades de vie, nous aurons surtout une approche basée sur une analyse statistique de patrons spatiaux ou temporels des populations. Notre étude analysera les dimensions importantes pour la niche

¹ Invasion dans le sens installation d'une espèce non présente dans la zone, mais pas nécessairement exotique.

de régénération des arbres et leur dynamique dans le paysage. La problématique spécifique de chacune de ces dimensions sera présentée dans le chapitre qui lui est dédié.

La présentation du travail est découpée en quatre chapitres. Après avoir présenté la zone d'étude et les deux espèces étudiées (Chapitre I), nous analyserons leur tolérance à l'ombre qui est considérée comme déterminante pour la niche de régénération dans le modèle de dynamique forestière classique (Chapitre II). Puis, nous analyserons en quoi cette conception de la niche est modifiée quand on s'intéresse à la régénération dans les pelouses pâturées envahies par des buissons. Nous nous intéresserons en particulier à l'importance de la compétition exercée par les herbacées de la pelouse et aux effets de facilitation des buissons (Chapitre III). Enfin, nous considérerons l'importance des processus de dispersion dans un paysage fragmenté et en complet déséquilibre (Chapitre IV).

Chapitre 1 :

Le Causse du Larzac, le chêne pubescent et le hêtre

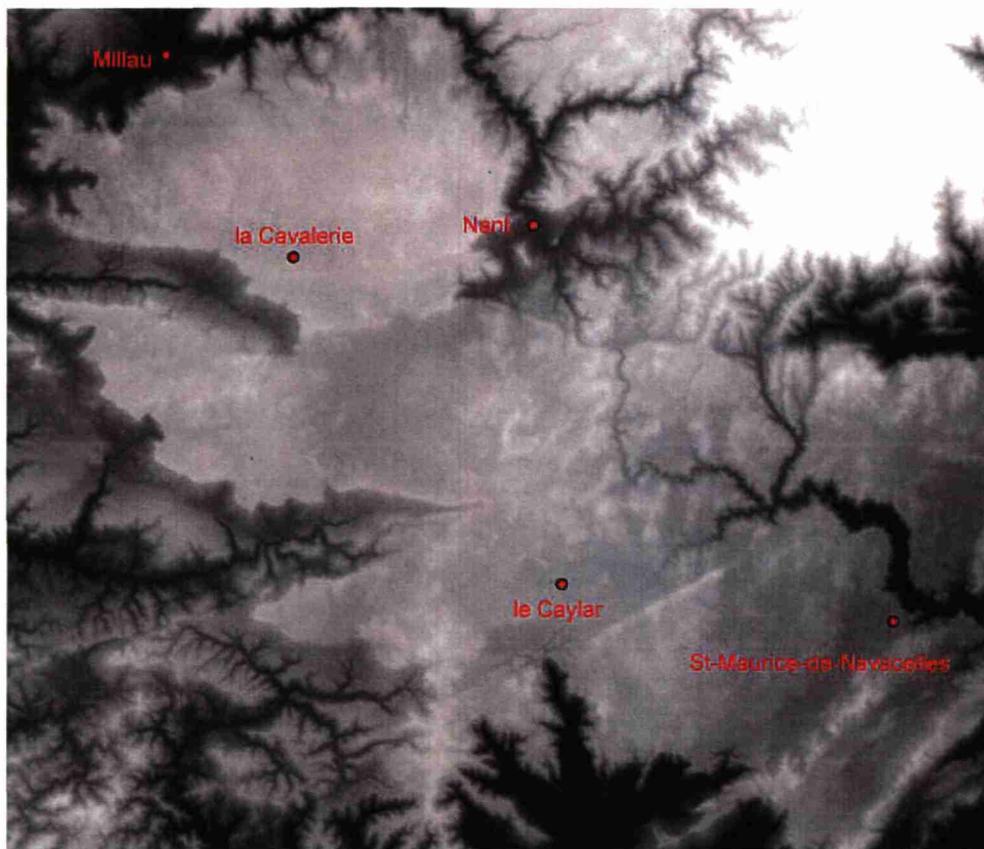


(a)



Légende

Altitude (m)



0 5 10 20 Kilomètres

(b)

Nombre de jours de Gel

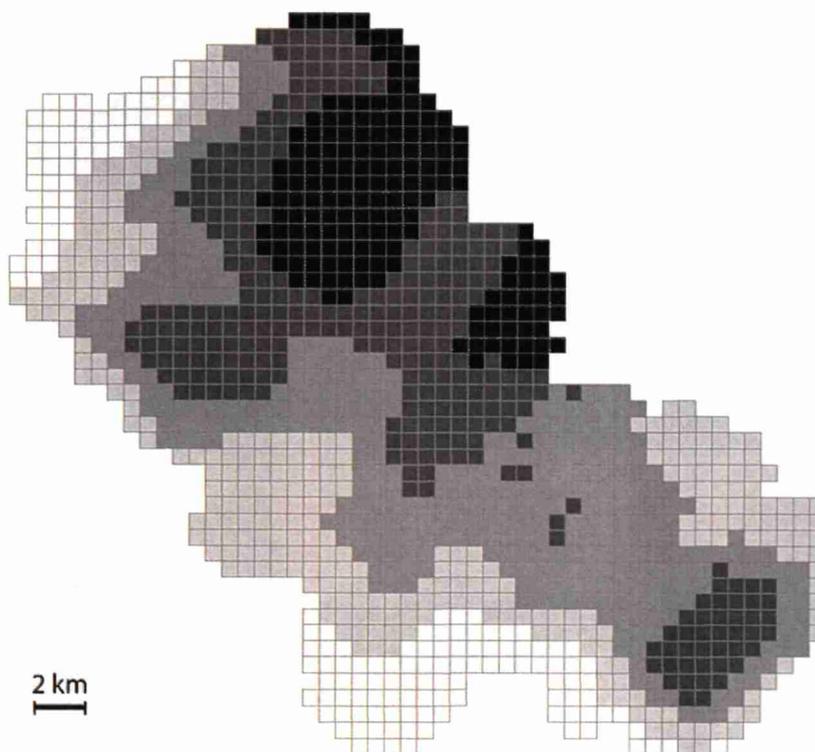
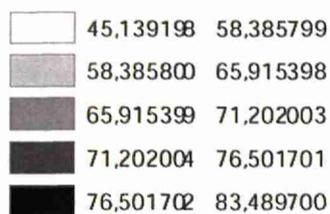


Figure 7 : (a) Relief du Causse du Larzac. (b) Nombre moyen de jours de gel sur le Causse, pendant la période 1969–1999 d'après le modèle Aurelhy.

Présentation du milieu physique du Larzac

La région des Causses est constituée de plateaux calcaires bordant le sud du Massif Central. Cette zone correspond à un des plus grands ensembles de pelouses sèches de France. Le Causse du Larzac est le plus grand de ces plateaux, sa superficie atteignant 1000 km². L'altitude du plateau est comprise entre 500 et 1000 m avec des zones de très forte pente (voir carte du relief figure 7a). Le climat est un climat de transition assez complexe et variable du fait des influences méditerranéennes et océaniques (Vernet & Vernet, 1966). Les précipitations moyennes sont assez élevées (1000 mm) mais avec un déficit hydrique estival important (voir carte des précipitations moyennes annuelles et estivales figure 8 et 9). Les

températures hivernales sont faibles avec 65 à 85 jours de gelée par an en moyenne (figure 7b). Les sols des parcours sont assez superficiels (en bleu et en rouge sur la carte de Cadillon figure 10, lim_arg et fers_disc), alors qu'ils peuvent être plus profonds dans les dolines qui sont souvent mises en culture (en jaune et en gris



Photographie 1 : paysage dolomitique au nord du Caylar

sur la carte de Cadillon figure 10, sols_bruns et fers-calc). Les sols et les paysages du Larzac sont fortement marqués par la dominance de la dolomie, produisant des sols sableux et des paysages de chaos dolomitique (Photographie 1).

Cette diversité des conditions abiotiques explique en partie la grande richesse floristique de cette zone avec de nombreuses espèces endémiques comme l'Ophrys de l'Aveyron (*Ophrys aveyronensis*). De nombreuses espèces de l'avifaune et de la flore de grandes valeurs patrimoniales sont inféodées aux milieux ouverts.

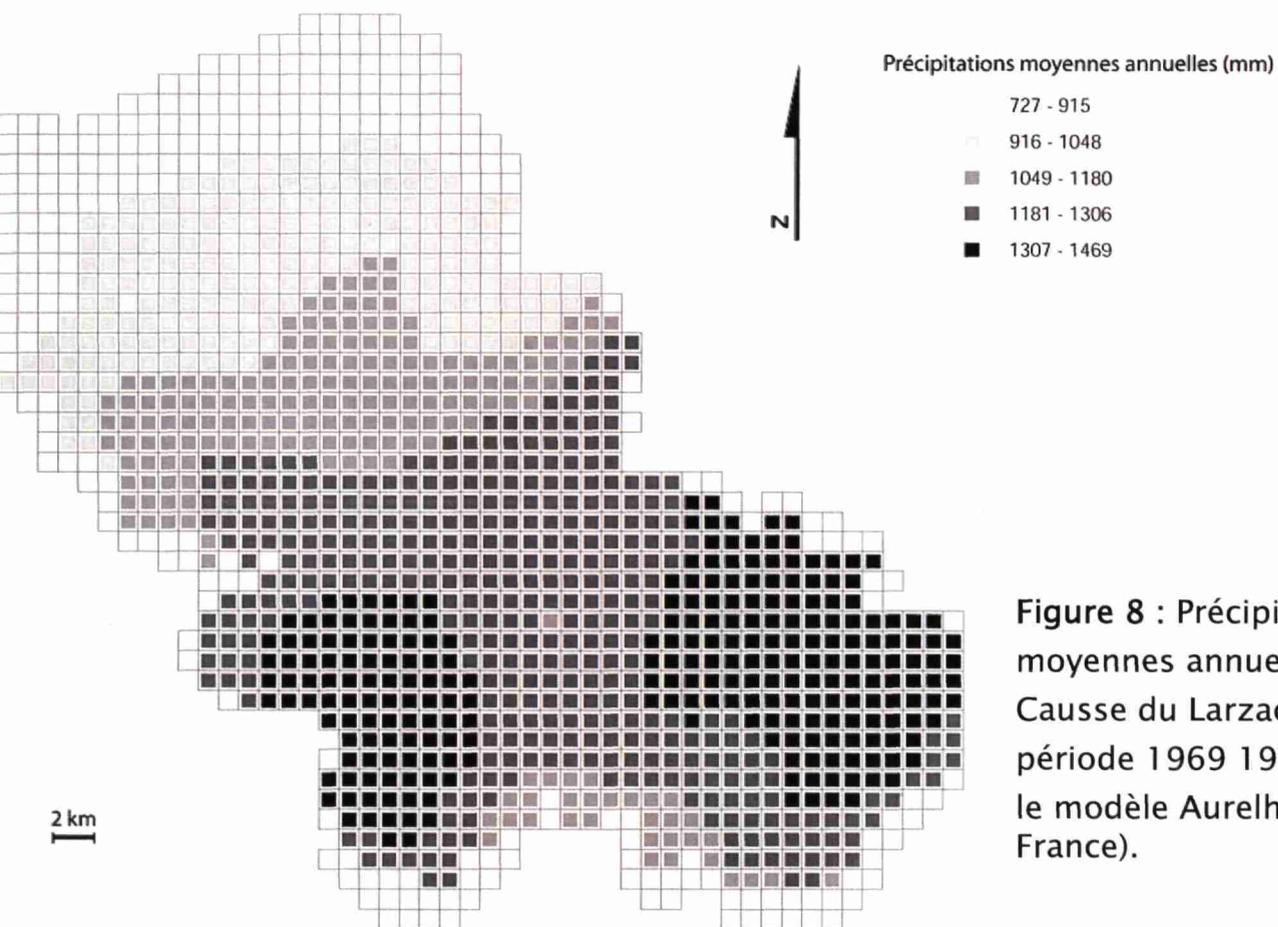


Figure 8 : Précipitations moyennes annuelles pour le Causse du Larzac sur la période 1969 1999 d'après le modèle Aurelhy (Météo France).

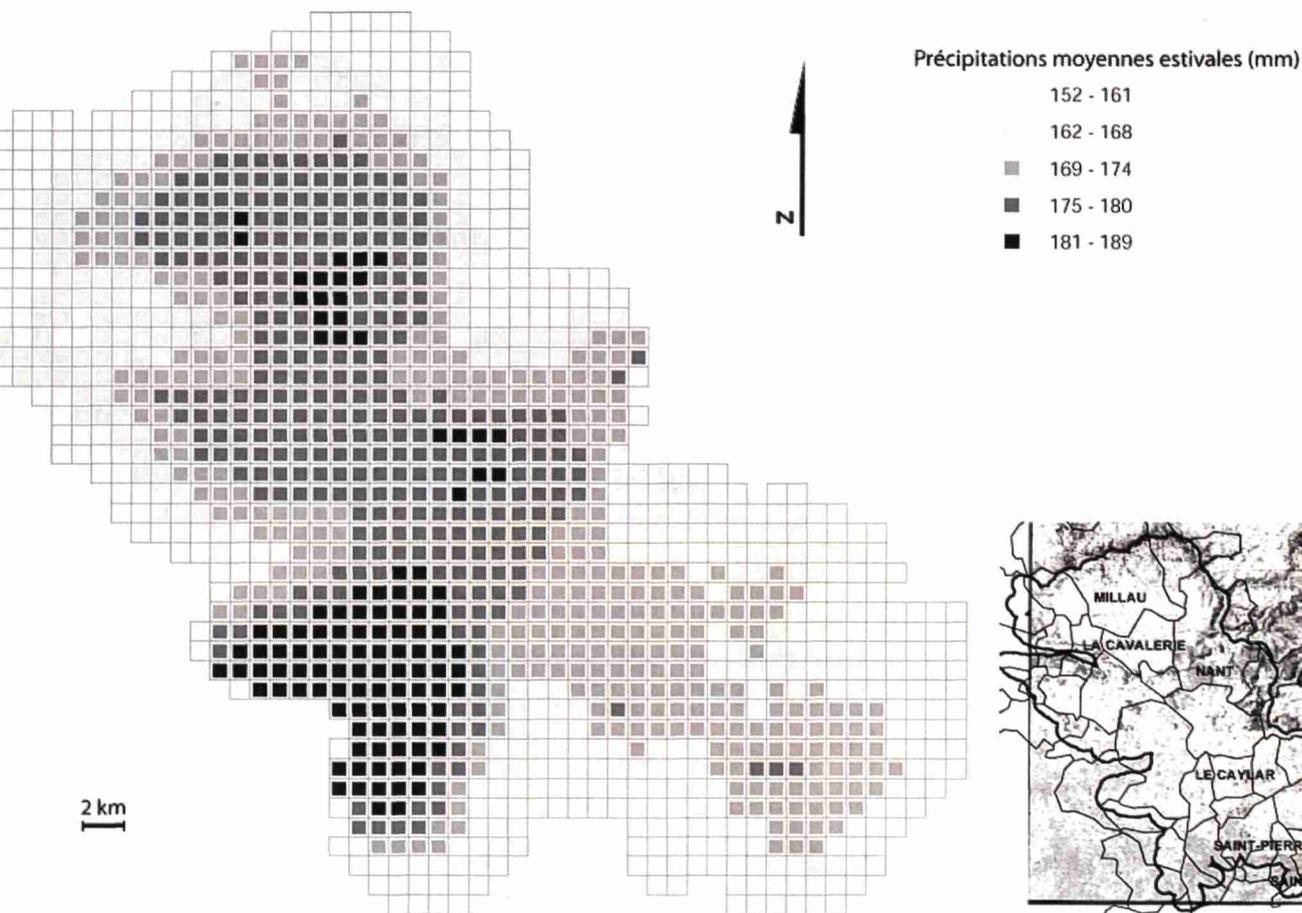
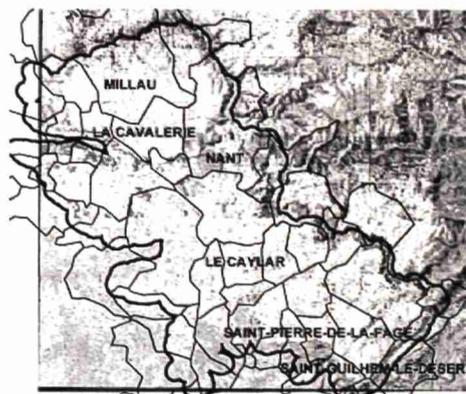


Figure 9 : Précipitations moyennes estivales sur la période 1969 1999 pour le Causse du Larzac d'après le modèle Aurelhy (Météo France).

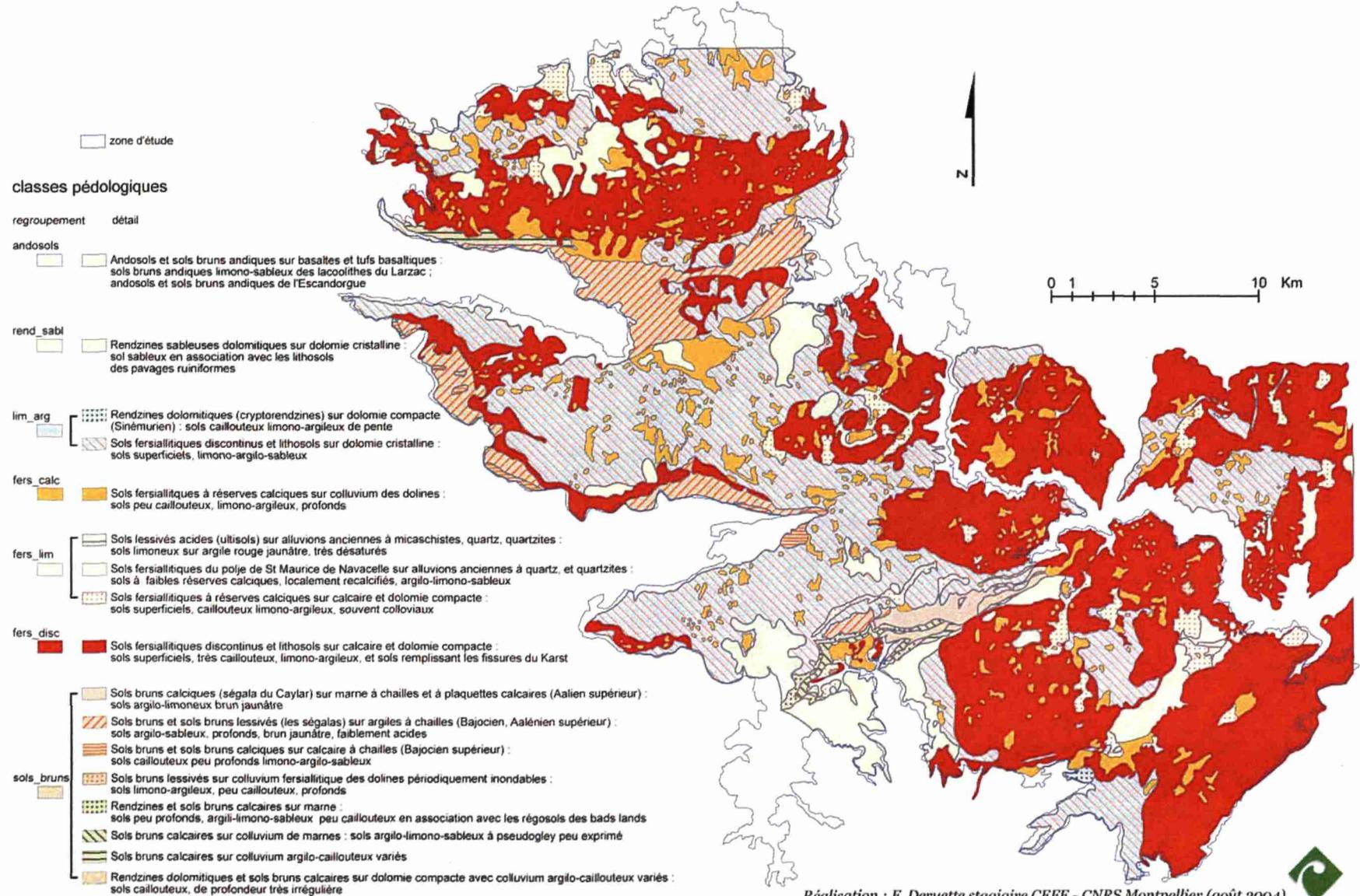


Le paysage caussenard était au début du siècle presque complètement déboisé (Lepart, Marty *et al.* 2000) au point que les écologues ont parfois cru qu'il s'agissait de steppes (Flahault 1901). Depuis cette période, la dynamique forestière est partout perceptible et conduit à une fermeture du milieu (IFN, carte de Cassini, Daubrée, Dupias et IFN). Le paysage de ces plateaux calcaires est marqué par le développement de fruticées et de boisements de pins plus ou moins denses (issus de la recolonisation naturelle ou du reboisement). Le pin, bien que sa dynamique soit la plus visible, n'est pas la seule espèce à recoloniser cette zone. Le chêne pubescent (*Quercus humilis*) et le hêtre (*Fagus sylvatica*) ont une dynamique importante, bien qu'assez lente et moins visible. Cette dynamique naturelle a conduit à la mise en place de nombreuses opérations de conservation des milieux ouverts, comme la création de zones NATURA 2000 et à des mesures agri-environnementales. Les modalités de ces phénomènes de fermeture du paysage dépendent fortement de l'histoire de la végétation et des activités humaines.

Figure 10 : Carte Pédologique du Larzac, Cadillon (1971)

Carte pédologique du larzac

couche vecteur de la carte de Cadillon (1971)



Histoire de la végétation et des activités humaines sur le Larzac

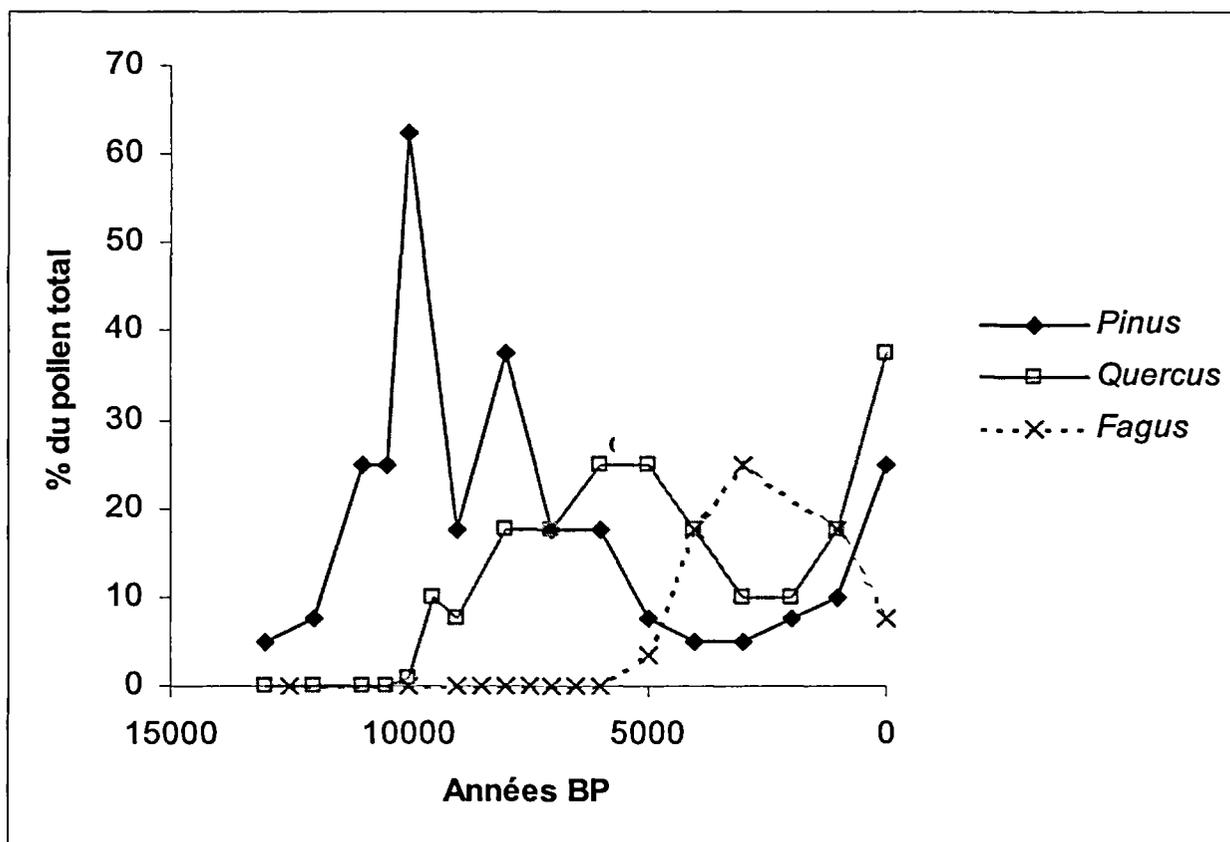


Figure 11: Estimation du pourcentage de pollen des genre *Pinus*, *Quercus* et *Fagus* dans la zone du Larzac d'après les cartes de Huntley & Birks (1983).

Les données sur les modifications de la composition de la végétation au cours du Tardiglaciaire et de l'Holocène dans la zone du Larzac sont peu abondantes, ceci principalement parce qu'aucun site n'a permis une analyse palynologique. A partir de l'atlas de Huntley & Birks (1983) (basé sur une interpolation de points d'échantillonnage en Europe), on a estimé des pourcentages de pollen dans la zone du Larzac (Figure 11). D'après cette interpolation, le chêne se réinstalle progressivement après les glaciations pour culminer vers 5000 BP, puis le hêtre se développe. A partir des charbons de bois, Vernet (1972) a montré que les Grands Causses se sont reboisés à la fin de la dernière glaciation. D'après cette étude, le genévrier (*Juniperus communis*) et le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) ont d'abord constitué l'essentielle de la végétation, puis le chêne pubescent (*Quercus*

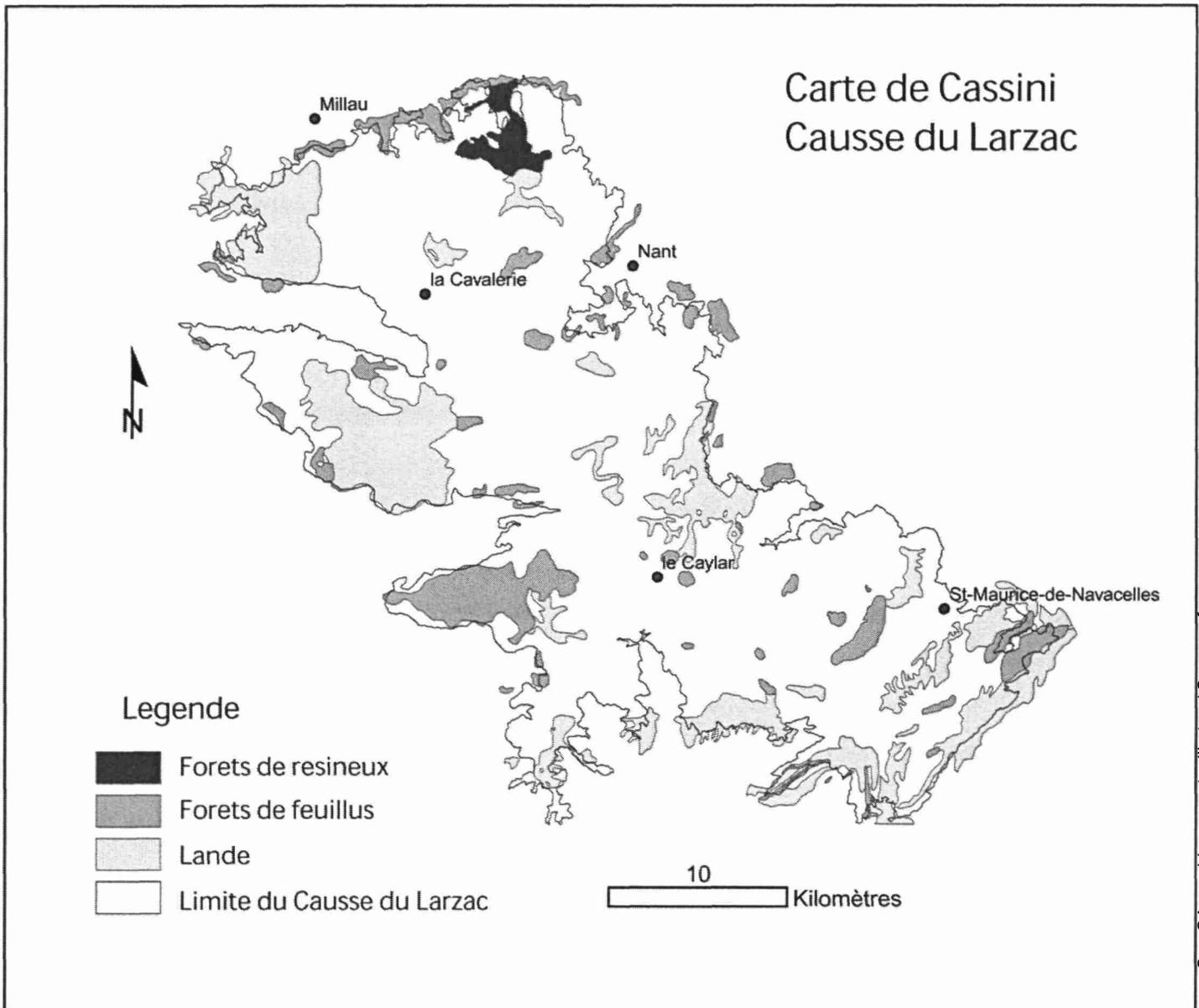


Figure 12: Carte de Cassini, géoréférencé et digitalisé. Cette carte dressée entre 1760 et 1789 par ordre du roi Louis XV, est la plus ancienne carte de la France entière à l'échelle topographique. Le but principal de cette carte était de représenter les communes et les voies de communications, mais des informations sommaires sur la végétation ont été incluses.

pubescens) et le buis (*Buxus sempervirens*) sont devenus dominants. Contrairement aux indications de l'atlas de Huntley (Huntley & Birks, 1983), Vernet (1995) estime que le hêtre (*Fagus sylvatica*) aurait été présent sur le Larzac mais sans jamais y avoir une place importante. Prioton (1974) considère, au contraire, sur la base de la répartition actuelle du hêtre, qu'il a été largement présent dans la zone, et que les forêts de hêtre du Larzac sont les reliques de ces peuplements. Une étude récente, se basant sur des analyses anthracologiques (Quilès *et al.*, 2002) semble confirmer la rareté passée du hêtre. La période durant laquelle il aurait pu s'installer d'après l'interpolation de Huntley correspond au début de l'impact des activités humaines sur la forêt ; ce sont elles qui auraient bloqué la progression du hêtre. Toutefois nos connaissances restent trop lacunaires pour trancher d'une manière définitive.

Le peuplement de la région des grands Causses a commencé sporadiquement au Paléolithique, et au Mésolithique avec des populations de chasseurs cueilleurs, mais c'est surtout au Néolithique qu'un peuplement humain stable ayant un fort impact sur la végétation s'est implanté (Lorblanchet, 1965 ; Marty *et al.*, 2003a). L'apparition de l'élevage et de l'agriculture a permis une certaine sédentarisation. Il y a eu un développement des cultures de céréales dans les dolines et du pâturage dans les zones dolomitiques. Cependant, les Chasséens étaient principalement localisés en périphérie du plateau du Larzac (dans des grottes et sur les bordures du Causse) et ont eu alors une action assez faible sur la végétation (Costantini, 1973). C'est au Chalcolithique que la pression des activités humaine s'étend sur le plateau (Costantini, 1973). Les habitations sont assez disséminées, en relation avec la présence de points d'eau et de petites zones cultivables. Le peuplement humain va dès lors se densifier de plus en plus au centre du plateau au cours de l'Age de Fer jusqu'à la période romaine, avec la construction des routes romaines et la mise en place de citernes pour recevoir l'eau de pluie (Vernhet, 1973), ce qui conduit à une diminution du recouvrement des ligneux sur l'ensemble du plateau.

La population humaine a fluctué sur le plateau à partir de l'époque romaine avec les invasions Barbares, l'installation de l'ordre des Templiers, remplacé par les Hospitaliers, puis les guerres de religion. Cependant, de manière générale, la pression humaine est restée

Carte de répartition du Chêne

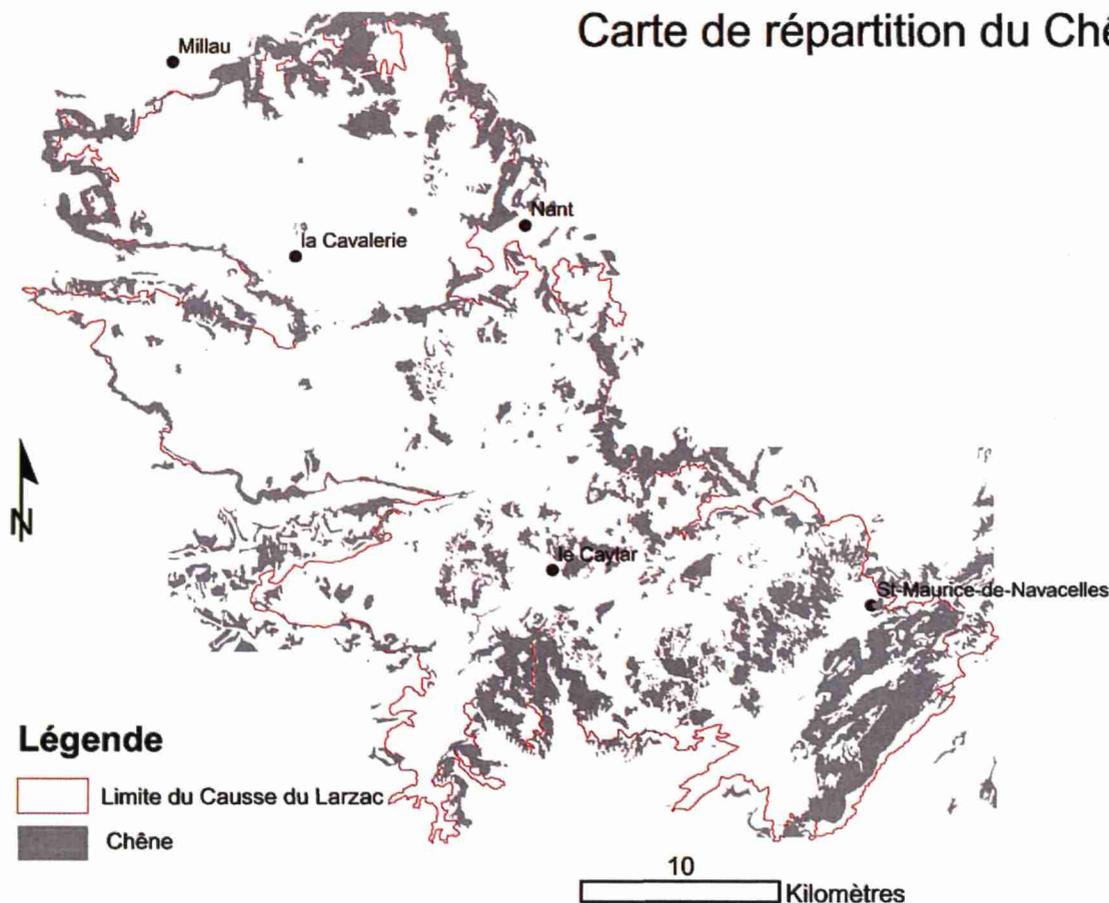


Figure 13 : Répartition du Chêne sur le Causse du Larzac, d'après la carte de l'IFN, et de Dupias (1966). Les peuplements sont principalement localisés en périphérie du Causse, mais de nombreux boisements de petite taille sont répartis sur l'ensemble du plateau. Par ailleurs, de nombreuses zones de parcours sont occupées par des chênes isolés, ces milieux ne sont pas cartographiés ici car le taux de boisement est trop faible.

Carte de répartition du Hêtre

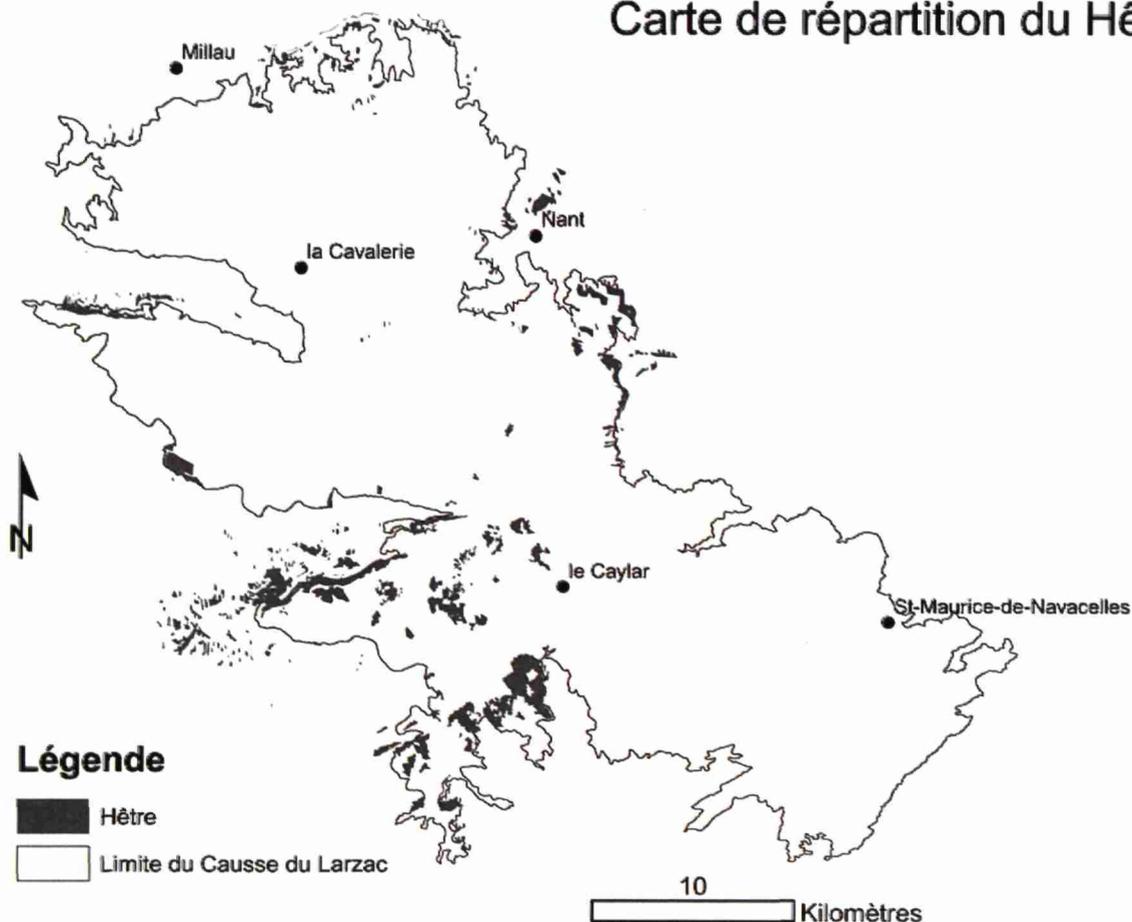


Figure 14 : Répartition du Hêtre sur le Causse du Larzac, d'après la carte de l'IFN, de Dupias (1966) et la carte du PNR des Grands Causses. Les peuplements sont beaucoup plus rare que pour le chêne et ils sont presque uniquement localisés en périphérie du Causse. Il y a de nombreux peuplements dispersés sur le Causse du Guillaumard, qui était complètement boisé sur la carte de Cassini (Figure 13).

assez forte (Bousquet, 1973). La connaissance des populations humaines sur le Larzac est assez imprécise jusqu'à la fin du XVIII^{ème} siècle.

La population humaine atteint un maximum au début du XVIII^{ème} siècle, le cheptel ovin est aussi très important. A la suite du défrichement des biens seigneuriaux et de la fragmentation de la population, la surface forestière atteint un minimum vers 1850 (Moreau, 1981). Seules deux zones restent fortement boisées, le plateau du Guilhaumard et une zone du Nord du Larzac (voir la Carte de Cassini, Figure 12). La population sur le plateau commence à diminuer à partir de cette date, et cette diminution s'accroît durant la guerre de 1914–1918. Cette période est marquée par la disparition du petit prolétariat rural qui était à l'origine de la mise en culture de nombreuses terres peu productives (Marty *et al.*, 2003a). Après la première guerre mondiale l'exode se poursuit en particulier pour la partie sud du plateau où l'attraction des zones de vignobles du Languedoc est très forte. Des difficultés à trouver des bergers conduisent à abandonner de grands domaines au profit de la transhumance. Une modification des pratiques agricoles s'est déjà amorcée avant cet exode important suite à la création de la Société des Caves de Roquefort en 1842. Pour augmenter la production laitière et mieux la contrôler, la production de fourrages pour l'alimentation hivernale et printanière du troupeau est encouragée. A peu près à la même époque, on observe une diminution de la céréaliculture sur le plateau, celle-ci étant concurrencée par les productions de céréales des zones plus productives que les Causses, du fait de l'amélioration du transport (Marty *et al.*, 2003b). La mise en culture de zones peu productives, même à une fréquence très faible, constituait une pression très importante (plus importante que le pâturage) sur la progression forestière (Marty *et al.*, 2003a; Marty *et al.*, 2003b). A partir de cette période, la déprise rurale s'installe, entraînant une diminution de la pression des activités humaines sur la végétation. En particulier, les défrichements, les coupes de bois et le pâturage des zones non mécanisées diminuent fortement (Moreau, 1981). Il en résulte une recolonisation des parcours par les espèces ligneuses qui étaient dominantes avant le Néolithique. Actuellement, le chêne est largement plus répandu que le hêtre sur le Larzac (Inventaire-Forestier-National 1995) (Figure 13 et 14). Néanmoins la place respective de ces espèces dans la dynamique de la végétation consécutive à la déprise reste mal comprise.

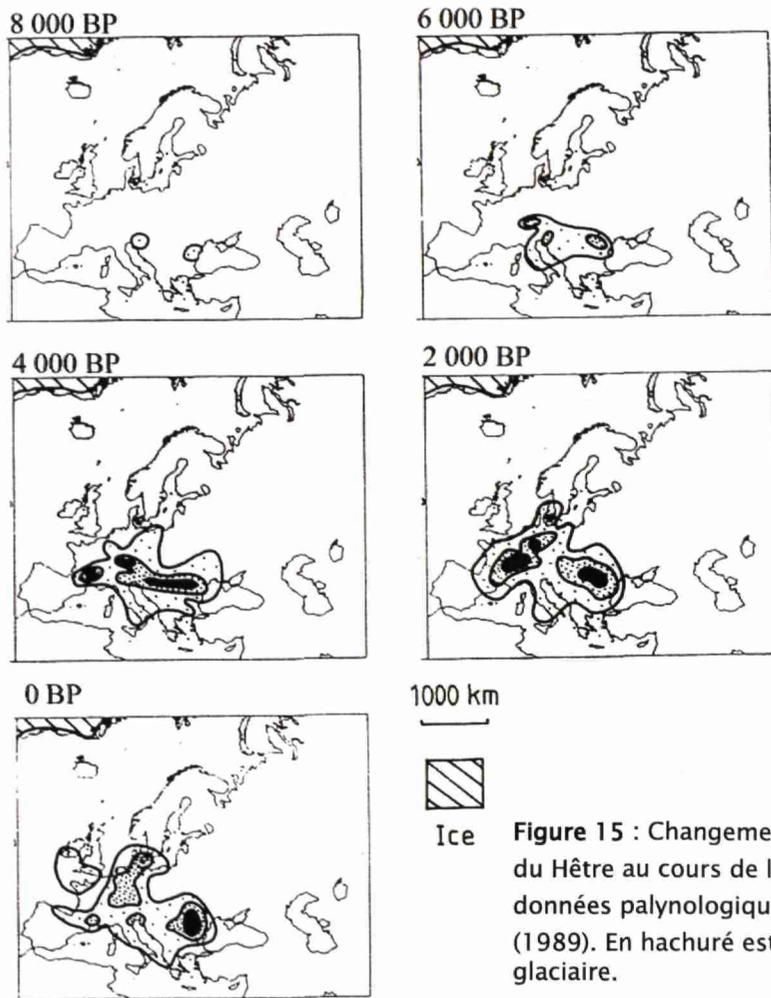


Figure 15 : Changement de l'aire de répartition du Hêtre au cours de l'Holocène à partir de données palynologiques, d'après Huntley et al. (1989). En hachuré est représentée la calotte glaciaire.

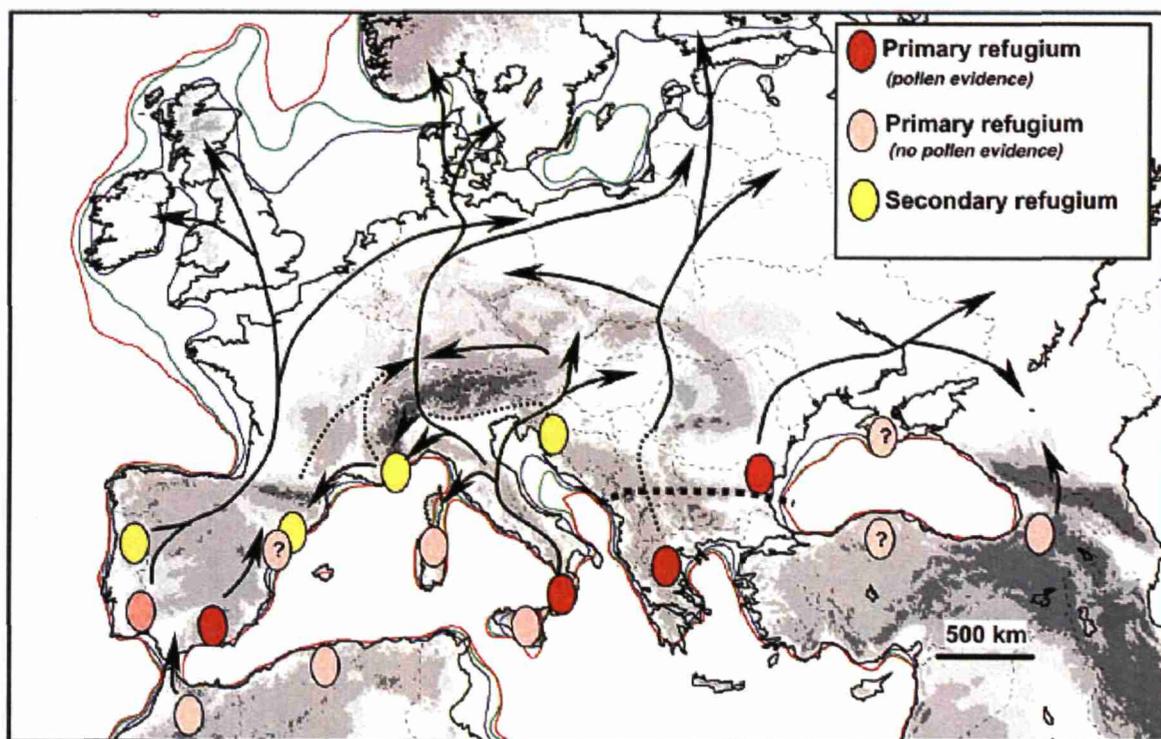


Figure 16 : Voie de recolonisation post-glaciaire des Chênes décidus d'après Petit et al. (2002). Cette carte regroupe des données palynologiques et des données sur l'ADN chloroplastique.

Présentation du hêtre et du chêne pubescent

Le hêtre (*Fagus sylvatica* L.) et le chêne pubescent (*Quercus pubescens* Willd.), appartiennent à l'ordre des *Fagales*, famille des *Fagaceae*. Le genre *Fagus* comprend 10 espèces, dont le hêtre américain (*Fagus grandifolia* Ehrh.) et 9 espèces en Eurasie et Taiwan. Deux sous-espèces de *Fagus sylvatica* sont présentes en Europe *F. sylvatica* sbsp *sylvatica* et *F. sylvatica* sbsp *orientalis*. *F. s.* sbsp *sylvatica* pourrait avoir dérivé de *F. s.* sbsp *orientalis* par une adaptation au froid (Huntley & Birks, 1983). Le genre *Quercus* comprend approximativement 500 espèces d'arbres et arbustes distribués dans l'ensemble de l'hémisphère Nord (Manos *et al.*, 1999). Les chênes sont présents dans les forêts tempérées, méditerranéennes et sub-tropicales. Les espèces du genre *Quercus* sont connues pour leur fréquente hybridation, qui pourrait avoir un rôle important pour l'adaptation locale (Petit & Lambin, 2002; Petit *et al.*, 2002). Il existe vingt-deux espèces de chênes européens décidus. *Q. pubescens* est distribué principalement en zone méditerranéenne et dans le sud de l'Europe (jusqu'au nord de la France).

Les voies de recolonisation post-glaciaire du hêtre sont principalement connues à partir de données palynologiques (Huntley *et al.*, 1989) (voir figure 15). Il existe d'après cette étude deux refuges principaux pour le hêtre. Pour les chênes décidus, une étude récente fait la synthèse des connaissances acquises par les études palynologique et les études basées sur l'ADN chloroplastique (Petit *et al.*, 2002) (voir figure 16). L'analyse des marqueurs génétiques chloroplastiques n'a pas permis de séparer les espèces, ce qui montre la fréquence des introgressions entre ces espèces. La figure 16 représente donc les voies de migration pour l'ensemble de ces espèces.

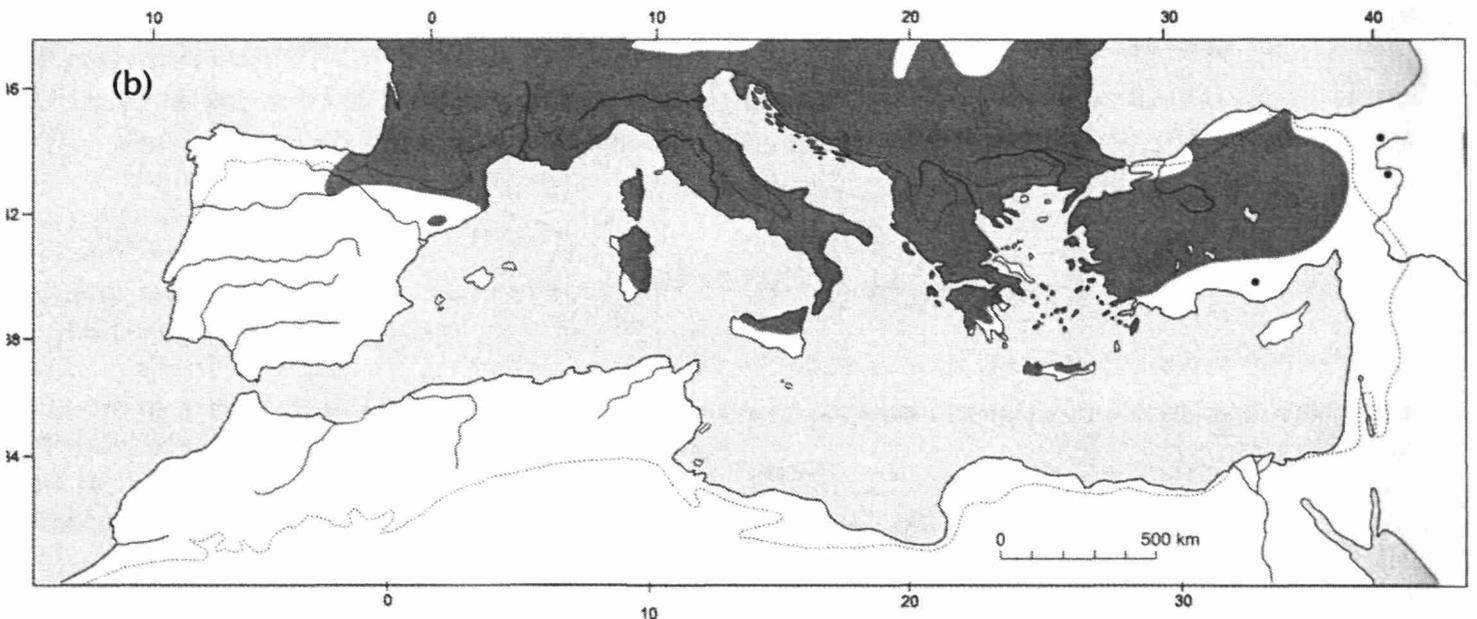
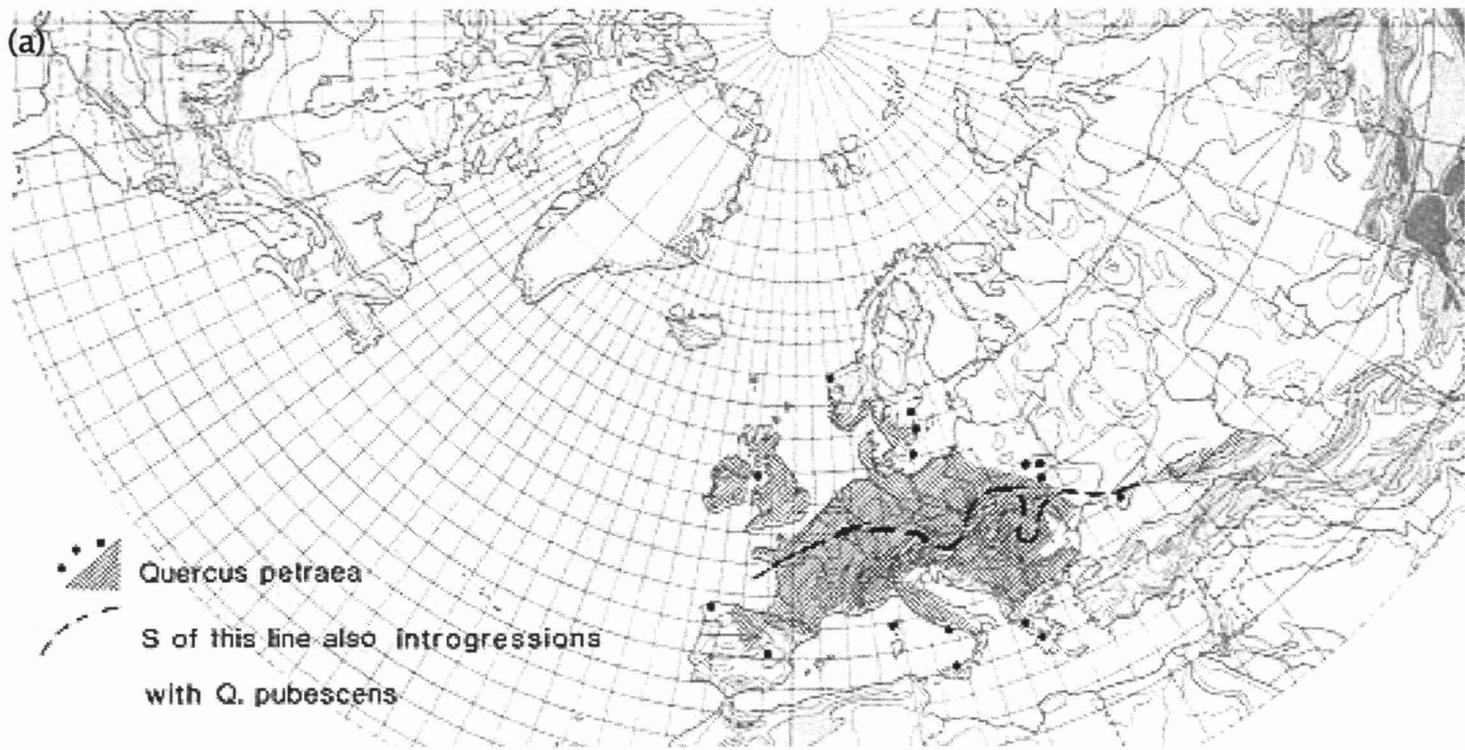


Figure 19: (a) Aire de répartition mondiale de *Quercus petraea* et de *Q. pubescens* avec la limite de leur zone d'introgression d'après la flore de Suède. (b) répartition de *Q. pubescens* dans le Bassin Méditerranéen d'après Quézel et Médail (2003).

Q. pubescens est un arbre décidu (voir figure 17, d'après Rothmaler, 2000) d'une hauteur maximale de l'ordre de 20m, variant en fonction du milieu, sa répartition est représentée sur la Figure 19. *F. sylvatica* est un arbre décidu (voir figure 18, d'après Rothmaler, 2000) d'une hauteur maximale de 35m, variant en fonction du milieu (Tessier du Cros & Le Tacon, 1981), sa répartition est représentée sur la Figure 20.

La reproduction sexuée de ces deux espèces conduit à une fructification très irrégulière avec une fréquence approximative de 3-4 ans pour le chêne et de 6-7 ans pour le hêtre (Kantorowicz, 2000). Les fruits des deux espèces sont matures à la fin de l'automne et sont principalement dispersés par le geai (*Garrulus glandarius*) et les rongeurs (principalement le mulot sylvestre : *Apodemus sylvaticus*).

L'écologie des chênes décidus et du hêtre a été largement étudiée dans le nord de l'Europe, mais leurs dynamiques ont été peu étudiées dans des conditions méditerranéennes ou péri-méditerranéennes. Le hêtre est considéré comme une espèce de fin de succession, tolérante à l'ombre qui a une forte dynamique de remplacement des arbres pionniers. Il peut tolérer les sols superficiels, mais il est plus répandu sur les sols bien alimentés en eau (Ellenberg, 1986). Le chêne pubescent est

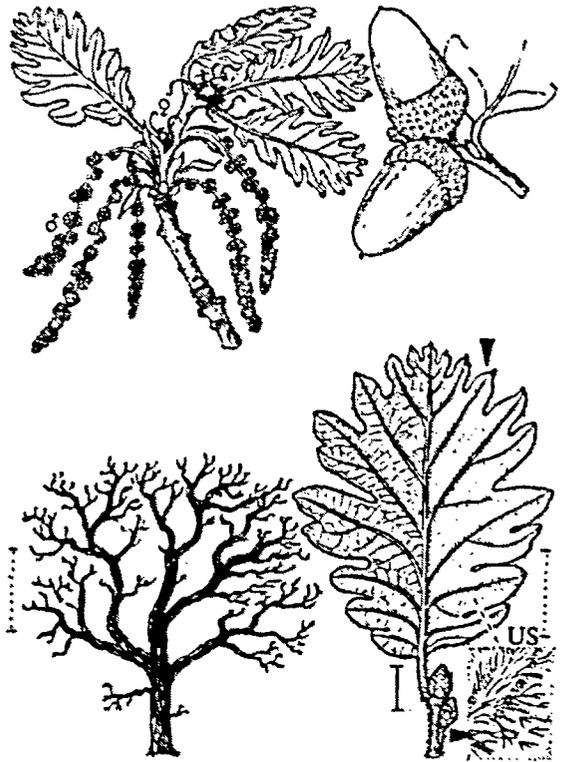


Figure 17: *Quercus pubescens* Willd.

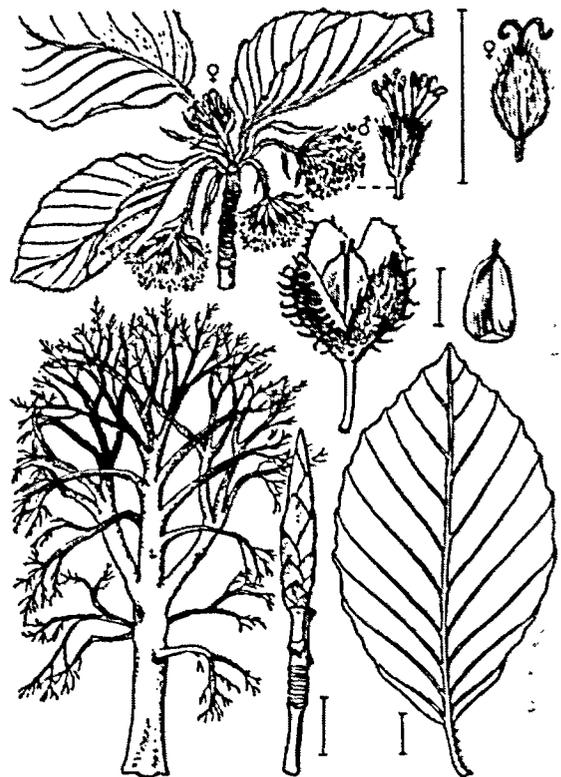


Figure 18: *Fagus sylvatica* L.

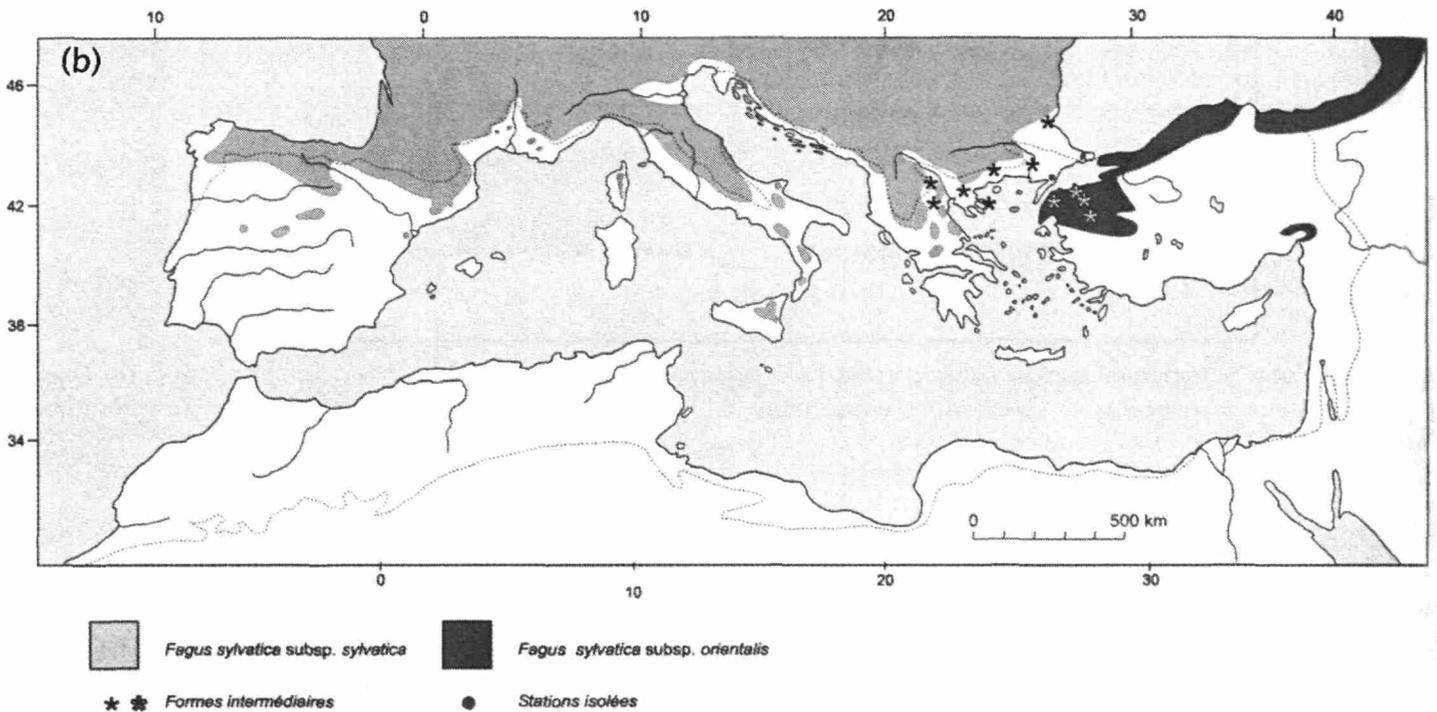
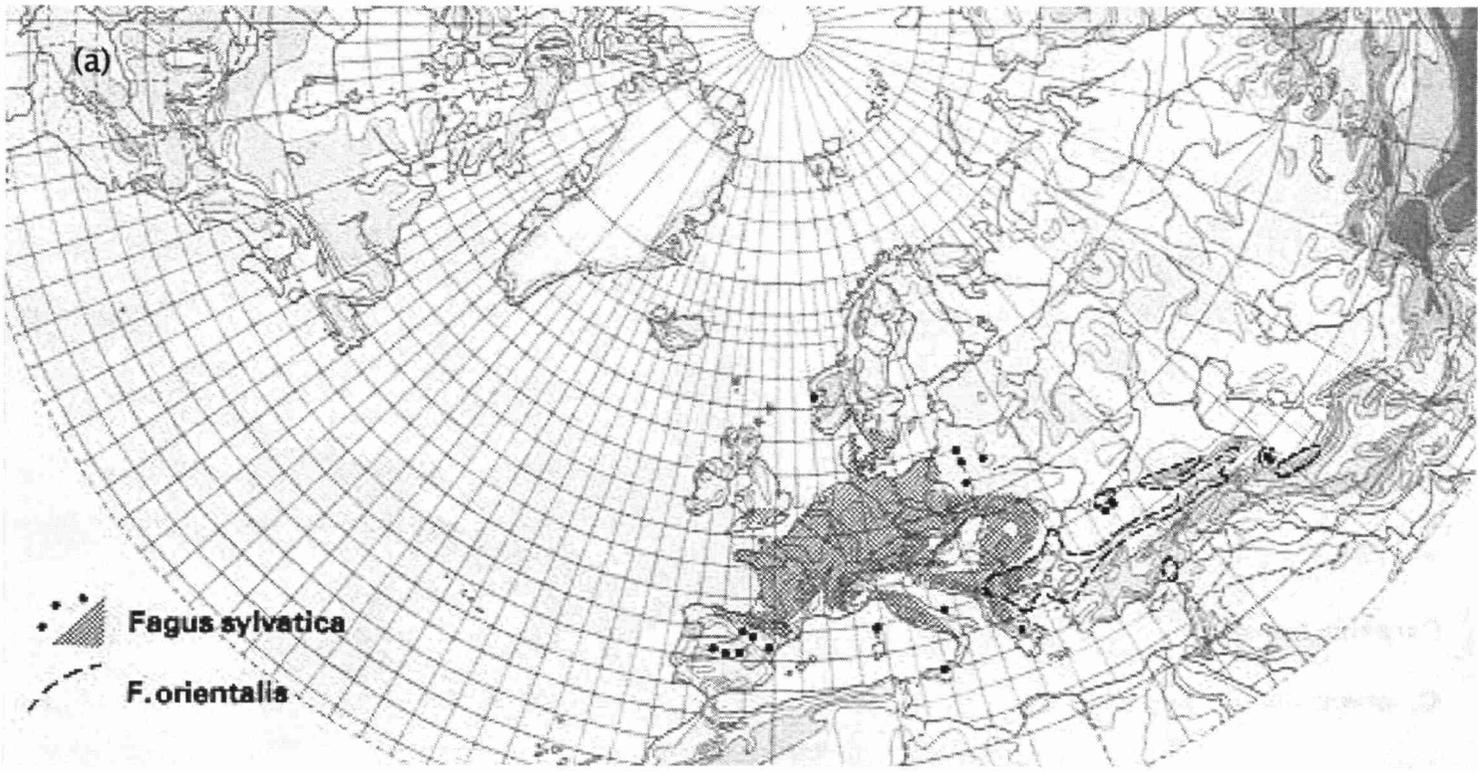


Figure 20 : (a) Aire de répartition mondiale de *Fagus sylvatica* subsp *sylvatica* et de *F. sylvatica* subsp *orientalis* d'après la flore de Suède. (b) répartition de *Fagus sylvatica* subsp *sylvatica* et *F. sylvatica* subsp *orientalis* dans le Bassin Méditerranéen d'après Quézel et Médail (2003). D'après Tutin et al. (1961–1993) *F. orientalis* est une sous espèce de *F. sylvatica*.

considéré comme une espèce de milieu de succession moins tolérante à l'ombre. Le chêne pubescent est plus thermophile que le hêtre et il est fréquent sur les stations sèches (Ellenberg, 1986). *Q. pubescens* et *F. sylvatica* sont des espèces très palatables. La répartition de ces deux espèces sur les causses, avant l'action de l'Homme, est comme nous l'avons vu dans la partie précédente mal connue. Actuellement, le chêne est largement plus répandu que le hêtre sur les Causses. Le hêtre a une répartition principalement périphérique sur le plateau, alors que le chêne est aussi présent en zone centrale (voir Figure 13 et 14). Les études anciennes sur la dynamique de ces deux espèces (Dupias, 1966) ont généralement considéré (en accord avec l'hypothèse de la rareté du hêtre avant l'action de l'homme) que le chêne était l'espèce dominante des stades matures de la dynamique forestière et que le hêtre serait limité sur le causse à des conditions écologiques particulières.

Chapitre 2 :

La Tolérance à l'Ombre

Annexes correspondantes : 1.1 et 1.2

« We are only beginning to appreciate the complexity of patterns of tree death. » J. F. Franklin, H. H. Shugart, and M. E. Harmon (1987)

Introduction

Importance de la tolérance à l'ombre pour la dynamique du hêtre et du chêne en pinède

Le chêne pubescent et le hêtre ont dans certaines zones proches de sources de graines une dynamique d'invasion importante des pinèdes. Que ce soit dans des pinèdes de pin sylvestre issues de recolonisation naturelle, ou des pinèdes de pin noir issues de plantation, on peut observer des semis de hêtre et de chêne en densité relativement importante. Le chêne pubescent –qui est supposé succéder au pin sylvestre dans la succession sur les Causses (Dupias, 1966)– s'installe massivement sous pinède mais semble y avoir une survie très faible (Kunstler, 2001). Dans les mêmes conditions, le hêtre, espèce tolérante à l'ombre, se développe correctement (Dufour, 2000 ; Kunstler, 2001). La dynamique potentielle du hêtre et du chêne en pinèdes est importante car ces formations recouvrent une surface importante du Larzac. Les capacités d'installation sous pinèdes sont largement déterminées par la tolérance à l'ombre. Cette tolérance est en effet considérée comme un point déterminant de la niche des arbres. La dynamique du hêtre et des chênes décidus (*Q. robur* L. et *Q. petraea* L.) a été largement étudiée dans les peuplements forestiers de l'Europe tempérée (Gammel *et al.*, 1996; Newbold & Goldsmith, 1981; Van Hees, 1997; Welander & Ottosson, 1998; Valladares *et al.*, 2002). Ces études ont montré une tolérance à l'ombre plus forte du hêtre que des chênes. Par contre, comme le note Aranda (Aranda *et al.*, 2000), peu d'études ont analysé comparativement la dynamique du hêtre et des chênes dans un contexte climatique méditerranéen ou péri-méditerranéen. En particulier, la dynamique du hêtre a rarement été comparée à celle du chêne pubescent, ceci principalement parce que en zone péri-méditerranéenne le hêtre est considéré comme étant en limite de son aire de répartition.

La tolérance à l'ombre, un concept ancien mais flou

En faisant varier le niveau d'éclairement relative dans le peuplement, les sylviculteurs espèrent favoriser telles ou telles espèces. Pour les guider dans leurs gestion, ils ont donc établi des classifications empiriques de la tolérance à l'ombre des arbres (Jacquiot, 1983 ; Schütz, 1990). En écologie forestière, la tolérance à l'ombre est aussi un concept central, en effet, les variations interspécifiques de la tolérance à l'ombre sont considérées comme déterminantes pour la succession forestière (Bazzaz, 1979, 1996; Bormann & Likens, 1979 ; Pacala *et al.*, 1996 ; Shugart, 1984).

Bien que la tolérance à l'ombre ait fait l'objet de nombreuses études, ce concept reste ambigu (Nakashizuka, 2001). Il peut soit correspondre à la réponse photosynthétique à la variation de l'éclairement, soit à la capacité de survie des semis à l'ombre. En fait, un grand nombre d'études ont analysé ce concept en considérant uniquement la réponse photosynthétique à la lumière à l'échelle de la feuille. La tolérance à l'ombre est pourtant un concept beaucoup plus large. Il pourrait être défini comme la relation entre la valeur sélective d'un individu et la lumière. Comme Kobe *et al.* (Kobe & Coates, 1997; Kobe *et al.*, 1995) l'ont proposé, nous considérons que la valeur sélective d'un semis à un niveau de lumière donnée, peut être estimée par sa croissance et sa survie. La composante reproductive de la valeur sélective, par contre, ne semble pas déterminante pour analyser la tolérance à l'ombre. En effet, pour les arbres, le début de la reproduction se fait après le stade semis à un stade de vie où l'arbre a en général atteint une taille suffisante pour être dans une ambiance lumineuse relativement importante.

Le continuum de stratégies de « tolérant à l'ombre » jusqu'à « intolérant à l'ombre » est présumé être le résultat de compromis entre les traits liés à une forte valeur sélective à fort niveau de lumière et ceux liés à une forte valeur sélective à faible niveau de lumière (Tilman, 1990). Des travaux, dans des forêts tempérées Nord-américaines, utilisant la définition de Kobe de la tolérance à l'ombre (croissance et survie) ont conclu que les différences entre espèces tolérantes et espèces intolérantes à l'ombre pouvaient être en grande partie expliquées par un compromis entre croissance en hauteur à forte intensité lumineuse et survie à faible intensité lumineuse (Kobe, 1996 ; Pacala *et al.*, 1996 ; Rees *et*

Encadré 2 : Le rayonnement lumineux.

Seule la fraction de la lumière comprise entre les longueurs d'onde 400 et 700 nm (Photosynthetic Active Radiation ou PAR) est utilisée par les plantes. Cette fraction est généralement estimée par sa densité de flux (Photosynthetic Photon Flux Density ou PPF). Sa quantité, sa périodicité et sa qualité (rayonnement rouge clair vs rouge sombre par exemple) sont déterminantes pour le fonctionnement des plantes (germination, phénologie, morphogenèse, photosynthèse, ouverture des stomates, ...). Les outils classiques de mesure du PPF sont les capteurs ponctuels (Quantum Sensor de LI-COR), les ceptomètres, et les photos hémisphériques. Nous avons réalisé toutes nos mesures de lumière en conditions naturelles avec un appareil photo numérique (CI-110, CID™ Inc.) et le pourcentage du PPF transmis sous la canopée au cours de la saison de végétation a été calculé avec le logiciel Winphot™. Dans ce travail, nous désignerons le PPF ainsi mesuré par éclairage.

al., 2001). Néanmoins le compromis classique entre croissance à l'ombre et en pleine lumière est toujours considéré comme important (Lin *et al.*, 2002).

Les études qui ont analysé la croissance en fonction de la lumière en condition naturelle restent cependant peu nombreuses, et les études qui quantifient une relation entre la probabilité de mortalité et l'intensité lumineuse sont, elles, extrêmement rares. La mortalité des semis est un événement relativement rare qui passe inaperçu par rapport à la mortalité d'arbres adultes résultant d'événements spectaculaires comme des feux ou des tempêtes. Pourtant, cette mortalité –même si elle est « discrète »– détermine quand on la considère à l'échelle de la population la structure et la dynamique des écosystèmes forestiers (Peet & Christensen, 1987). Les difficultés méthodologiques expliquent en grande partie la rareté de ces travaux (Hawkes, 2000). L'étude de cette mortalité est complexe car le taux de mortalité est souvent faible (Hawkes, 2000), il est donc nécessaire de suivre un très grand nombre d'individus sur des périodes assez longues pour pouvoir observer un nombre d'événements de mortalité suffisant pour conduire des analyses sur l'effet de la lumière.

Les ambiguïtés sur la définition du concept de tolérance à l'ombre aboutissent parfois à une confusion entre la tolérance à l'ombre au sens strict (i.e. la valeur sélective d'un individu) et les stratégies d'histoire de vie expliquant la tolérance à l'ombre (stratégie physiologique, morphologique, architecturale). Eviter cette confusion est important, en effet, une explication fonctionnelle des variations interspécifiques de tolérance à l'ombre doit permettre de comprendre des différences de survie et de croissance à l'ombre et pas uniquement des différences de photosynthèse ou d'un autre trait fonctionnel.

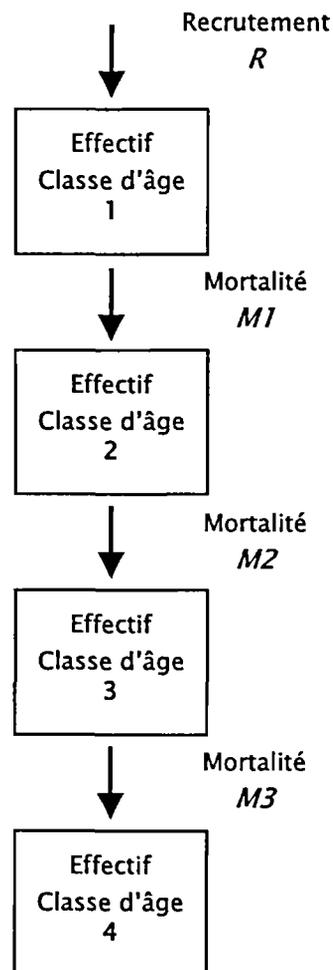
Dans ce chapitre, nous allons chercher à analyser la tolérance à l'ombre du chêne pubescent et du hêtre. Pour cela nous nous intéresserons à leur survie et leur croissance en pinède. Une étude préliminaire nous a permis d'analyser la dynamique démographique de ces deux espèces, dans des pinèdes jeunes et dans des pinèdes âgées, à partir des structures d'âge et de la croissance en longueur de jeunes chênes et hêtres. Nous avons ensuite développé un modèle de croissance et de mortalité en fonction de l'éclairement (voir encadré 2) pour des individus en conditions naturelles. Nous avons enfin cherché à caractériser les différences de stratégies permettant d'expliquer les différences de tolérance à l'ombre entre les deux espèces.

Encadré 3 : Equilibre démographique.

Dans notre analyse, l'équilibre démographique de la population de semis correspond à un système où le nombre de semis R rentrant dans la classe d'âge 1 et les taux de mortalité entre classe d'âge $M1$, $M2$, ... sont constants dans le temps.

Dans ce modèle démographique, le nombre de semis recrutés R n'est pas déterminé par la fécondité des arbres semenciers qui ne sont pas inclus dans le système puisque extérieurs au site.

Si l'hypothèse d'équilibre démographique est vérifiée, il est possible d'estimer les paramètres R , $M1$, $M2$, ... à partir de la structure en classe d'âge des semis. Voir l'annexe 1.1 pour une présentation plus détaillée de la méthode.



Une première approche, l'analyse des structures d'âge

Annexe 1.1

Les difficultés méthodologiques rencontrées dans l'étude de la mortalité (suivi à long terme d'un échantillon très important), ont conduit à l'utilisation fréquente des structures en classe d'âge ou de taille pour inférer des informations sur la dynamique démographique. L'utilisation de ces structures nécessite le plus souvent de faire l'hypothèse d'un équilibre démographique de la population (Caswell, 2001), c'est-à-dire de considérer que les taux de mortalité et de recrutement restent constants au cours du temps. La variabilité du recrutement est parfois discutée dans l'interprétation des résultats. L'hypothèse d'un taux de mortalité constant au cours du temps est en général passée sous silence. Nous avons proposé une méthode simple permettant de clarifier cette hypothèse. L'utilisation d'un modèle démographique sous l'hypothèse d'équilibre démographique permet d'estimer un taux de recrutement et un taux de mortalité à partir des structures d'âge (encadré 3). En utilisant la corrélation entre croissance et probabilité de mortalité (Kobe, 1996; Kobe & Coates, 1997; Kobe *et al.*, 1995), nous avons proposé une méthode simple pour tester indirectement l'hypothèse de constance du taux de mortalité dans le temps. Pour cela nous testons la constance de la croissance dans le temps : une forte variation amène à faire l'hypothèse que la mortalité a pu varier simultanément.

Nous avons échantillonné 80 individus de la population de semis de hêtre et de chêne dans deux jeunes peuplements et deux peuplements âgés de pin (voir annexe 1.1). Le modèle démographique appliqué aux structures d'âge (Figure 21), estime un taux de mortalité comparable pour le hêtre et le chêne dans les pinèdes jeunes et un taux de mortalité très inférieur pour le hêtre par rapport au chêne dans les pinèdes âgées (annexe 1.1). L'interprétation de ces résultats requiert que l'on discute les hypothèses fortes qui sont à la base du modèle démographique. Le test de la constance de la croissance dans le temps

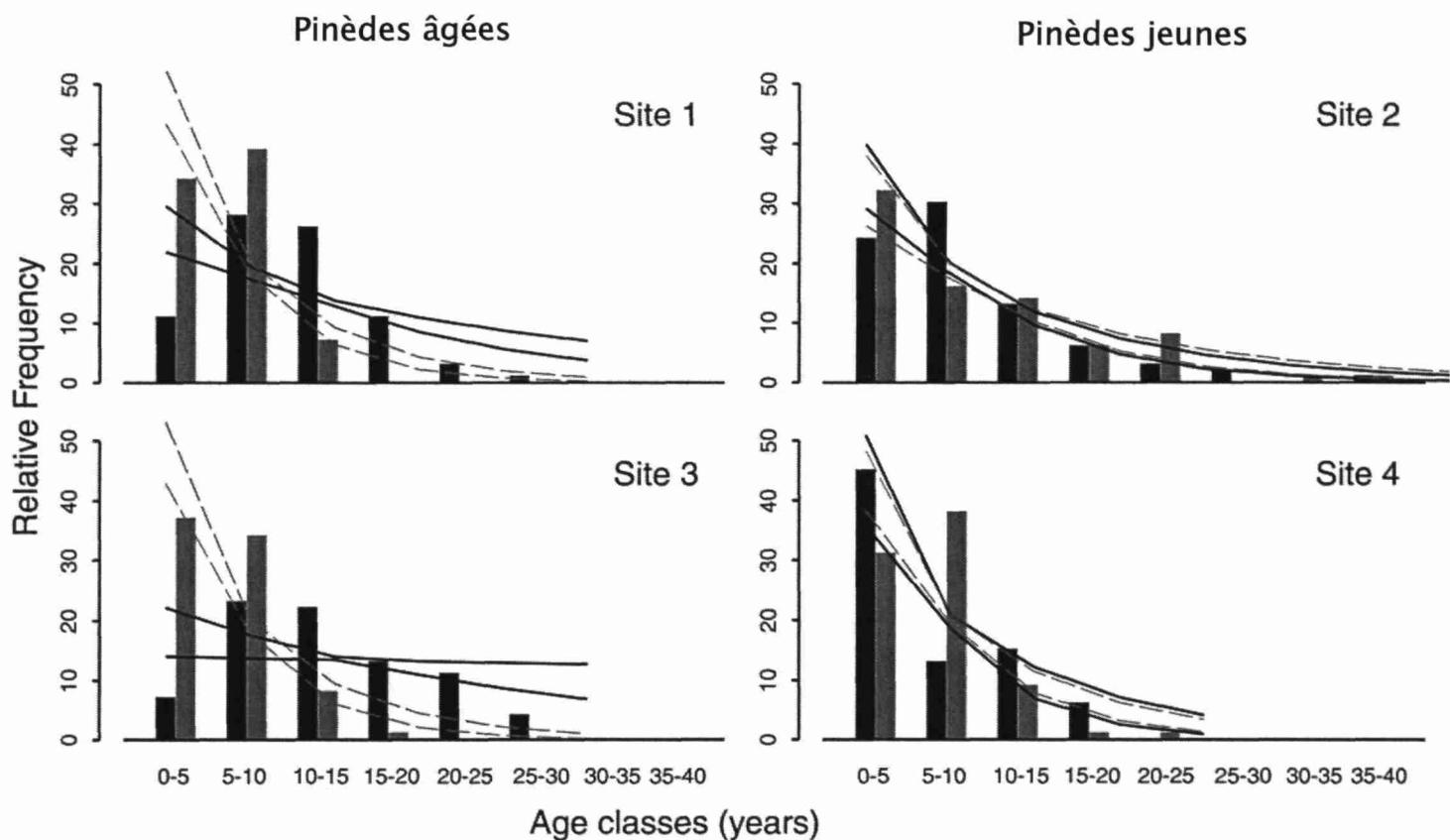


Figure 21 : Structures d'âge par classe de 5 ans observé pour le hêtre (en noir) et le chêne (en gris) dans les deux pinèdes âgées et les deux pinèdes jeunes. Les intervalles de confiance des estimations du modèle démographique basé sur 500 bootstrap sont données par des lignes continues noires pour le hêtre et par des lignes grises en tirets pour le chêne.

montre que dans les deux jeunes peuplements, la croissance a fortement varié dans le temps pour les deux espèces (annexe 1.1), alors que dans les pinèdes âgées la croissance a beaucoup moins varié. Ainsi l'hypothèse d'une mortalité constante semble plus vraisemblable dans les pinèdes âgées que dans les jeunes.

La constance du recrutement n'a pas été testée directement, mais une structure d'âge non monotone décroissante est une indication claire que le recrutement a varié dans le temps. Pour le chêne, rien n'indique une forte variation du recrutement dans le temps (apport de graines vraisemblablement ancien et important). Pour le hêtre en revanche, bien que les individus soient groupés par classes d'âge de 5-ans, la très forte variabilité interannuelle de la production de graine par les semenciers peut conduire à des pics dans la structure d'âge (particulièrement visibles dans les deux pinèdes âgées). Dans les peuplements jeunes, il est possible que le recrutement ait augmenté dans le temps à cause d'une diminution de la densité des herbacées qui sont fortement compétitives pour le hêtre.

Les estimations du taux de mortalité dans les peuplements jeunes sont donc peut-être erronées. Nous proposons que des histoires démographiques différentes pour le hêtre et pour le chêne aient pu aboutir aux mêmes structures d'âge. Pour le chêne, le recrutement aurait toujours été fort mais la mortalité aurait fortement augmenté avec la fermeture du couvert de pin. Pour le hêtre, le recrutement aurait augmenté avec la diminution de la densité des herbacées au cours du développement du peuplement de pin et la mortalité serait aujourd'hui relativement faible. Dans les peuplements âgés, même si la variabilité du recrutement du hêtre a pu conduire à sous-estimer sa mortalité, elle est vraisemblablement beaucoup plus faible que celle du chêne. Le faible niveau de croissance du chêne par rapport au hêtre semble confirmer ces différences de mortalité.

Cette première étude semble montrer que le hêtre a une meilleure capacité de survie à l'ombre que le chêne. Elle a l'intérêt d'estimer un taux de mortalité intégré sur des longues périodes. Cependant, les hypothèses nécessaires à l'interprétation des structures d'âge sont fortes, et trop souvent passées sous silence. Nous avons proposé ici une méthode indirecte, pour tester l'hypothèse d'un taux de mortalité constant dans le temps. Cependant il est évident que cette approche n'est pas très précise, et ne peut constituer qu'une première approche de la mortalité.

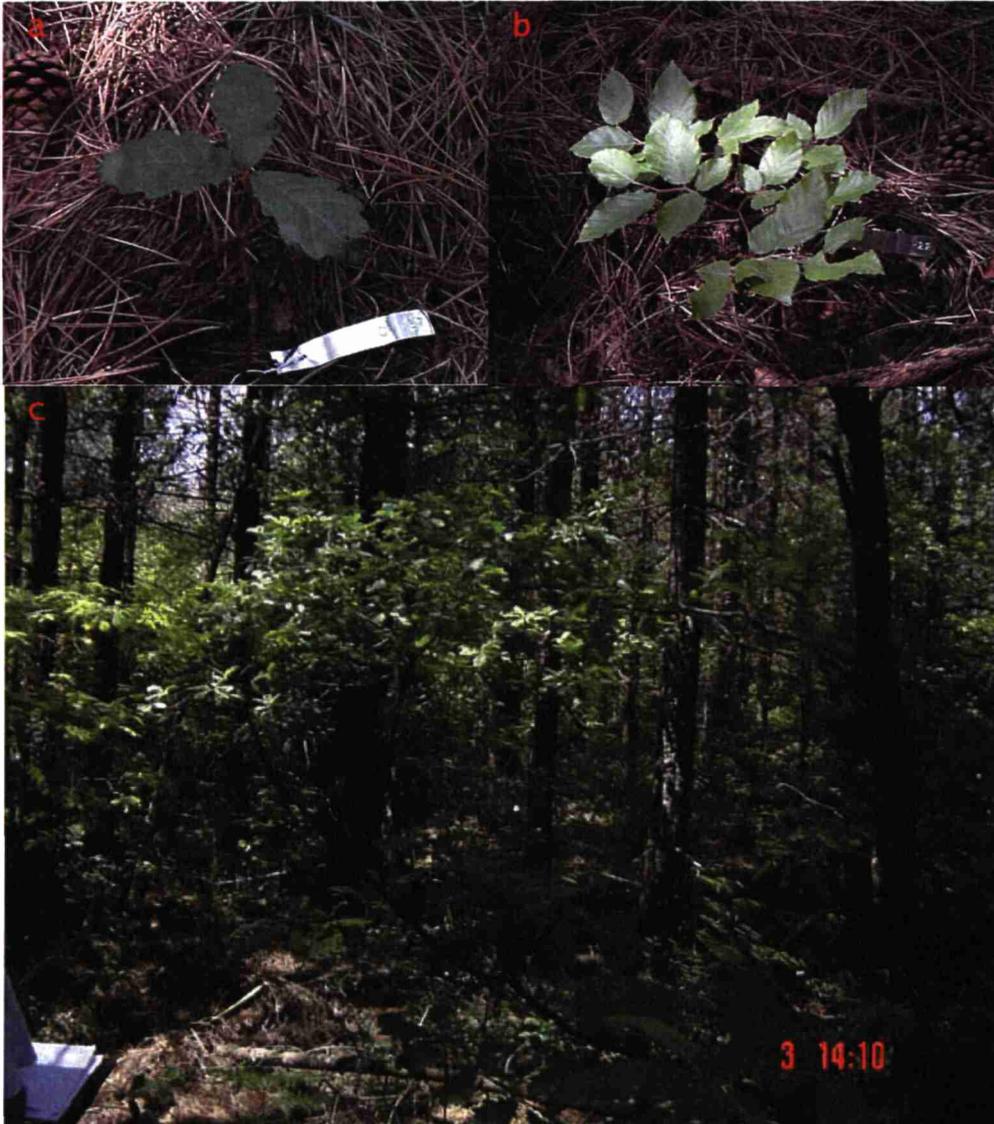


Figure 22 : Jeunes semis de chêne (a) et de hêtre (b) sur une placette permanente en pinède. (c) perche de chêne en sous bois de Pin noir.

Modèle de croissance et de mortalité en fonction de la lumière

Annexe 1.2

D'après Waring (Waring, 1987), la probabilité de mortalité des arbres est fonction de leur vigueur. Plusieurs auteurs (Bigler & Bugmann, 2003; Kobe *et al.*, 1995 ; Pederson, 1998a; b) ont proposé d'utiliser la croissance comme un indicateur de cette vigueur. Ces études ont donc cherché à expliquer la probabilité de mortalité des arbres en fonction de leur niveau de croissance. Pour avoir une estimation plus précise de la relation spécifique de la croissance et de la mortalité avec l'éclairement (voir encadré 2) nous avons utilisé une méthode initialement utilisée pour calibrer le modèle de dynamique forestière Nord américain SORTIE (Kobe *et al.*, 1995). Cette méthode et une de ses dérivées, proposée par (Wyckoff & Clark, 2000), estiment d'abord un modèle statistique de la croissance radiale en fonction de l'éclairement puis un modèle statistique de la probabilité de mortalité en fonction de la croissance radiale moyenne passée. La combinaison de ces deux modèles permet de relier la probabilité de mortalité à l'éclairement. L'intérêt de la méthode proposée par Kobe est de ne pas nécessiter un suivi à long terme de placettes permanentes. La croissance passée d'individus vivants et celles d'individus récemment morts sont mesurées sur un échantillon où ces deux types d'individus sont dans des proportions équivalentes, et non dans les proportions réelles de la population. En effet, dans un échantillonnage proportionnel à un taux de mortalité de 5% par exemple, il faudrait échantillonner 2000 individus vivants pour 100 individus récemment morts. Une analyse de la probabilité de mortalité avec des données équilibrées entre vivants et morts ne peut donner qu'un risque de mortalité relatif à la probabilité de mortalité moyenne de la population. Pour modéliser la probabilité de mortalité absolue en fonction de la croissance passée, Kobe puis Wyckoff ont proposé d'utiliser une estimation indépendante du taux de mortalité moyen dans la population. Dans la méthode proposée par Wyckoff que nous avons utilisée, ceci est réalisé

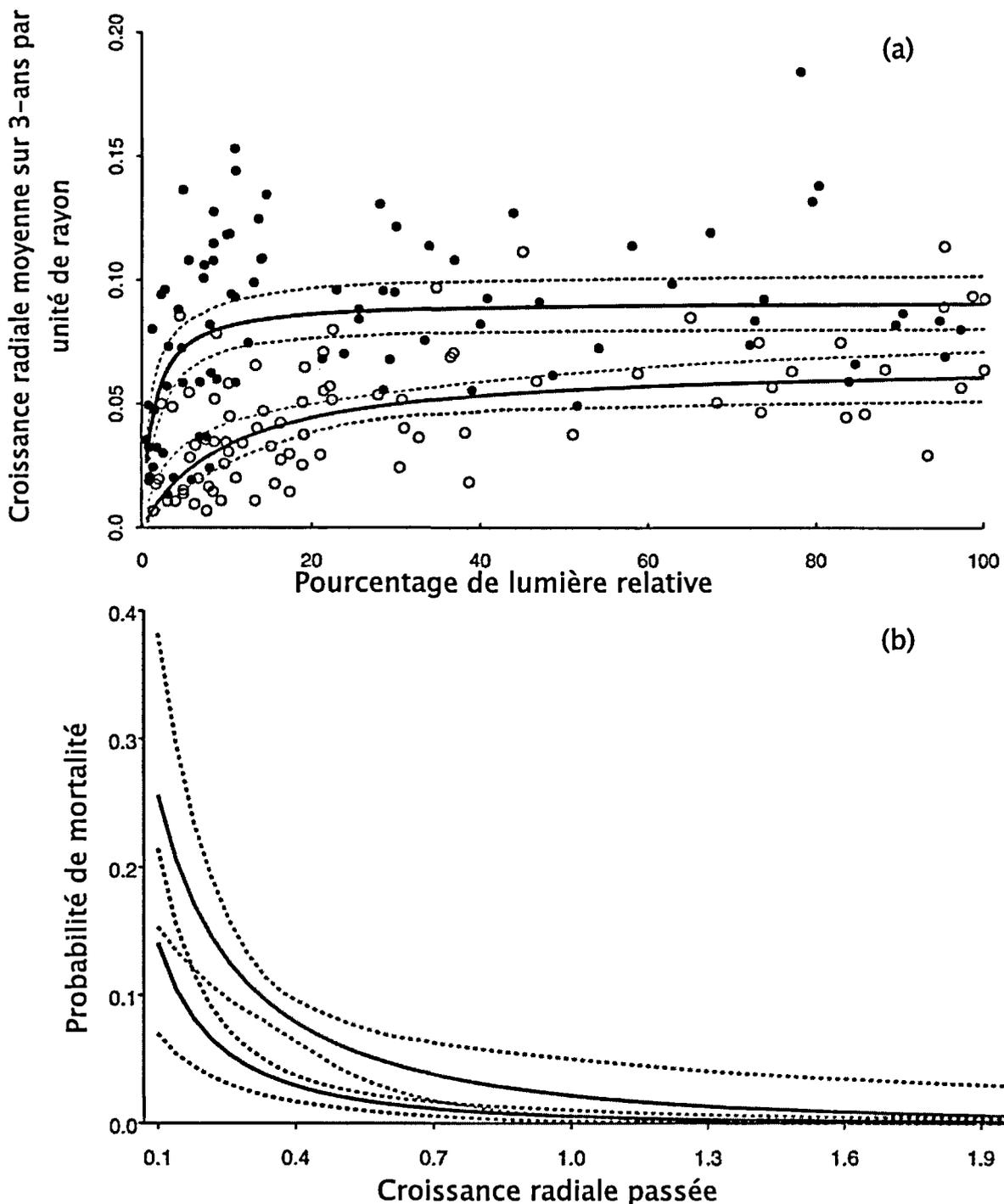


Figure 23 : (a) croissance radiale par unité de rayon observée en fonction du pourcentage de lumière relative (cercle plein : hêtre, cercle ouvert : chêne). Modèle estimé à partir d'une équation Michaelis-Menten (voir annexe 1.2) en traits continus noirs pour le hêtre et gris pour le chêne. Les intervalles de confiance obtenus par une procédure de bootstrap avec 500 itérations sont représentés en traits pointillés. (b) Modèle de probabilité de mortalité en fonction de la croissance passée moyenne sur 3 ans (pour la méthode d'estimation voir l'annexe 1.2), en traits noirs le hêtre et en traits gris le chêne, les intervalles de confiance sont représentés en traits pointillés.

simplement en ré-échantillonnant les données dans les proportions prédites par le taux de mortalité moyen au cours d'une procédure de bootstrap.

Nous avons échantillonné dans une pinède du sud du Larzac environ 80 individus vivants et 50 individus morts pour chaque espèce (Figure 22). Nous avons mesuré la croissance radiale passée sur 3 ans et l'éclairement de chaque individus (voir annexe 1.2). Nous avons analysé ces données avec un modèle de croissance radiale en fonction de la lumière de type Michaelis-Menten. On considère que la croissance en rayon est une fonction linéaire du rayon comme suit :

$$G = r \times P(L) + \varepsilon$$

avec G croissance radiale, r le rayon du semis à la base, $P(L)$ une fonction modificatrice de la croissance suivant l'éclairement L et ε un terme d'erreur distribué selon une loi normale avec une moyenne de zéro et une variance qui est une fonction puissance de la croissance prédite (ceci pour tenir compte de l'hétéroscédasticité des données). La fonction Michaelis-Menten est définie de la manière suivante :

$$P(L) = \frac{aL}{\frac{a}{s} + L}$$

Avec L l'éclairement du semis et a et s des paramètres à estimer. Ce type de modèle présente l'intérêt d'avoir des paramètres biologiquement interprétables. a représente la croissance asymptotique à éclairement maximum et s représente la pente de la croissance en fonction de la lumière à lumière faible.

Cette analyse a montré que la croissance radiale moyenne sur 3 ans diminue moins vite avec la diminution de l'éclairement pour le hêtre que pour le chêne (Figure 23a). Ce type de différence entre espèces tolérantes et espèces intolérantes à l'ombre a été montré dans de nombreuses études dans des forêts Nord-américaines (Finzi & Canham, 2000 ; Lin *et al.*, 2002; Pacala *et al.*, 1994 ; Wright *et al.*, 1998). La forte croissance du hêtre à l'ombre est connue depuis très longtemps (Ammer, 2003; Collet *et al.*, 2001 ; Madsen, 1994 ; Newbold & Goldsmith, 1981). La croissance (en diamètre comme en longueur) sous un fort éclairement est aussi plus importante pour le hêtre que pour le chêne (Figure 23a). Ceci est en contradiction avec l'existence d'un compromis entre croissance à l'ombre et croissance à

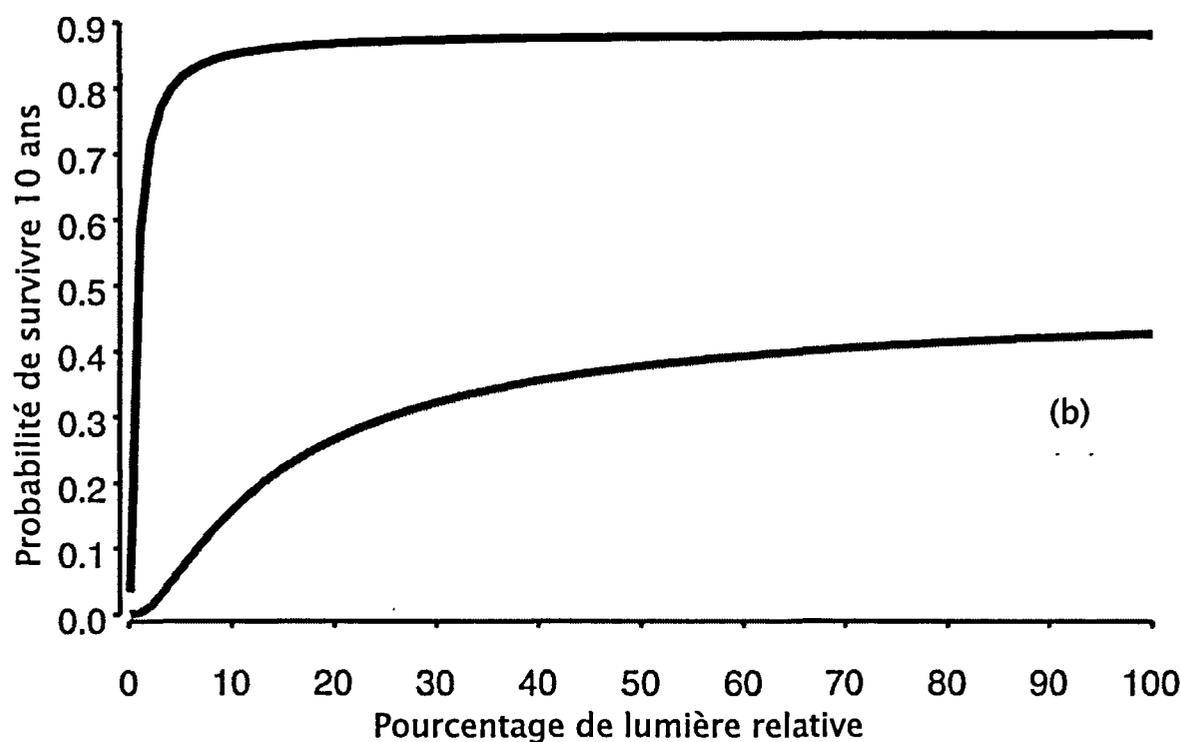
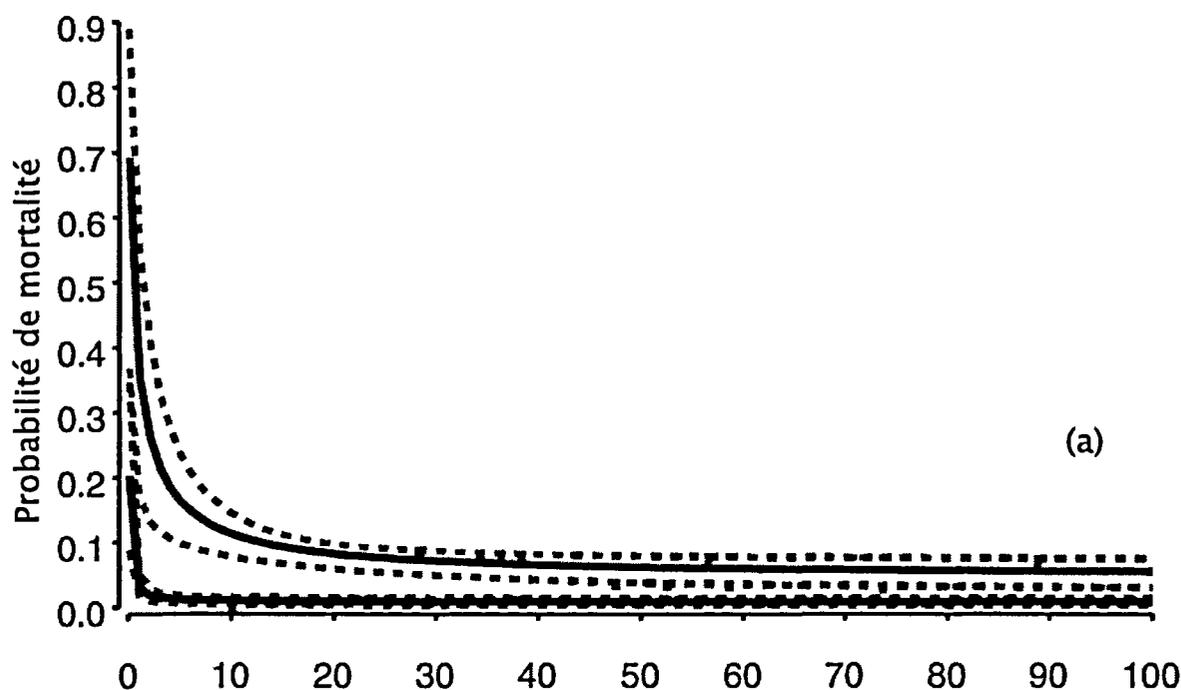


Figure 24 : (a) Probabilité de mortalité en fonction du pourcentage de lumière relative, estimée en combinant les deux modèles de la figure 23 (voir annexe 1.2), avec en traits continus noirs le hêtre et gris le chêne. Les intervalles de confiance obtenus par une procédure de bootstrap avec 500 itérations sont représentés en traits pointillés. (b) Probabilité de survivre 10 ans pour un semis de 8 ans de taille moyenne en fonction du pourcentage de lumière relative (pour la méthode d'estimation voir l'annexe 1.2), en traits noirs pour le hêtre et gris pour le chêne.

la lumière qui a pourtant été montré dans les études précédentes (Lin *et al.*, 2002; Pacala *et al.*, 1994).

Nous avons ensuite analysé la mortalité en considérant que la probabilité de mortalité est reliée à la croissance passée par une fonction de densité de probabilité de Weibull comme suit :

$$p(d|g_i) = \exp\left[-\left(\frac{g_i}{b}\right)^c\right]$$

avec $p(d/g_i)$ la probabilité de mortalité conditionnelle à la croissance passée g_i de l'individu i et b et c des paramètres à estimer.

La probabilité de mortalité est significativement corrélée à la croissance passée (annexe 1.2), ce qui confirme les rares études précédentes (Kobe *et al.*, 1995 ; Lin *et al.*, 2001 ; Wyckoff & Clark, 2002). Le taux de mortalité est plus important pour le chêne que pour le hêtre et la probabilité est importante pour des niveaux de croissance plus élevés pour le chêne que pour le hêtre (Figure 23b). La combinaison de ces deux modèles aboutit à d'importantes différences de probabilité de mortalité entre le hêtre et le chêne (Figure 24a). Le chêne a une probabilité de mortalité plus importante que le hêtre à tous les niveaux d'éclairement et cette probabilité augmente plus vite à l'ombre que pour le hêtre (Figure 24a). Ceci conduit à une très forte différence de probabilité qu'un jeune semis survive 10 ans dans des conditions de faible éclairement. D'après ces résultats, que ce soit pour la croissance ou pour la survie, le hêtre a un avantage par rapport au chêne à tous les niveaux d'éclairement. La lumière ne semble donc pas expliquer une ségrégation de niche entre ces deux espèces. Il faut cependant noter que, dans notre site d'étude, les jeunes hêtres étaient beaucoup plus rares que les chênes dans les zones ayant un fort éclairement. Les semis de hêtre étaient en général installés dans des microsites particuliers (comme les buissons) où la densité d'herbacée était faible. Nous discuterons l'importance de la compétition herbacée pour la ségrégation de niche dans le chapitre 3.

Tolérance à l'ombre au stade plantules

Il est intéressant de considérer la tolérance à l'ombre à différents stades de vie dans la mesure où celle-ci peut varier fortement. Une expérimentation réalisée sur la survie de

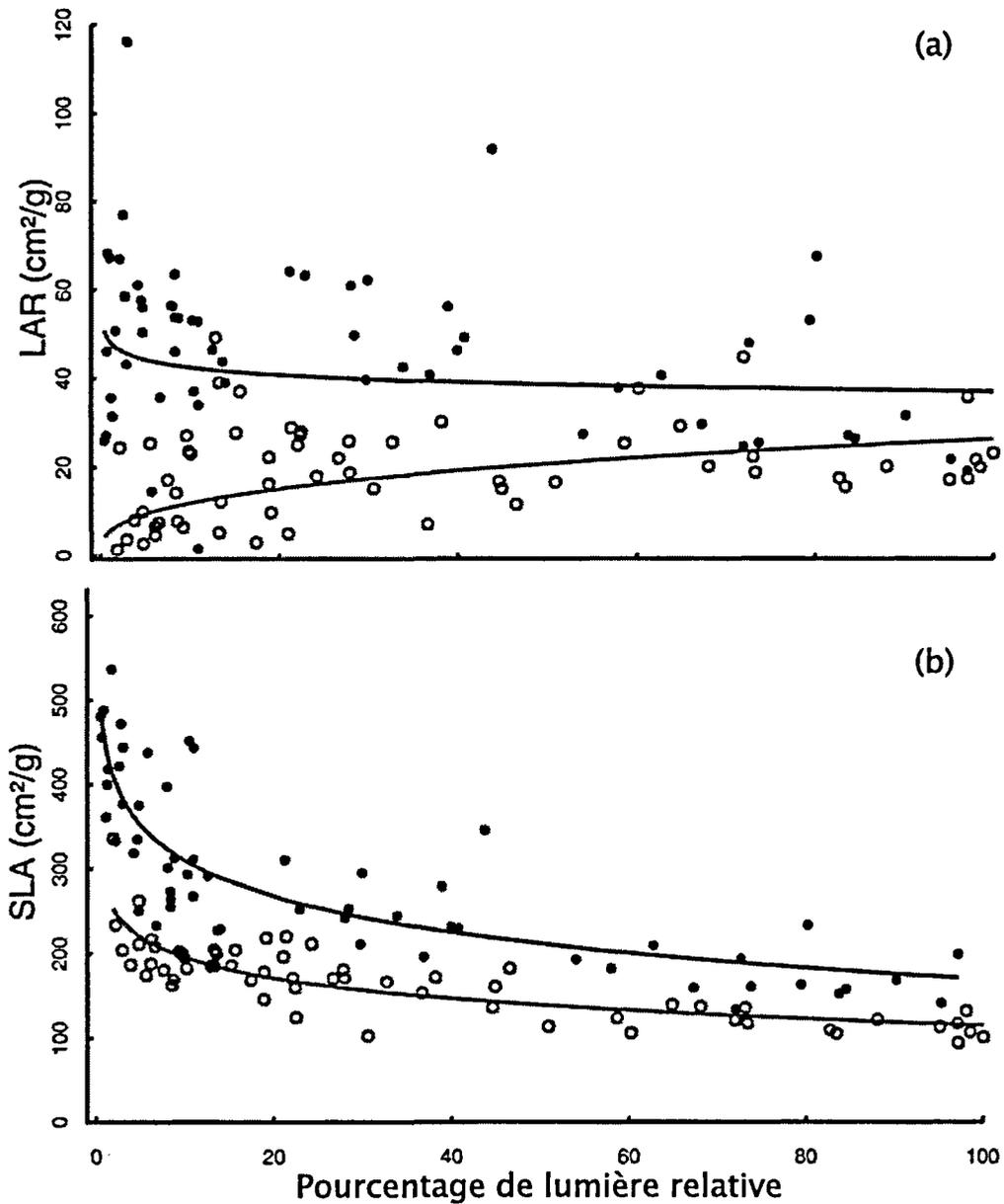


Figure 25 : (a) LAR, ratio de la surface foliaire totale sur la biomasse totale (compartiment aérien uniquement) en fonction du pourcentage de lumière relative, cercle plein et trait noir : le hêtre ; cercle vide et trait gris : le chêne. (b) SLA (ratio entre la surface fraîche et la biomasse sèche de la feuille) en fonction du pourcentage de lumière relative (même symboles que pour la figure (a)).

plantules avec une manipulation de la lumière (pleine lumière ou ombre à 20% de lumière relative, voir annexe 2.1 et chapitre 3) a montré qu'en terme de survie les plantules de chêne et de hêtre n'ont pas de différence de tolérance à l'ombre. D'après notre modèle, une différence forte de probabilité de mortalité entre les deux espèces existe à ce niveau d'éclairement. La forte capacité de survie à l'ombre des plantules de chêne pourrait s'expliquer par l'apport nutritif important du gland qui peut continuer pendant un an ou deux après la germination (Tonioli *et al.*, 2001). La tolérance à l'ombre serait donc variable suivant les stades de vie.

Origine fonctionnelle de la variabilité de la tolérance à l'ombre

Annexe 1.2

Déterminants fonctionnels de la croissance à l'ombre

Les capacités de croissance à l'ombre sont le résultat d'interactions complexes entre les réponses aux variations de lumière à l'échelle de la feuille et de la plante entière (Givnish, 1988 ; Messier *et al.*, 1999). La physiologie et la morphologie foliaire (Björkman, 1981), l'allocation de biomasse à l'échelle de l'organisme (Grubb *et al.*, 1996), et l'architecture des semis (Canham, 1988b) sont considérées comme particulièrement importantes pour l'efficacité d'utilisation de la lumière.

Sur environ 50 individus vivants de l'échantillon, nous avons mesuré des paramètres morphologiques et d'allocation de biomasse. Il n'a pas été possible d'extraire le système racinaire des individus *in situ*, l'analyse de l'allocation de biomasse est donc limitée au compartiment aérien. A partir de ces données, nous avons cherché à analyser les stratégies maximisant l'efficacité d'interception et d'utilisation de la lumière. Notre étude indique que le ratio de la surface foliaire totale sur la biomasse aérienne totale (LAR) augmente à l'ombre pour le hêtre, alors qu'il diminue pour le chêne (Figure 25a). Cette différence résulte



Figure 26 : Expérimentation au centre du Cemagref Clermont-Ferrand sur des plants de deux ans. (a) plants de hêtre dans un pot de 160 litres pour le traitement ombre herbacée. (b) dispositions des pots sous l'ombrière. (c) plants de hêtre pour le traitement pleine lumière herbacée. (d) disposition des pots en pleine lumière.

principalement d'une différence de plasticité de la morphologie foliaire en fonction de la lumière. La surface foliaire spécifique (SLA : rapport entre la surface fraîche et la biomasse sèche de la feuille) augmente plus fortement à l'ombre pour le hêtre que pour le chêne (Figure 25b).

Les traits reliés à l'allocation de biomasse à l'échelle de l'organisme sont importants pour les stratégies d'interception de la lumière. Dans cette étude, nous n'avons pas pu estimer la biomasse racinaire. Nous avons donc mis en place une expérimentation dans des pots de 160 litres avec un traitement pleine lumière et un traitement ombre (13% d'irradiance relative), pour analyser l'allocation de biomasse dans l'ensemble de la plante (Figure 26). Cette expérimentation cherchait aussi à analyser l'effet de la compétition herbacée, ce traitement a donc été inclus. Des plants issus de pépinière de 2 ans (8 plants par traitements) ont été plantés dans les différents traitements et suivis pendant deux saisons de végétation. Les résultats de cette expérimentation montrent des différences d'allocation de biomasse aux feuilles assez faibles et non significative entre espèces en fonction de la lumière (voir figure 27). Ces résultats préliminaires sont, cependant, en contradiction avec des études précédentes (Van Hees, 1997 ; Welander & Ottosson, 1998) qui ont montré que les deux espèces allouaient plus à la partie aérienne à l'ombre. De plus, le hêtre alloue plus à la partie aérienne que le chêne (Ammer, 2003; Valladares *et al.*, 2002; Van Hees & Clerkx, 2003; Welander & Ottosson, 1998).

L'architecture des semis est aussi un élément déterminant pour la capture de la lumière (Canham, 1988a). Une première analyse sur les semis étudiées *in situ* a montré que le hêtre avait un rapport hauteur totale sur longueur totale qui diminuait plus à l'ombre que pour le chêne (Figure 28b). Ceci peut être interprété comme une architecture plus plagiotropique du hêtre à l'ombre. Une architecture plus plagiotropique limite l'ombrage interne et donc augmente l'efficacité d'interception de la lumière (Millet *et al.*, 1998). Une méthode d'analyse plus précise de l'efficacité d'un type d'architecture est possible en utilisant des maquettes en 3 dimensions. L'intérêt de cette approche est de pouvoir calculer exactement un indice d'efficacité d'interception de la lumière (STAR : Shoot silhouette by Total leaf Area Ratio) par le rapport entre la surface foliaire totale et la surface foliaire effectivement interceptrice (pour une orientation du soleil donnée ou intégré sur l'ensemble

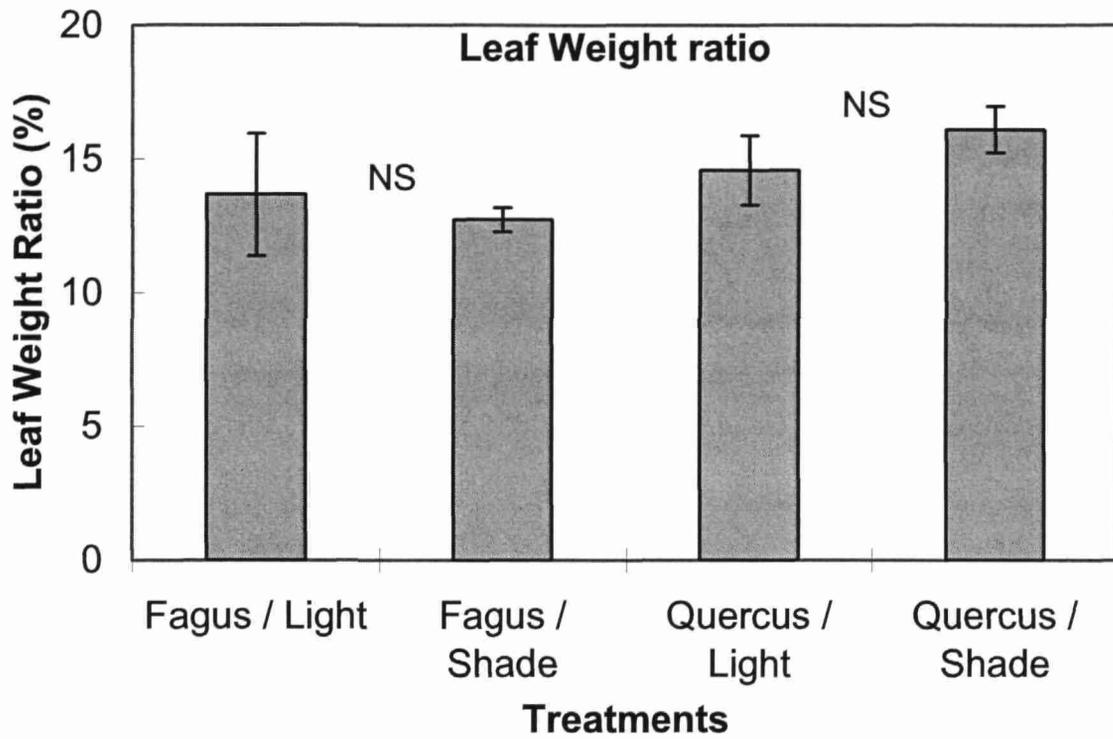


Figure 27 : Expérimentation au centre du Cemagref Clermont-Ferrand. Allocation en biomasse aux feuilles pour des plants de deux ans en fonction de la lumière.

de son parcours) (Farque *et al.*, 2001). Ce type de travail a été réalisé pour le hêtre (Planchais & Sinoquet, 1998) et pour le chêne sessile (Farque *et al.*, 2001). Ces deux études montrent une capacité d'acclimatation architecturale importante des deux espèces, mais leur comparaison est difficile. Un travail en collaboration avec l'INRA PIAF¹ Clermont-Ferrand est en cours pour estimer sur les plants de l'expérimentation réalisée dans les pots de 160 litres le STAR des deux espèces aux deux niveaux de lumière.

Outre les traits morphologiques et architecturaux, les traits physiologiques comme le point de compensation et le taux maximum de photosynthèse sont importants à prendre en compte pour analyser l'efficacité d'utilisation de la lumière. Une comparaison entre *F. sylvatica* et *Q. robur* a montré que le chêne a un taux de photosynthèse net plus fort que le hêtre à tous les niveaux de lumière (Valladares *et al.*, 2002). Les études analysant les traits déterminant les pertes de carbone par les organes non photosynthétiques sont très rares et aucune étude comparative du hêtre et du chêne pubescent n'est disponible. Il est donc difficile d'établir clairement un bilan carboné. Des travaux sont en cours par l'INRA Nancy pour estimer le bilan carboné de jeunes plants.

Déterminants fonctionnels de la mortalité à l'ombre

Pour la mortalité, l'état des connaissances est beaucoup plus restreint (Messier *et al.*, 1999). La première difficulté est de comprendre comment se produit la mort d'un semis à l'ombre. Deux concepts s'affrontent : pour la première (i) la mortalité est le résultat direct du manque de ressources carbonées (voir Figure 29a) qui ne lui permet plus d'assurer les fonctions vitales (respiration, entretien des tissus, ...). Pour la seconde (ii), la mortalité à l'ombre n'est pas le résultat direct du manque de carbone, mais se produit à la suite d'un stress incitatif externe (pathogène, herbivorie, ...). Le manque de vigueur de l'arbre ne lui permet pas de réagir à ce stress externe (voir Figure 29b).

Suivant le modèle de mortalité à l'ombre, les stratégies adaptatives attendues ne sont pas les mêmes. Pour la conception (i) la survie est fonction du maintien d'un bilan carboné positif. Il s'agit de comparer les acquisitions et les pertes de carbone. Les stratégies permettant une acquisition forte du carbone sont globalement identiques à celle maximisant

¹ Physiologie intégrée des arbres fruitiers et forestiers

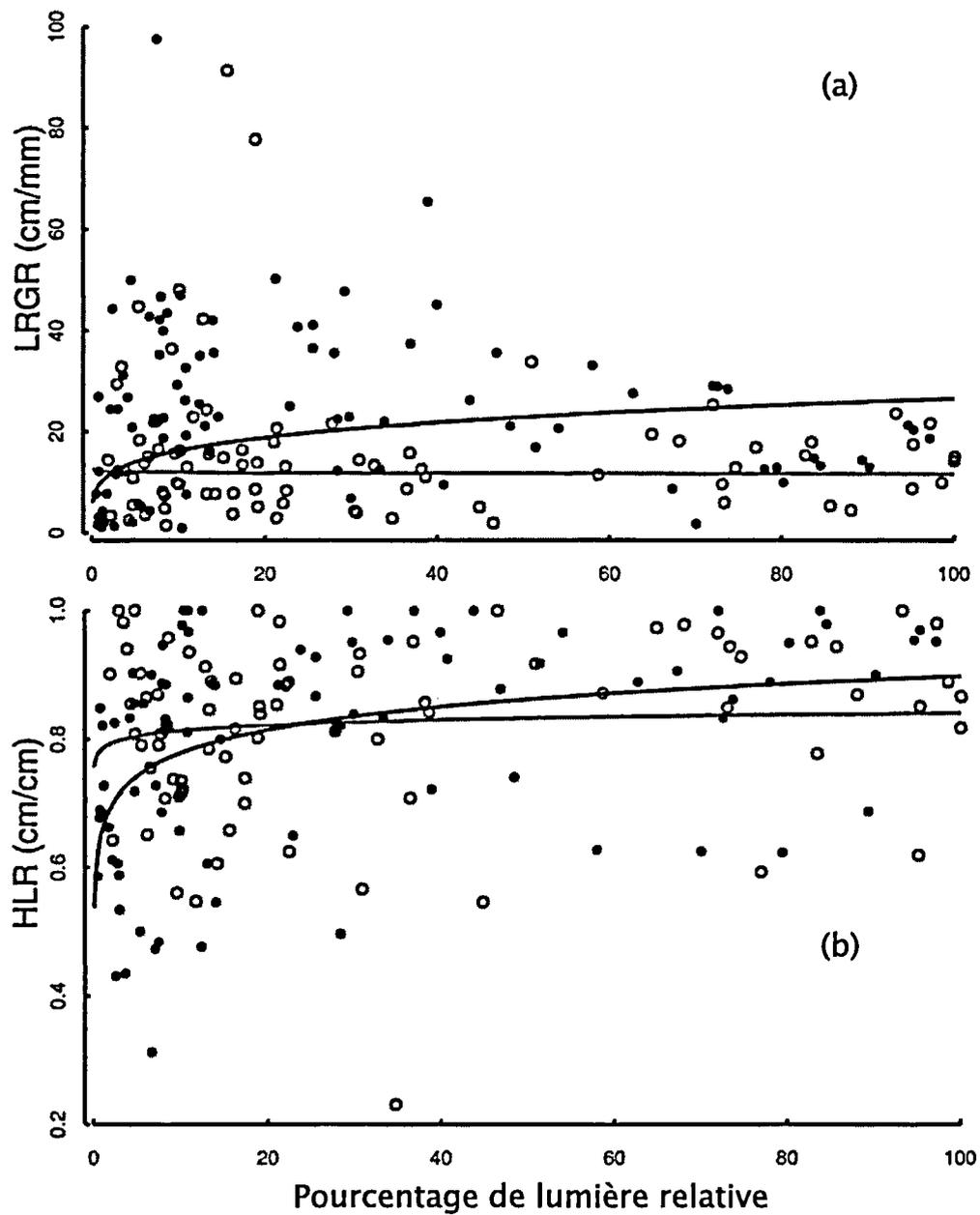


Figure 28 : (a) ratio de la croissance en longueur par la croissance en rayon, en fonction du pourcentage de lumière relative, cercle plein et trait noir : le hêtre ; cercle vide et trait en gris : le chêne. (b) Ratio entre la hauteur verticale et la longueur de la tige principale (même symboles que pour la figure (a)).

la croissance (voir partie précédente). Les stratégies permettant de minimiser les pertes par rapport au gain sont par contre relativement différentes. Messier *et al.* (1999) et King (1990) ont proposé qu'il y ait, pour chaque espèce et pour chaque niveau d'éclairement, une taille maximum permettant le maintien d'un bilan carboné positif. En effet les coûts de maintenance et de construction augmentent avec la taille de la plante du fait de l'augmentation de la proportion des tissus non-photosynthétiques (Givnish, 1988). L'étude des semis *in situ* a montré (voir Figure 28a) qu'à l'ombre, le hêtre diminuait plus que le chêne son investissement à la croissance en hauteur relativement à la croissance radiale. Ceci pourrait montrer que le hêtre investit relativement moins dans les tissus non photosynthétiques à l'ombre que le chêne. Ce serait une stratégie qui lui permettrait de rester sous une taille limite et de conserver un bilan carboné positif (Messier *et al.*, 1999). Cette hypothèse de taille maximum permettant le maintien d'un bilan carboné positif est encore discutée. Elle prédit qu'une croissance trop forte aurait un effet négatif sur la survie. Il a pourtant été montré que pour des semis en sous-bois la probabilité de mortalité décroît avec la classe de taille (Harcombe & Marks, 1983 ; Lorimer *et al.*, 2001). Cette contradiction montre que considérer la mortalité suivant le modèle (i) ou le modèle (ii) change la conception de la tolérance à l'ombre.

Si on se place dans le cadre du modèle de mortalité (ii) l'analyse ne peut plus être limitée au bilan carboné, il est nécessaire de prendre explicitement en compte les stress extérieurs. Une étude récente a par exemple montré l'importance des champignons parasitaires pour la mortalité d'individus peu vigoureux (Cherubini *et al.*, 2002). Dans cette approche, les expérimentations en conditions naturelles deviennent presque indispensables car en conditions contrôlées bon nombre des stress sont éliminés. Dans le cadre de ce modèle, il a été proposé que l'allocation aux réserves carbonées pouvait être une stratégie pour augmenter la survie à l'ombre. Des études (Canham *et al.*, 1999; Kobe, 1997) ont montré une corrélation entre l'allocation aux réserves et la probabilité de survie. Aucune donnée sur l'allocation aux réserves n'est disponible pour des jeunes chênes et des jeunes hêtres (voir (Barbaroux & Breda, 2002; Barbaroux *et al.*, 2003) pour les arbres adultes). Un progrès important sur le concept de tolérance à l'ombre et son déterminisme fonctionnel pourrait être réalisé si on pouvait estimer si la mortalité des semis à l'ombre se produit plus

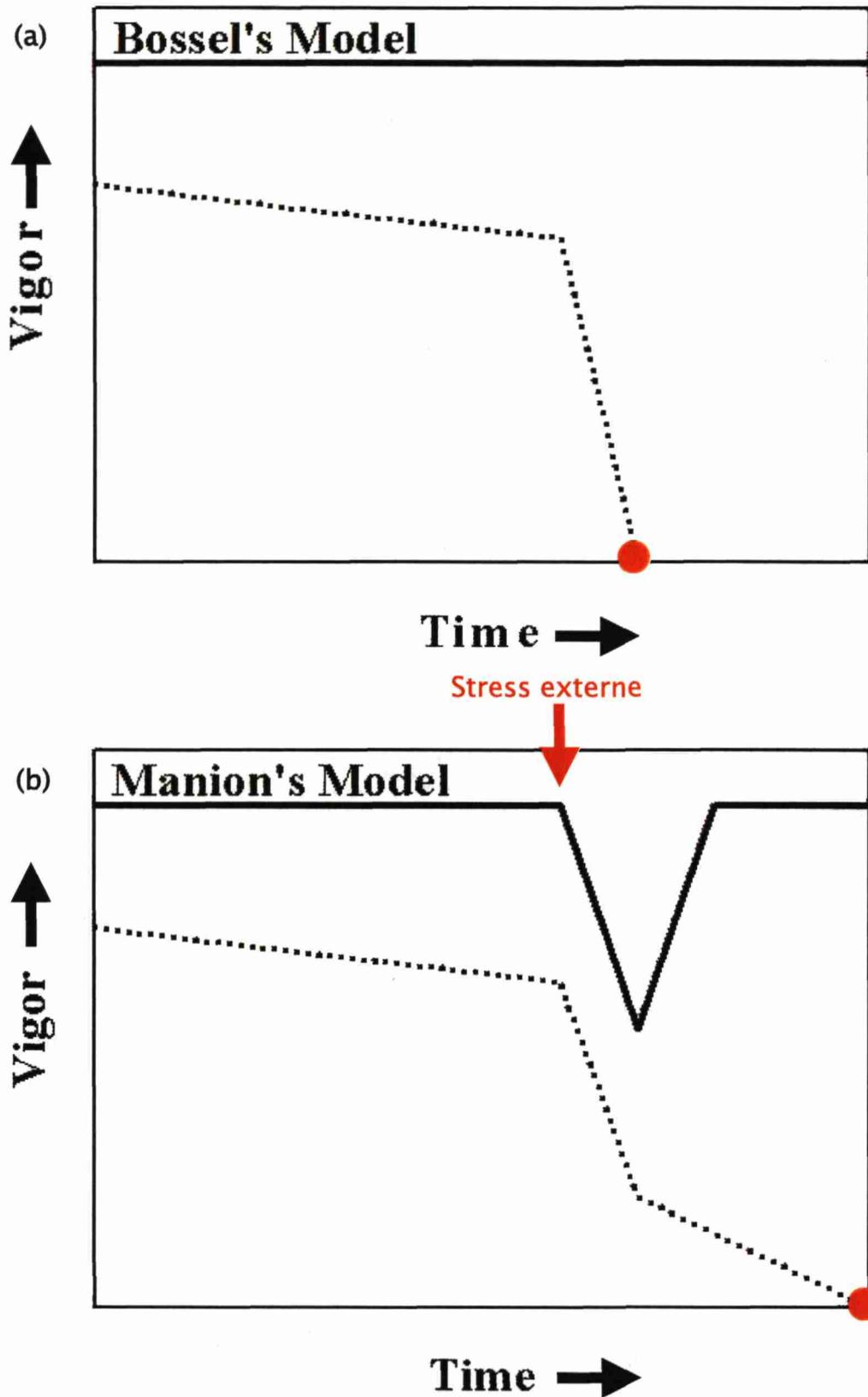


Figure 29 : Modèle théorique de mortalité d'un arbre à un niveau d'ombre trop fort (trait pointillé), par rapport à un arbre à un niveau d'ombre tolérable (trait continu) (d'après [Pederson, 1998 #445]). (a) dans ce modèle, c'est la faible vigueur (bilan carboné négatif) qui conduit à la mortalité. (b) dans ce modèle, la faible vigueur de l'arbre l'empêche de réagir à un stress externe (pathogènes, herbivores, ...).

souvent dans le cadre du modèle (i) ou du modèle (ii). Par ailleurs des informations sur la gestion des réserves à l'ombre des semis et sur le bilan de carbone à l'échelle de l'organisme pourraient permettre de comprendre si la mortalité résulte d'un manque de réserves ou d'un bilan carboné négatif.

Conclusion

La capacité de régénération du hêtre à l'ombre nous amène à considérer que cette espèce pourrait avoir une dynamique importante dans les pinèdes du Larzac où il éliminerait progressivement le pin. Au contraire, le chêne ne pourrait remplacer le pin du moins en l'absence de perturbations majeures. Ceci remet en cause le schéma de succession proposé par Dupias (1966) pour la zone dans la carte de la végétation de France, suivant lequel le chêne serait censé remplacer le pin.

Cette étude est aussi en contradiction avec des études réalisées dans la zone tempérée Nord Américaine qui ont montré que le gradient entre espèces tolérantes, et espèces intolérantes à l'ombre pouvait expliquer la ségrégation de niche entre espèces forestières (Pacala *et al.*, 1996 ; Rees *et al.*, 2001). Notre étude porte uniquement sur deux espèces, mais il est quand même intéressant de discuter de cette contradiction. Elle pourrait provenir de la différence de zone biogéographique : dans la zone péri-méditerranéenne où a été conduite notre étude des facteurs comme le stress hydrique pourraient être beaucoup plus importants que dans des zones tempérées où ont été conduites les études Nord-Américaines. Ce facteur jouerait un rôle important dans la ségrégation de niche en région péri-méditerranéenne. Nous discuterons les différences de tolérance à la compétition herbacée des deux espèces en relation au stress hydrique dans le chapitre 3.

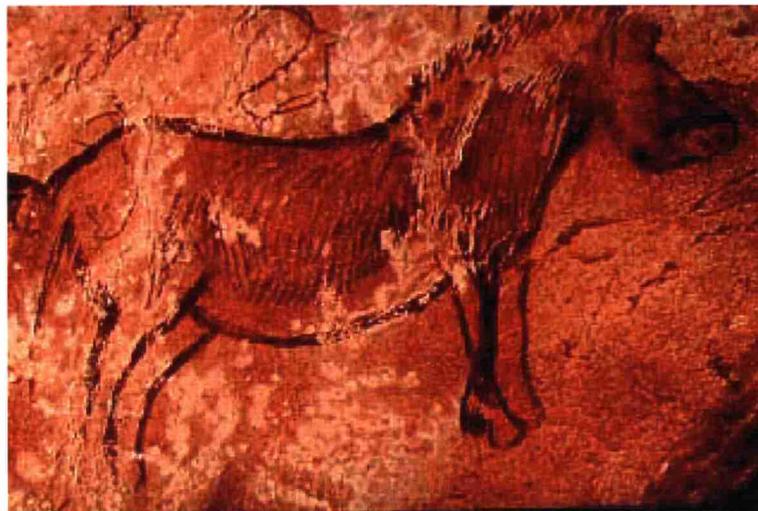
Enfin, il a été proposé que les stratégies face à l'ombre ne pouvaient pas être analysées sur un simple schéma bipolaire « tolérance *versus* intolérance ». Pour Henry & Aarssen (Henry & Aarssen, 2001), il existerait une troisième stratégie : l'évitement de l'ombre. Cette stratégie serait efficace dans les milieux ombragés dans lesquels une croissance en hauteur permet d'accéder rapidement à une lumière plus importante. Le chêne pourrait être assez proche d'une telle stratégie. Ceci est à mettre en relation avec ces capacités de régénération

en buisson (voir (Rousset, 1999; Rousset & Lepart, 1999, 2000, 2003) et le chapitre 3), qui est un milieu où cette stratégie serait efficace.

Chapitre 3 :

La régénération dans les parcours abandonnés

Annexes correspondantes : 2.1 et 3.1



«In 1627, the last specimen of aurochs, a cow, died in Poland. The last tarpan was captured around 1860 in Ukraine and died in 1887 in Moscow zoo. Elsewhere in the world, wild forms of domesticated species have become extinct as well. » Vera 2000

« *Livestock in Europe functioned as modern analogies of their wild ancestors* » Vera 2000

Introduction

Après l'extinction de la plupart des grands mammifères herbivores du Pléistocène (mammouths, mastodontes, chameaux, ...), l'Auroch, le Tarpan, les chevreuils et le bison d'Europe disparaissent avec le développement de l'élevage par les populations humaines. Selon Vera (2000), quand ces grands herbivores étaient présents, la végétation était dominée par des pelouses envahies par les buissons où la régénération des arbres était fréquente. Selon Bakker *et al.* (2004) les milieux soumis au pâturage des animaux domestiques pourraient permettre d'analyser les stratégies de régénération qui étaient importantes dans ces milieux naturels disparus.

De nombreuses espèces de buissons présentent des adaptations au pâturage par les grands herbivores (épines de *Prunus spinosa*, feuilles piquantes de *Juniperus communis*, ou composés chimiques alcaloïdes de *Buxus sempervirens*, Atta-ur-Rahman *et al.*, 1991...). La présence de ces buissons peut faciliter l'installation des arbres en les protégeant du pâturage. Ce mécanisme permettrait aux arbres de s'installer dans un milieu pâturé. Pour les arbres décidus, une association spatiale entre jeunes arbres et buissons peu palatables est généralement considérée comme la conséquence de cet effet de protection contre les herbivores par les buissons (Bakker *et al.*, 2004 ; Callaway, 1995 ; Castro *et al.*, 2004; Olf *et al.*, 1999 ; Rousset & Lepart, 1999). Rousset & Lepart (1999 ; 2000) ont montré l'importance de ce mécanisme pour l'installation du chêne pubescent dans les parcours abandonnés du Larzac. Il est probablement aussi impliqué dans l'installation du hêtre qui est une espèce palatable. Cependant, le hêtre semble beaucoup moins dynamique que le chêne dans ce type de milieu (Dufour, 2000). Si, comme le propose Vera, ce type de régénération était fréquent dans le modèle de dynamique de végétation dominant avant le début des perturbations humaines, les arbres pourraient avoir des stratégies adaptées à la régénération sous buisson.

L'herbivorie n'est pas la seule contrainte pour la régénération dans ce type de milieu. Les herbacées de la pelouse forment un tapis dense compétitif pour l'eau et les nutriments des premiers horizons et parfois pour la lumière. Elles constituent une contrainte forte pour l'installation des arbres décidus (Davis *et al.*, 1998 ; Jurena & Archer, 2003; Peltzer & Köchy, 2001) et plus particulièrement pour les plantules dont le système racinaire est en compétition directe avec elles dans les horizons supérieurs du sol. Cette compétition est très différente de celle exercée par les herbacées forestières dans les trouées. Les graminées des pelouses sont en effet des espèces extrêmement compétitives, installées depuis longtemps, en un couvert dense et continu. Les stratégies de croissance et d'architecture racinaire des plantules et des semis sont déterminantes pour la capacité à tolérer la compétition des herbacées (Jurena & Archer, 2003; Pallardy & Rhoads, 1993).

La dynamique de régénération des deux espèces dans ces pelouses serait donc la résultante des processus facilitatifs et des processus compétitifs.

Les buissons interviennent donc de deux façons dans la régénération des arbres :

- ils assurent une protection contre les herbivores ;
- en interceptant la lumière et éventuellement en consommant de l'eau ou des éléments nutritifs, ils ont un effet négatif à la fois sur les herbacées et sur les plantules d'arbre. Comme les herbacées ont un effet négatif sur l'installation des arbres, la combinaison de ces interactions peut aboutir à un effet facilitatif indirect (Levine, 1999) du buisson sur les plantules d'arbre. La Figure 30 présente un schéma d'interaction entre trois espèces. L'espèce A limite l'effet compétitif de C sur B. Si cet effet positif indirect est plus important que l'effet négatif direct de A sur B, alors il y a un effet facilitatif indirect (flèche en pointillées). L'existence de ce type d'effet est prédit par des modèles théoriques (Levine, 1976) mais a rarement été testé sur un système naturel (voir cependant Li & Wilson, 1998 ; Pages & Michalet, 2003; Pages *et al.*, 2003 ; Siemann & Rogers, 2003). Dans les pelouses, les buissons pourraient avoir un effet facilitatif indirect sur l'installation des jeunes arbres en limitant la compétition des herbacées par leur ombrage. Les stratégies d'installation du hêtre et du chêne doivent donc être

analysées à la lumière des facteurs déterminant l'existence d'un effet facilitatif ou compétitif. En particulier, la tolérance à l'ombre et la capacité à faire face à la compétition des herbacées sont déterminantes. Ce dernier point qui est à analyser en fonction des stratégies d'exploration racinaire pourrait être fondamental pour la niche de régénération des espèces dans le modèle de dynamique de la végétation de Vera.

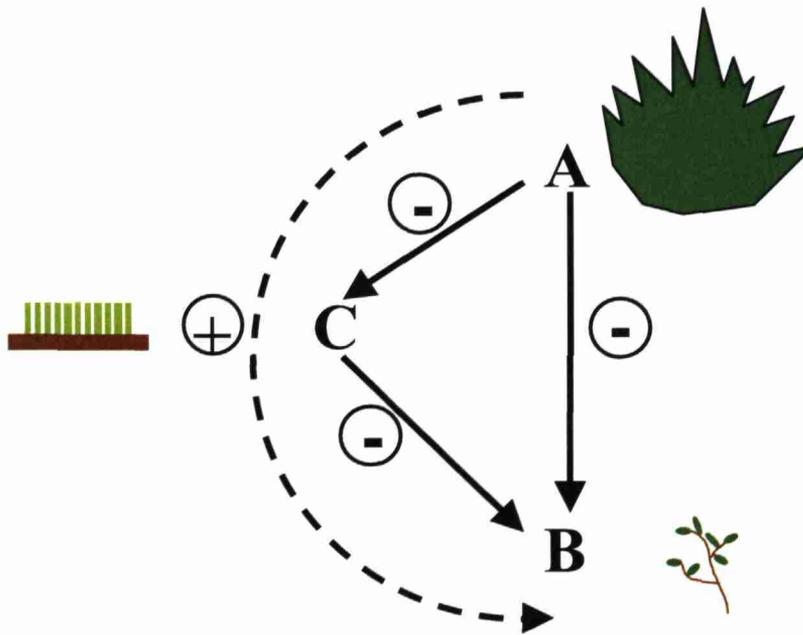


Figure 30: L'effet facilitatif indirecte (flèche pointillée). Dans un système avec trois espèces (A, B et C) en compétition (flèches continues). D'après Levine (1999).

Dans ce chapitre, nous allons analyser si, en l'absence d'herbivores, il existe un effet facilitatif des buissons sur l'installation des semis. Ensuite nous testerons si un effet facilitatif indirect des buissons par une limitation de la compétition herbacée est présent. Enfin nous discuterons l'importance des traits d'histoire de vie des deux espèces pour comprendre leur dynamique dans ces milieux, en s'intéressant surtout à la tolérance à la compétition des herbacées.



Figure 31 : Expérimentation sur l'installation en pelouse et en buissons(a) vue générale de la zone d'expérimentation. (b) un bloc sous buis. (c) un bloc en pelouse.

Patrons spatiaux de la régénération

La première approche généralement utilisée pour montrer l'existence de processus facilitatifs consiste à tester l'existence d'une association spatiale entre l'espèce facilitée et l'espèce facilitatrice (Callaway, 1995). Rousset & Lepart (Rousset & Lepart, 1999) ont montré l'existence d'une telle association spatiale entre le chêne pubescent et les buissons de buis et de genévrier sur le Causse du Larzac. Dolezal *et al.* (2004) ont montré une association spatiale entre le hêtre et des buissons (buis) dans les Pyrénées. Lors d'une étude des processus de dispersion et de leurs interactions avec les buissons, nous avons cartographié les buissons de 3 zones de plus de 1 hectare, et dénombré les semis de chêne et de hêtre de moins de 20 ans dans ces buissons et dans la pelouse (voir chapitre 4 et annexe 3.2). Cette cartographie nous a permis de calculer le nombre de semis par unité de surface de pelouse ou de buissons. En moyenne sur les 3 placettes, la densité est pour les chênes en pelouse de $1.7 \cdot 10^{-3}$ individus/m² et sous buissons de $1.5 \cdot 10^{-1}$ individus/m², et pour le hêtre en pelouse de $1.4 \cdot 10^{-4}$ individus/m² et sous buissons de $6.2 \cdot 10^{-2}$ individus/m². Pour les deux espèces, la densité est donc beaucoup plus forte sous buissons que en pelouse. La différence entre les deux types de milieu est particulièrement marquée pour le hêtre. Tout comme l'étude de Rousset & Lepart (1999), notre étude a été conduite dans des pelouses soumises à un pâturage. La facilitation de l'installation des arbres peut donc être expliquée par un effet de protection contre le pâturage. Il nous semble cependant que les patrons spatiaux d'installation des deux espèces peuvent aussi être largement influencés par l'effet compétitif des herbacées. Pour tester l'effet des buissons sur l'installation des deux espèces en absence d'herbivore, nous avons donc mis en place une expérience excluant l'effet des herbivores.

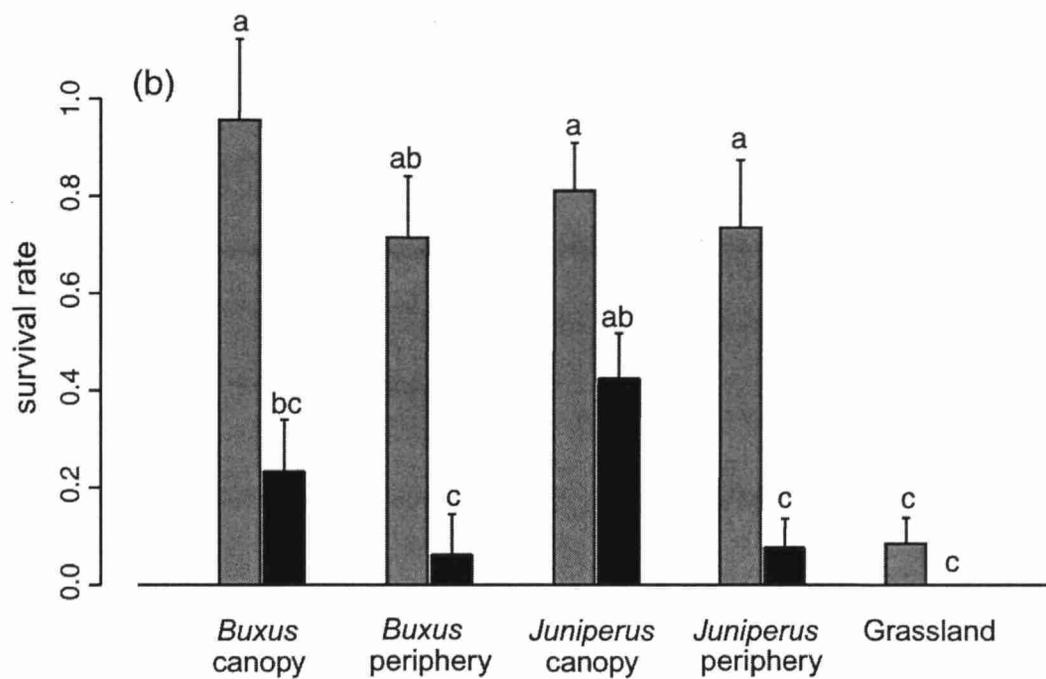


Figure 32 : Taux de survie du chêne (gris) et du hêtre (noir) en pelouse, sous la canopée de buis, ou en périphérie, et sous la canopée de genévrier, ou en périphérie.

Variabilité du taux de survie dans les pelouses

Annexe 2.1

Des glands de chênes et des faines de hêtre ont été plantés en pelouse, sous la canopée ou dans la périphérie de buissons de buis ou de genévrier. Sept réplicats de chaque microhabitat ont été sélectionnés, et pour chaque réplicat 10 graines de chaque espèce ont été plantées (voir annexe 2.1, Figure 31). Les graines ont été protégées contre la prédation et l'herbivorie par une cage en grillage fin. Nous avons suivi individuellement l'émergence et la survie durant une saison de végétation. Le taux de survie diffère clairement entre la pelouse et la canopée des buissons (Figure 32). La survie est nulle pour le hêtre en pelouse et très faible pour le chêne. La compétition des herbacées semble donc être une contrainte très forte pour l'installation. Il faut cependant noter que les conditions climatiques extrêmes de l'année 2003 sont à prendre en considération pour expliquer cette très faible survie. En effet, le taux de survie du chêne en pelouse l'année précédente dans des conditions climatiques moins sèches est notablement plus important (de l'ordre de 40% dans l'expérimentation B de l'annexe 2.1, voir aussi le paragraphe suivant).

Pour le hêtre, le taux de survie est par contre toujours nul. La survie du chêne en pelouse serait plus ou moins faible suivant les conditions climatiques de l'année, alors que pour le hêtre elle serait toujours nulle. L'existence d'événements d'installation même rares pour le chêne, est très importante pour la dynamique à long terme. Dans le même temps, la survie du hêtre semble nulle en pelouse et très faible en périphérie des buissons mais elle est non négligeable sous la canopée des buissons (buis ou genévrier). Pour le chêne, la survie est forte sous la canopée des buissons (beaucoup plus forte que pour le hêtre), reste importante en périphérie des buissons et est généralement faible dans la pelouse.

Les buissons sont donc des microsites privilégiés pour l'installation des deux espèces. La quasi-totalité des individus qui s'installent dans les pâturages abandonnés, le font dans des buissons. La réaction aux interactions avec les buissons de chacune des deux espèces

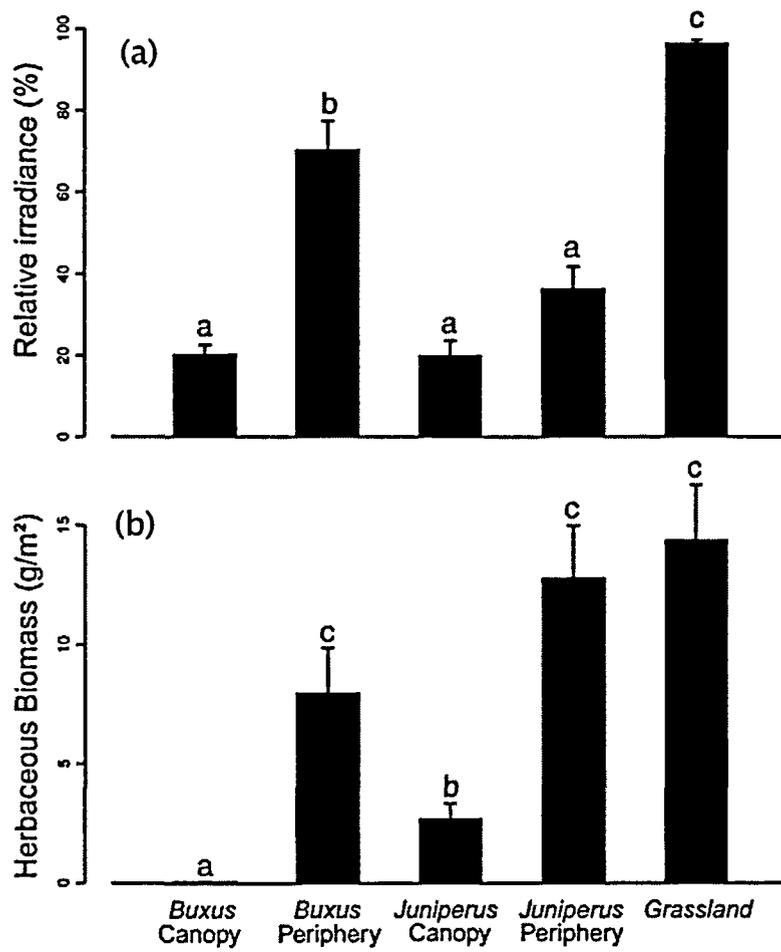


Figure 33 : (a) pourcentage d'éclairage relatif, (b) biomasse herbacée, en pelouse, sous la canopée de buis, ou en périphérie, et sous la canopée de genévrier, ou en périphérie.

d'arbre est donc déterminante pour leur dynamique. La zone où l'installation est possible est clairement plus grande pour le chêne que pour le hêtre, et sa survie y est meilleure.

L'effet facilitatif des buissons sur la survie pourrait être lié à l'existence d'un effet de facilitation indirecte avec une limitation de la compétition des herbacées par ombrage. Pour tester si cet effet est impliqué dans le processus de facilitation, nous avons mesuré l'éclairement sous la canopée et en périphérie des buissons avec des photographies hémisphériques. Sous la canopée des buissons, le pourcentage d'éclairement relatif est assez faible (Figure 33a). Nous avons donc analysé la biomasse herbacée dans chacun des microsites sur une surface de 0,3 m². La biomasse sèche herbacée (herbacée vivante sans la litière et les mousses) est représentée sur la figure 33b. La biomasse est significativement plus faible sous buissons.

Importance de la compétition avec les herbacées et facilitation indirecte

Annexe 2.1

Pour analyser l'importance de l'effet compétitif des herbacées en pelouse et pour tester l'existence d'un effet positif indirect, nous avons réalisé une expérimentation en manipulant la compétition herbacée et la lumière. Nous avons analysé l'émergence et la survie de hêtre et de chêne, soit dans la pelouse intacte, soit sur sol nu (élimination de toutes les herbacées). Ces deux modalités (herbacée et non herbacée) ont été croisées avec le facteur lumière avec deux modalités, pleine lumière (Lumière) ou ombrage simulé par une toile à ombrer (pourcentage de lumière transmise : 18%). Dans chacun des quatre niveaux (herbacée-lumière, herbacée-ombre, non herbacée-lumière et non herbacée-ombre), 6 réplicats ont été établis dans une pelouse (6 blocs). L'ensemble de la zone a été protégé contre les troupeaux par une clôture et chaque bloc a été protégé contre la prédation des rongeurs par une cage en grillage (voir annexe 2.1, et la figure 34). Nous avons suivi l'émergence, la survie et la croissance des semis pendant une saison de végétation.

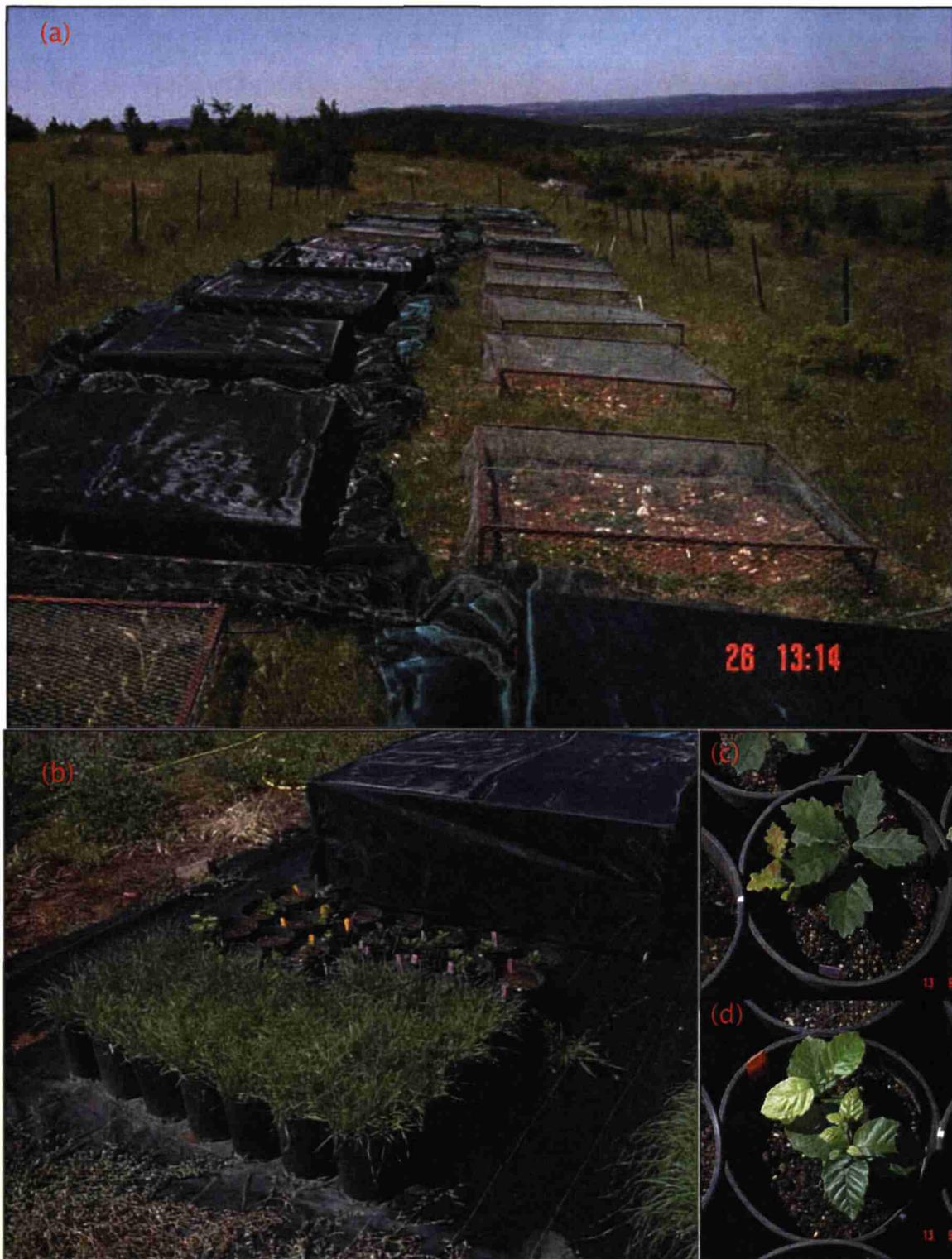


Figure 34 : (a) vue générale de l'expérimentation sur la compétition herbacée et l'effet indirect. (b) un bloc en condition pleine lumière de l'expérimentation en conditions contrôlées sur les traits des semis au terrain d'expérimentation du CEFE. (c) un semis de chêne. (d) un semis de hêtre.

L'expérimentation a dû être interrompue en août durant la deuxième saison de végétation suite à du vandalisme sur le site expérimental. Pour estimer l'effet compétitif ou facilitatif des traitements, nous avons calculé un indice de l'intensité relative de la compétition (RCI) comme proposé par Markham & Chanway (1996). Nous avons calculé, pour chaque bloc, l'indice de l'intensité relative de la compétition des herbacées sur la survie à l'ombre ou en plein lumière comme suit :

$$RCI_{\text{herbacée}} = (S_{\text{non herbacée}} - S_{\text{herbacée}}) / \max(S_{\text{non herbacée}}, S_{\text{herbacée}})$$

avec, S le taux de survie de ce traitement dans ce bloc.

Comme proposé par Pages *et al.* (2003), nous avons ensuite calculé l'indice de l'intensité relative de la compétition de l'ombre sur la survie avec ou sans herbacées.

$$RCI_{\text{ombre}} = (S_{\text{pleine lumière}} - S_{\text{ombre}}) / \max(S_{\text{pleine lumière}}, S_{\text{ombre}})$$

avec, S le taux de survie de ce traitement dans ce bloc.

Le RCI varie de -1 à + 1. Un indice positif indique un effet compétitif et un indice négatif indique un effet facilitatif. Un effet de facilitation indirecte se traduirait par un effet compétitif des herbacées à l'ombre et à la lumière (RCI positif), et un effet facilitatif de l'ombre en présence d'herbacées (RCI négatif), mais pas d'effet facilitatif de l'ombre sans herbacées. Si il y a un effet de facilitation de l'ombre sans herbacées, c'est que l'effet facilitatif de l'ombre est direct et non indirect.

Les résultats obtenus sont présentés sur la figure 35. Les herbacées ont un fort effet compétitif sur la survie des deux espèces en pleine lumière. Ceci confirme bien que la survie faible en pelouse est le résultat de la compétition herbacée et non d'une trop forte intensité lumineuse. L'humidité du sol est particulièrement faible dans le facteur herbacée lumière (Figure 35c), de plus la majorité des plantules sont mortes (feuilles séchées) en été durant les périodes de sécheresse maximum. La mortalité est probablement liée au stress hydrique, mais un effet de la compétition pour les nutriments du sol ne peut pas être exclu. Les deux types de compétition : pour l'eau ou pour les nutriments, ne sont pas mutuellement exclusifs. Une étude, en conditions contrôlées, de la compétition des herbacées (Coll *et al.*, 2004) sur des jeunes plants de hêtre a en effet montré qu'il existait à la fois une compétition pour l'eau et une compétition pour les nutriments (azote). On peut donc proposer que les

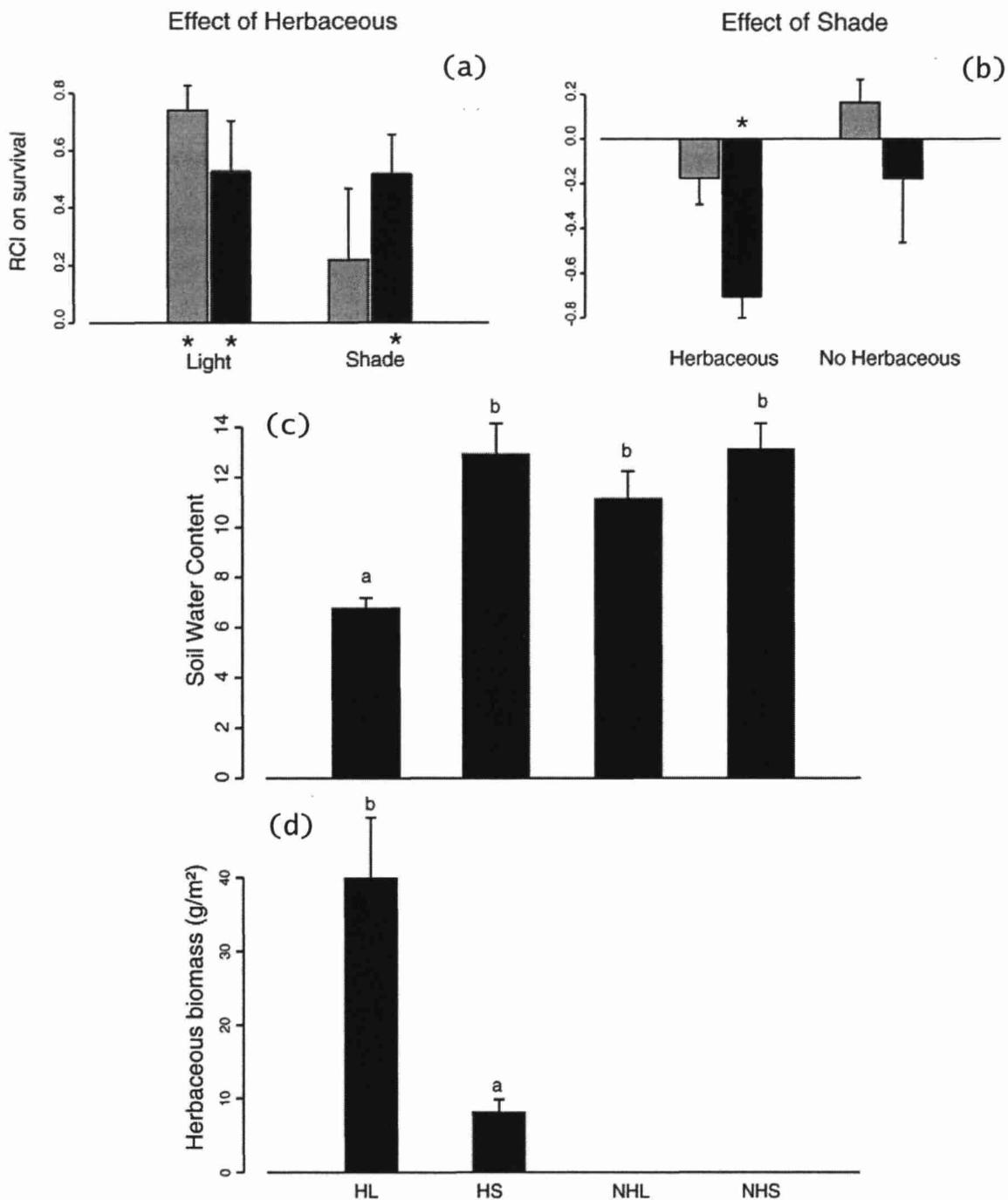


Figure 35 : (a) indice de l'intensité relative de la compétition (RCI) des herbacées à l'ombre ou à pleine lumière, pour le chêne (gris) et pour le hêtre (noir). Les étoiles indiquent que le RCI est significativement différent de zéro (test sur les rangs de Wilcoxon). (b) indice de l'intensité relative de la compétition (RCI) de l'ombre en présence d'herbacées ou en sol nu, légende identique. (c) humidité volumique relative du sol moyenne dans les 4 traitements (HL : herbacée lumière, HS : herbacée ombre, NHL : non herbacée lumière, NHS : non herbacée ombre). Les lettres indiquent les groupes significativement différents d'après une comparaison multiple de Tukey. (d) biomasse herbacée moyenne dans les 4 traitements, légende identique.

herbacées sont en compétition pour l'eau et pour les nutriments avec les arbres, mais que la mortalité des jeunes plantules est principalement liée à la compétition pour l'eau.

La figure 35b montre que l'ombre a un effet facilitatif sur la survie du hêtre uniquement en présence d'herbacées. Ceci indique donc que l'ombre a un effet de facilitation indirecte, en limitant la compétition des herbacées. La compétition des herbacées est limitée à cause d'une moins grande biomasse (Figure 35d), mais il est aussi possible que l'ombre diminue en plus la demande évaporative des herbacées (et les plantules) et donc le stress hydrique. Pour le chêne, par contre, il n'y a pas d'effet de facilitation indirecte de l'ombre pour la survie. Ceci peut s'expliquer par une plus grande tolérance à la compétition herbacée du chêne (ou au stress hydrique) (Cochard *et al.*, 1992; Cochard *et al.*, 1999; Harmer, 1996). Si l'effet compétitif de l'espèce C sur le schéma 29 est moins fort, alors l'existence d'un effet facilitatif indirect est moins probable.

L'existence d'un effet de facilitation indirect pour l'installation de jeunes arbres passant par la limitation de la compétition des herbacées a déjà été mis en évidence avec d'autres espèces pour la survie (Li & Wilson, 1998) et pour la croissance (Siemann & Rogers, 2003). Deux études précédentes n'ont pas montré d'effet indirect de l'ombre sur la survie et la croissance du hêtre dans des forêts des Alpes Françaises dominées soit par un tapis de *Molinia caerulea* L. (Pages & Michalet, 2003) soit par des espèces herbacées de la mégaphorbiaie (Pages *et al.*, 2003). Dans ces deux études, l'ombre a eu un effet négatif additif. Ce résultat peut s'expliquer de différentes manières. Premièrement, les herbacées compétitrices sont différentes. Ces herbacées de sous bois peuvent être moins compétitives pour l'eau (figure 30, effet de C sur B) et plus tolérantes à l'ombre (effet de A sur C) que les herbacées des pelouses des causses. Deuxièmement, cette étude n'a pas été réalisée en plantant des graines et en les suivant après leur germination, mais avec des plants plus âgés issus de pépinière. Il est possible que l'effet de facilitation indirect existe uniquement au stade plantule qui est extrêmement sensible. Les plants issus de pépinières présentent généralement une biomasse et un système racinaire développé qui pourrait conduire à une plus grande tolérance à la compétition avec les herbacées (voir cependant Coll *et al.*, 2003). Un effet facilitatif peut se transformer avec le stade de vie en un effet compétitif (Rousset & Lepart, 2000). Une dernière explication pourrait résider dans la différence de zone

macroclimatique (précipitations plus abondantes en été dans les Alpes) (Holmgren *et al.*, 1997). Suivant l'importance du stress hydrique estival, l'effet de la compétition des herbacées pourrait être plus ou moins important, la facilitation étant plus fréquente dans les milieux stressants (Callaway *et al.*, 2002).

Tolérance à la compétition herbacée et stratégie racinaire

Annexe 2.1

Les traits fonctionnels qui permettent d'expliquer les différences de tolérance à la compétition herbacée des deux espèces sont soit des traits morphologiques, soit des traits physiologiques. L'allocation de biomasse aux racines, la croissance, la morphologie et l'architecture racinaires sont considérées comme déterminantes pour la tolérance à la compétition herbacée dans des conditions de stress hydrique (Pallardy & Rhoads, 1993).

Pour étudier les traits racinaires des plantules de chêne et de hêtre, nous avons réalisé une expérimentation en pots sur le terrain d'expérience du CEFE (CNRS-Montpellier) afin de pouvoir accéder facilement au système racinaire. Sur le terrain, l'extraction du système racinaire était impossible car des racines poussaient dans des fissures du substrat calcaire. Des graines de hêtre ou de chêne ont été semées dans des pots de 5 litres, où un couvert de *Bromus erectus* avait été installé ou non. *Bromus erectus* est une des graminées pérennes dominantes des pelouses du site expérimental du Causse du Larzac. Après émergence des semis de hêtre ou de chêne, les pots ont été placés sous une ombrière (éclairage relatif de 18 %) ou en pleine lumière en 5 blocs (voir la figure 34bcd). Chaque bloc était constitué de 12 pots pour chaque traitement (soit un total de 480 pots, voir annexe 2.1 pour plus d'information sur le protocole). A la fin de la saison de végétation, les individus ont été prélevés et les traits morphologiques mesurés (voir annexe 2.1). Le système racinaire a été séparé, lavé puis scanné. L'architecture et la morphologie de l'ensemble du système racinaire ont été analysés à partir de l'image avec le logiciel WinRHIZO™.

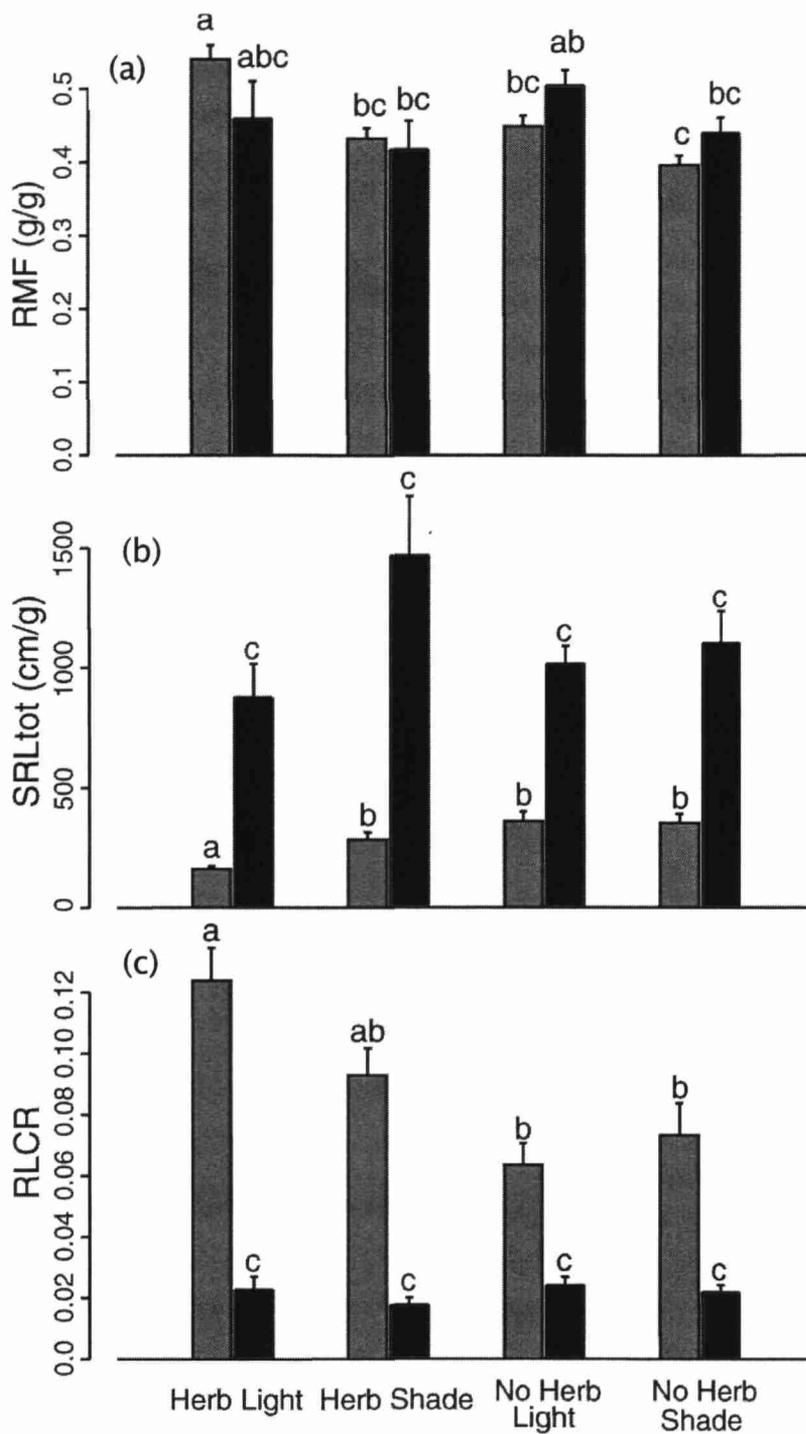


Figure 36 : (a) Allocation en biomasse au racine. (b) Longueur racinaire spécifique. (c) Longueur des racines de plus de 2,5 mm de diamètre.

Les résultats montrent que le chêne est caractérisé par une longueur racinaire spécifique (SRL, rapport entre la longueur du système racinaire et sa biomasse sèche) très faible par rapport au hêtre (Figure 36). Le chêne a donc un système racinaire moins ramifié que le hêtre. Ceci résulte principalement du fort investissement du chêne dans un pivot de large diamètre et long (Figure 36, une grande longueur des racines de plus de 2.5 mm de diamètre). La mise en place d'un important système racinaire avec un gros pivot par une plantule est possible pour le chêne grâce à l'important apport du gland (Frost & Rydin, 1997). Pour l'échantillon de graines utilisé dans cette expérimentation, la masse moyenne des graines de chêne est de 3,06 grammes, et celle du hêtre de 0,26 grammes. Il y a donc plus d'un facteur dix entre la masse d'une graine des deux espèces. En pleine lumière le chêne a aussi un investissement dans la biomasse racinaire plus fort en présence d'herbacées qu'en sol nu. La morphologie racinaire du chêne, lui permet donc d'échapper à la compétition des herbacées en développant rapidement un système racinaire dans les horizons profonds (Lucot *et al.*, 1995 ; Thomas, 2000). Le chêne aurait donc une stratégie racinaire qui correspond à l'évitement de la sécheresse (*drought avoidance*) (Harmer, 1996 ; Pallardy & Rhoads, 1993 ; Scholes & Archer, 1997). Le chêne développe, après la germination, un large système racinaire avant de développer son système aérien et de mettre en place des feuilles, alors que le hêtre développe beaucoup plus rapidement son système aérien. Cette différence de séquence de développement confère aussi un avantage au chêne, car un large système racinaire existe déjà quand les premières feuilles se mettent en place. La morphologie du système racinaire du hêtre est très ramifiée et il explore principalement les premiers horizons là où la densité de racine d'herbacées est la plus importante. Ceci expliquerait sa faible tolérance à la compétition des herbacées (Curt & Prévosto, 2003a, b). Cette stratégie pourrait par contre être efficace pour maximiser l'absorption d'azote dans les écosystèmes forestiers, puisque l'azote est concentré dans les horizons supérieurs (Lamont, 2003; Sobrado, 1991).

Les traits physiologiques expliquent aussi une part importante des différences de tolérance à la compétition herbacée. En effet, si on compare la courbe de vulnérabilité du hêtre et du chêne pubescent (Cochard *et al.*, 1992; Cochard *et al.*, 1999), le chêne est clairement plus tolérant a des potentiels hydriques faibles. Les chênes peuvent être

considérés comme résistants au stress hydrique (Cochard *et al.*, 1992). *Q. pubescens* est particulièrement tolérant à cause de sa faible vulnérabilité et de sa forte conductivité spécifique foliaire (Cochard *et al.*, 1992). Le caractère pubescent des feuilles de cette espèce de chêne a aussi parfois été analysé comme une adaptation à la sécheresse (Thomas, 2000). Les différences de surface foliaire spécifique (SLA) peuvent aussi expliquer une partie des différences de tolérance au stress hydrique entre les deux espèces.

Conclusion

Le chêne a une dynamique d'installation beaucoup plus forte que le hêtre dans les pelouses envahies par des buissons. Cette différence est principalement due à une différence de tolérance à la compétition des herbacées au stade plantule. La différence de dynamique entre espèces de fin de succession comme le hêtre et espèces de milieu de succession comme le chêne est généralement attribuée à des différences de tolérance à l'ombre. Dans le chapitre 2, nous avons montré que le facteur lumière ne permettait pas d'expliquer une différenciation de niche entre les deux espèces au stade semis, le hêtre ayant un avantage en terme de survie et de croissance à tous les niveaux d'éclairement. Cet avantage n'existe plus au stade plantule comme le montre la figure 35b puisque, pour les deux espèces, la lumière n'a pas d'effet sur la survie en l'absence d'herbacée. Il existe par contre à ce stade une très forte différence de tolérance à la compétition herbacée. Cette différence pour la niche de régénération est déterminante si on resitue la dynamique des espèces forestières dans le modèle de Vera. En effet l'avantage en terme de tolérance à la compétition herbacée du chêne lui permet non seulement de s'installer dans la pelouse (souvent à un taux faible) alors qu'aucune régénération n'y est possible pour le hêtre. Cela lui permet aussi de s'installer sur une plus grande proportion de la surface des buissons et en particulier dans la périphérie où il est possible d'accéder plus rapidement à la lumière. Le hêtre s'installe lui uniquement dans la zone centrale du buisson où la densité d'herbacées est très faible. Comme les buissons sont les principaux sites de régénération quand la pression des herbivores est forte, ces différences sont déterminantes pour la dynamique de nos deux espèces.

La tolérance à la compétition herbacée au stade plantule est rarement prise en compte pour décrire les niches de régénération des arbres forestiers. C'est pourtant un élément important. En particulier, le compromis classiquement considéré pour expliquer les différences entre espèces de fin et de début de succession (Rees *et al.*, 2001), entre une croissance en hauteur forte à pleine lumière ou une survie forte à l'ombre, n'est pas forcément général. Prendre en compte en plus la compétition herbacée permet d'expliquer plus clairement la différence de place dans la succession. Les espèces de fin de succession ne seraient donc pas toujours exclues des stades pionniers par une moindre croissance en pleine lumière (Rees *et al.*, 2001) ou par un effet de photo-inhibition (Valladares *et al.*, 2002), mais le sont parfois à cause d'une faible tolérance de la compétition des herbacées. Un compromis entre les stratégies maximisant la survie en situation de compétition avec les herbacées et les stratégies maximisant la survie à l'ombre est possible. Par exemple, une allocation importante aux racines est efficace face à la compétition des herbacées mais pas à l'ombre. Par ailleurs, une forte tolérance au stress hydrique est corrélée à un bois de forte densité (Cruziat *et al.*, 2002), la forte densité limitant la vitesse de croissance.

Une perspective importante consisterait à analyser la régénération en buissons à un stade plus avancé que celui de plantules. Rousset & Lepart (2000) ont montré que si les buissons avaient un effet facilitatif dans les premiers stades, l'effet est négatif pour les stades suivants (ombrage limitant la croissance). Il est possible que les espèces aient développé des stratégies pour limiter cet effet négatif. Nous avons par exemple proposé dans le chapitre 2 que le chêne pourrait avoir une stratégie d'évitement de l'ombre. Un investissement fort dans la croissance en hauteur pourrait être très efficace dans les buissons car la canopée du buisson est proche des semis. Ceci permettrait au chêne d'atteindre rapidement la pleine lumière. Enfin l'architecture du chêne pourrait être adaptée à un accès rapide à la lumière. Par exemple, les semis présentent généralement un angle important à la base par rapport à la verticale, ceci pourrait leur permettre de sortir rapidement de la canopée du buisson par le côté. Le hêtre a lui au contraire une croissance complètement verticale au stade semis, et ne semble pas pouvoir modifier son architecture aussi fortement que le chêne pour accéder à la lumière.

Chapitre 4

Importance des processus de dispersion

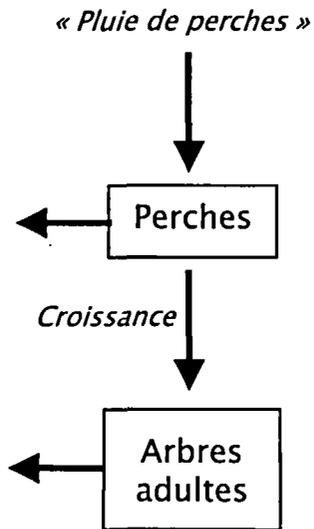
Annexes correspondantes : 3.1 et 3.2



CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

« All models are wrong – but some are useful. » George E. P. Box

Modèles avec immigration de perches



Modèles avec prise en compte de la pluie de graines

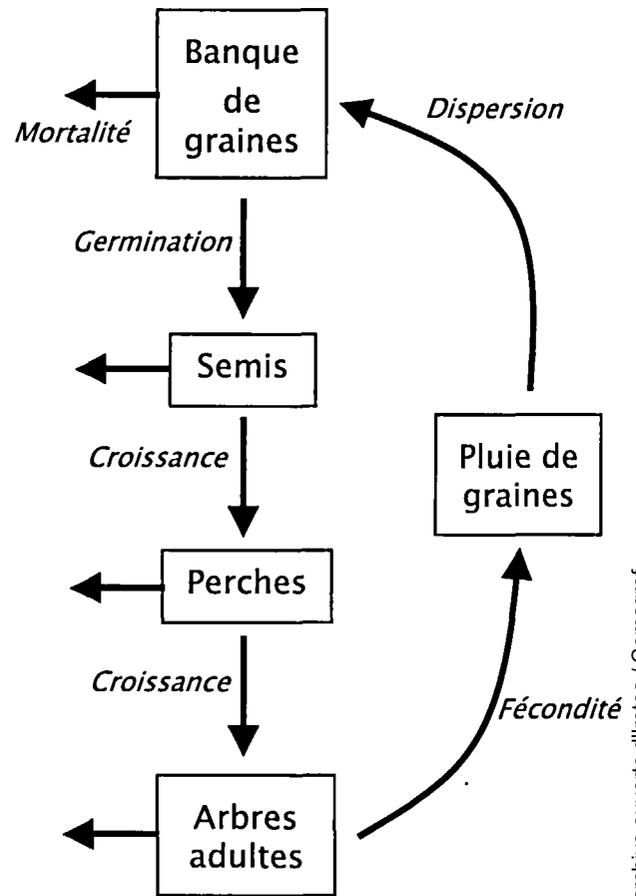


Figure 37 : Deux visions du processus de recrutement dans la dynamique forestière, d'après Clark *et al.* (1999).

Introduction

La dispersion joue un rôle important dans la dynamique des populations forestières (Clark *et al.*, 1998b ; Harper, 1977 ; Howe & Miriti, 2000 ; Howe & Smallwood, 1982 ; Hubbell *et al.*, 1999 ; Nathan & Muller-Landau, 2000). Elle permet la colonisation de nouveaux habitats et contribue ainsi à modifier la succession, la dynamique des paysages ou la biodiversité (Wang & Smith, 2002). De plus la dispersion fixe les patrons spatiaux initiaux pour les interactions biotiques tout au long du cycle démographique (Lookingbill & Zavala, 2000). Pourtant, de nombreuses études démographiques et en particulier une majorité des modèles de dynamique forestière, sont construites sur l'hypothèse que la disponibilité des graines n'influence pas le recrutement (Schupp & Fuentes, 1995). Clark *et al.* (1999a), identifient deux types de conceptions pour la mise en place de protocoles de suivi et la construction de modèles de dynamique forestière (Figure 37). La conception la plus répandue est celle où la dynamique forestière est principalement déterminée par les processus qui touchent les semis et les arbres adultes (par exemple le modèle FOREST (Shugart, 1984) ne prend pas explicitement en compte la dispersion). La deuxième conception où les processus de dispersion et de survie des graines et des jeunes semis sont pris en compte de plus en plus explicitement dans les modèles et dans les suivis de terrain, se développe depuis une dizaine d'années. Ceci s'est fait principalement en développant des outils de statistique puissants permettant d'analyser ces étapes complexes (on peut citer en particulier les travaux de S. Pacala, C. Canham, E. Ribbens et R. Kobe Pacala *et al.*, 1996; Ribbens *et al.*, 1994, puis de J. Clark, 1998a). Qui ont permis de lever les difficultés méthodologiques qui limitaient l'analyse de la dispersion des arbres forestiers en conditions naturelles. L'encadré 4 présente la démarche d'estimation par maximum de vraisemblance. Les études qui ont quantifié de cette manière les courbes de dispersion ont montré l'importance pour la dynamique forestière de la variabilité interspécifique des capacités de dispersion (Clark & Ji, 1995; Ribbens *et al.*, 1994).

« Science is a process for learning about nature in which competing ideas about how the world works are measured against observation. » Hilborn & Mangel (1997)

Encadré 4: Le maximum de vraisemblance.

C'est une méthode pour déterminer un paramètre inconnu, en maximisant une probabilité. Soit X une variable aléatoire de densité de probabilité $f(x, \theta)$ connue analytiquement mais dont les paramètres θ sont inconnus (numériquement). Le problème consiste donc à construire une expression analytique fonction des réalisations de cette variable dans un échantillon de taille n , permettant de trouver la valeur numérique la plus vraisemblable pour les paramètres θ .

Si $\{x_1, \dots, x_n\}$ sont des réalisations indépendantes de la variable aléatoire X , on peut dire que

$\vec{x} = \begin{pmatrix} x_1 \\ \vdots \\ x_n \end{pmatrix}$ est une réalisation d'un vecteur aléatoire $\vec{X} = \begin{pmatrix} X_1 \\ \vdots \\ X_n \end{pmatrix}$ dont les composantes X_i

sont indépendantes deux à deux.

L'approche consiste à chercher la valeur de θ qui rend le plus probable les réalisations que l'on vient d'obtenir. La probabilité d'apparition *a priori* de l'échantillon en question peut alors être caractérisée par le produit des probabilités d'apparition de chacune des réalisations (puisque elles sont supposées indépendantes deux à deux).

$$P(\vec{X} = \vec{x}) = \prod_{i=1}^n f(x_i, \theta)$$

La méthode du maximum de vraisemblance consiste à rechercher la valeur de θ qui rend cette probabilité maximale. Le produit des valeurs $f(x, \theta)$ est noté $\mathcal{L}(x_1, \dots, x_n, \theta)$ et est appelé fonction de vraisemblance. On utilise généralement la fonction de vraisemblance après une transformation logarithme pour transformer le produit en somme (fonction $-\log$ -vraisemblance noté L). La recherche des paramètres correspondant au maximum de vraisemblance est généralement faite avec un algorithme de recherche de minima locaux sur la fonction $-\log$ vraisemblance.

Dans la plupart de ces études, les courbes de dispersion des espèces anémochores¹ ont été modélisées de manière relativement précise (surtout à courte distance, l'estimation de la dispersion à longue distance restant toujours problématique). Des modèles mécaniques analysant la dispersion des graines en fonction des mouvements des masses d'air dans la canopée ont même été développés (Nathan *et al.*, 2001 ; Nathan *et al.*, 2002). La dispersion par les animaux (espèces endozoochores¹ ou synzoochores¹) est par contre beaucoup moins bien modélisée et la qualité des prédictions est souvent bien plus faible (Clark *et al.*, 1998b). Pourtant la dispersion par les animaux est responsable d'une grande proportion des événements de dispersion à grande distance, même pour des espèces anémochores (Higgins *et al.*, 2003). Ce mode de dispersion est en plus très important puisque plus de 60% des espèces d'arbre sont dispersées par des vertébrés dans les communautés tempérées (Howe & Smallwood, 1982).

Granivores et devenir des graines : mortalité ou dispersion ?

Les Fagacées étant uniquement dispersées par synzoochorie, nous allons donc nous intéresser plus particulièrement à ce mode de dispersion. Quand un granivore cache des graines pour les consommer plus tard, une récupération incomplète de celles-ci peut conduire à un événement de dispersion. Cependant, une grande proportion des graines est consommée et il y a donc aussi un effet négatif sur la dynamique de l'espèce végétale. L'effet des granivores peut donc être analysé selon deux points de vue : la prédation ou la dispersion. Même s'ils sont assez rares par rapport aux événements de prédation, les événements de dispersion par les granivores peuvent être très importants. En effet, les granivores sélectionnent des caches particulières, vraisemblablement pour augmenter la probabilité de les retrouver. *Nucifraga columbiana* (une espèce de Cassenoix), par exemple, cache des graines de pin dans des milieux orientés sud avec une forte pente qui pourraient correspondre à des sites permettant une bonne germination et une bonne survie du pin (Hulme, 2002). Par ailleurs, une des différences fondamentales entre la dispersion par des frugivores ou par des granivores est l'enfouissement des graines. En effet, l'enfouissement

¹ Une espèce anémochore est dispersée par le vent, une espèce endozoochore est dispersée par les animaux après ingestion des graines, une espèce synzoochore est dispersée par les animaux qui constituent des caches avec les graines et les graines non consommées donnent lieu à des événements de dispersion.

est parfois nécessaire à la germination. Les granivores pourraient donc conduire à une dispersion préférentielle vers des microsites avec une forte survie de la plante (une dispersion directionnelle au sens de Harper, 1977). Le comportement des granivores conduit en général à une dispersion préférentielle vers certains types de milieux dans un paysage. Il ne faut cependant pas considérer que tous les granivores agissent comme des mutualistes conduisant à une dispersion directionnelle, comme c'est le cas dans l'exemple classique du Cassenoix et du pin (Vander Wall & Balda, 1977). Ainsi, l'espèce de Cassenoix *Nucifraga caryocatactes* cache fréquemment des graines de pin au-dessus de la limite forestière, où le pin ne peut pas s'établir (Hulme, 2002).

Pour le chêne et le hêtre, les rongeurs et les oiseaux (principalement les corvidés) sont impliqués dans la dispersion. Les rongeurs (principalement *Apodemus sylvaticus*) font des caches à des distances relativement faibles (>20–30 m) des semenciers et y déposent plusieurs graines à la fois (Hulme, 2002; Jensen & Nielsen, 1986 ; Nilsson, 1985). Les corvidés (en particulier *Garrulus glandarius* en Europe et *Cyanocitta cristata* en Amérique du Nord) peuvent les transporter sur de plus grandes distances (plusieurs kilomètres) et cachent généralement une graine à la fois (Johnson & Thompson, 1989; Vander Wall, 2001; Gomez, 2003). La quantité de graines stockées peut être considérable : dans la forêt de Hainault, 35 Geais des chênes auraient, par exemple, caché plus de 63000 glands en 10 ans (Vander Wall, 2001) ; depuis un boisement de hêtre du Wisconsin, une population de geai aurait transporté plus de 100 000 faines durant une période de 27 ans (Johnson & Adkisson, 1985). Le comportement de cache du Geai des chênes a été précisément étudié par Bossema (1979). Le geai fait ses caches soit à proximité de repères verticaux (tronc d'arbre par exemple) soit dans des zones de transition entre milieu ouvert et milieu fermé (Bossema, 1979). Il enfouit les glands de chêne dans le sol à une profondeur de l'ordre de 3cm avec le micropyle du gland vers le bas (Bossema, 1979). Watt (1919) a montré que cela correspondait aux conditions de germination optimale du chêne.

La fragmentation des peuplements de hêtre et de chêne, et la dispersion

Les processus de dispersion sont particulièrement importants pour les espèces dont la densité des semenciers est faible. Les espèces forestières sont dans cette situation dans bon nombre de paysages anthropisés. En effet, la déforestation a conduit à une fragmentation forte des peuplements. Le cas du hêtre sur le Larzac illustre particulièrement bien ce phénomène. La figure 14, comparée à la figure 13, montre que le hêtre est beaucoup plus rare et que ses peuplements sont beaucoup plus fragmentés que ceux du chêne. Une majorité de la surface du Larzac se trouve donc éloignée de toutes sources de graines de hêtre. La fragmentation et la rareté des sources de graines dans un paysage fortement perturbé par l'homme et en cours de recolonisation exacerbent donc l'importance des processus de dispersion.

La dispersion par les animaux peut être un processus déterminant dans un paysage fragmenté. La fragmentation peut, par exemple, avoir un effet négatif sur la dispersion par les oiseaux. Cordeiro & Howe (2003) ont par exemple montré que l'espèce d'oiseau qui disperse un arbre africain endémique *Leptonychia usambarensis* était moins présente dans des forêts fragmentées que dans des forêts continues de Tanzanie. Ceci limite fortement la dispersion et le recrutement de cet arbre. Par contre une dispersion animale peut aussi avoir un effet positif sur la dynamique d'une espèce dans un milieu fragmenté. Par exemple, une dispersion directionnelle vers les sites où la survie est meilleure devient extrêmement importante si ils sont éloignés des sources de graines dans le paysage. Le geai, par des événements de dispersion à longue distance a probablement joué un rôle significatif dans la recolonisation post-glaciaire du hêtre (Johnson & Thompson, 1989).

Dispersion et régénération

La pluie de graines représente le patron de départ de la régénération des plantes (Jordano & Godoy, 2002). Il est primordial de replacer les processus de dispersion dans le cycle démographique et donc d'analyser le devenir des graines dans les différents milieux où elles sont dispersées (Schupp & Fuentes, 1995 ; Wang & Smith, 2002). Une limitation du

recrutement peut provenir soit d'une limitation par une faible arrivée de graines (la limitation par les graines résultant d'une faible production de graines ou d'une faible dispersion) soit d'une limitation par le faible nombre de sites permettant l'établissement de la plante (la limitation par les sites permettant une bonne survie et croissance). Pour les espèces dispersées par les animaux, ceci devient extrêmement complexe car la dispersion entre ces différents types de sites n'est pas aléatoire.

Dans ce chapitre, nous allons étudier l'importance de la dispersion par les rongeurs (*Apodemus sylvaticus*) et par le geai pour la dynamique du hêtre et du chêne dans le paysage. Dans un premier temps, nous analyserons l'importance de la dispersion pour la colonisation des pelouses et son interaction avec les buissons facilitateurs. Nous testerons si le chêne a un avantage par rapport au hêtre en terme de dispersion. Nous analyserons aussi l'importance relative de la limitation par les graines et par le nombre de buissons facilitateurs dans des milieux de pelouse. Dans un deuxième temps, nous discuterons les patrons de dispersion du geai à l'échelle du paysage, en particulier l'existence d'une dispersion dirigée vers les pinèdes et les implications d'un tel patron de dispersion pour la dynamique des arbres dans un paysage fragmenté. Enfin, nous analyserons les patrons de dispersion des deux espèces par le geai à une échelle plus fine, dans une pinède en cours de colonisation. La dispersion du geai, qui est souvent présentée comme un mutualiste du chêne, est-elle dirigée vers des microhabitats particuliers ? Quelles sont les implications du patron de dispersion pour les interactions biotiques impliquées dans la dynamique du hêtre et du chêne ?

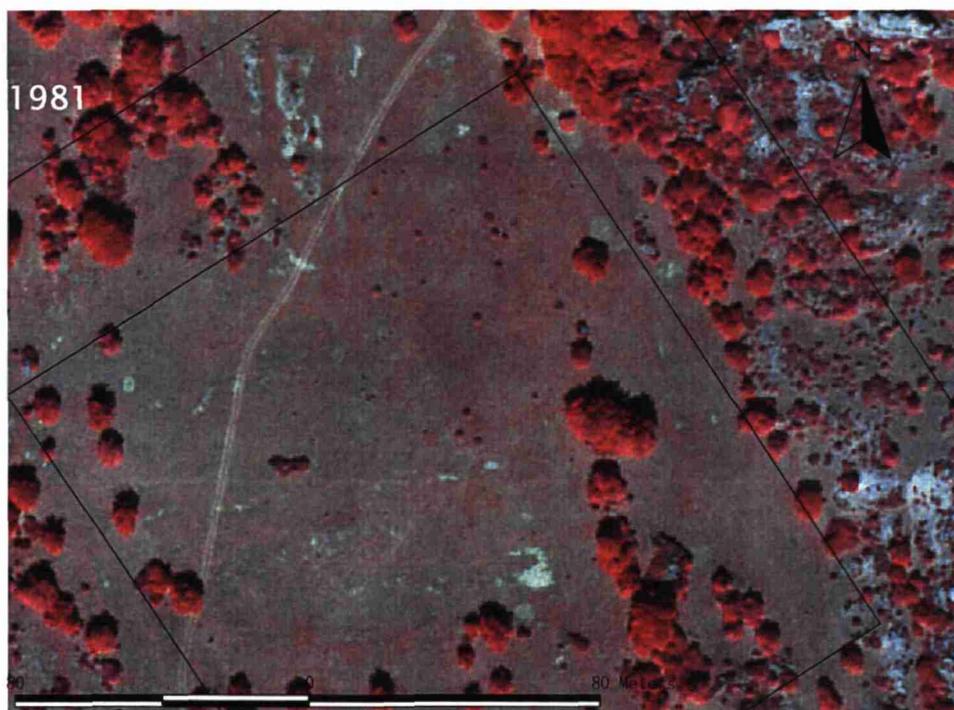


Figure 39 :
Photographies
aériennes infrarouges
couleur orthorectifiées
du site 3 à trois dates
1981, 1992, 2002.
Avec la limite de la
zone centrale et de la
zone tampon. La
croissance des
buissons dans la zone
centrale est visible.

Dispersion en milieu ouvert et interaction avec les effets de facilitation des buissons

Annexe 3.1

Méthode adoptée

Le protocole d'échantillonnage et les outils statistiques utilisés sont présentés en détail dans l'annexe 3.1 et je me contenterai ici d'explicitier la démarche et les hypothèses sous-jacentes à ce travail. L'approche utilisée se base sur la « modélisation inverse » proposée par Ribbens *et al.* (1994) et Clark *et al.* (1998b). Le principe est d'inférer, à partir de la distribution des semis (ou des graines) et des semenciers dans une zone déterminée, les fonctions de dispersion et de fécondité les plus probables.

Nous avons choisi 3 sites dans des pelouses avec des buissons et des semenciers de chêne et de hêtre en densité faible. Dans chaque site, nous avons cartographié les semenciers et les buissons de buis et de genévrier dans une zone centrale de plus de 1 hectare. Les semenciers ont été cartographiés dans une zone tampon de 50 m autour de la zone centrale. La cartographie des semenciers a été réalisée en digitalisant les canopées sur une photographie aérienne infrarouge couleur de l'Inventaire Forestier National de 2002 orthorectifiée (voir la figure 38 et la figure 39). Pour chaque buisson ou semencier, l'espèce a été identifiée sur le terrain. Nous avons ensuite relevé le nombre de semis (de moins de 20 ans) dans chaque buisson ainsi que leurs âges. La répartition spatiale des semenciers et des buissons des trois sites est représentée sur la Figure 38.

Le schéma de modélisation est représenté dans la figure 40. Cette méthode est basée sur l'estimation par maximum de vraisemblance (Hilborn & Mangel, 1997). Dans cette analyse, on ne fait pas d'hypothèse sur la source des semis, on considère que chaque semis peut provenir de n'importe quel semencier de la zone, avec une probabilité fonction de la

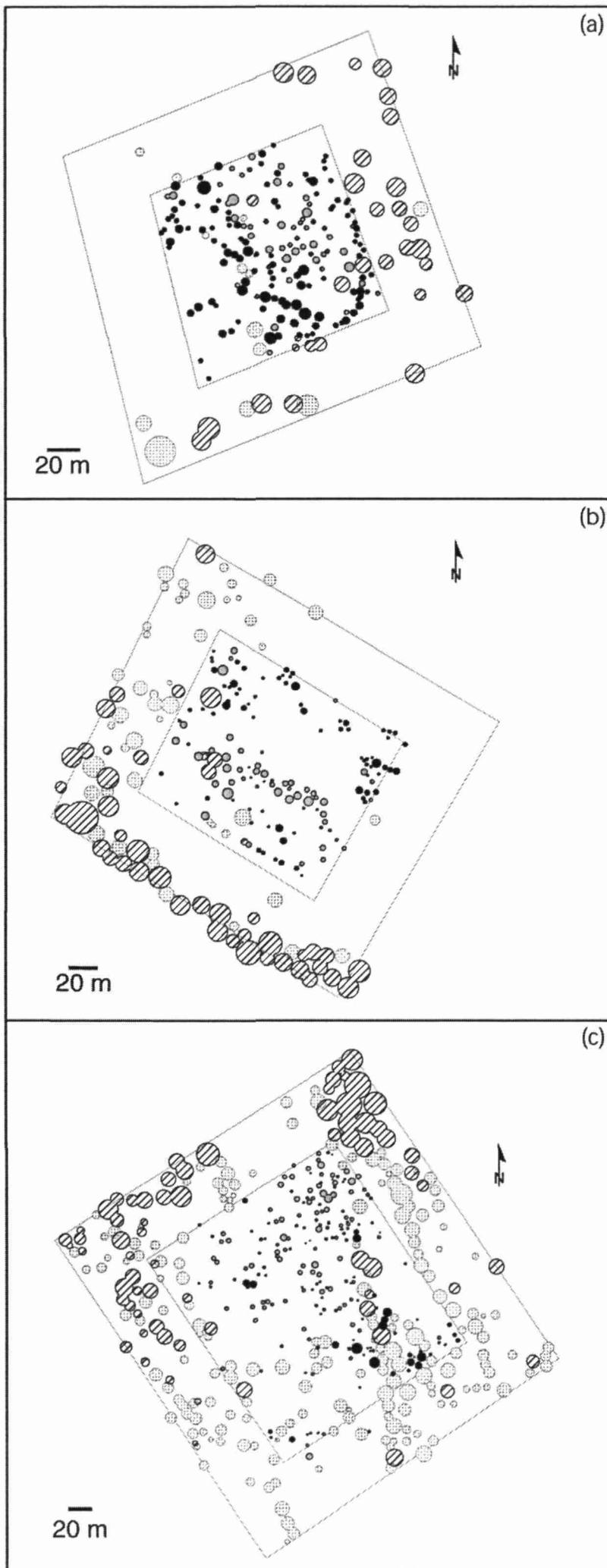
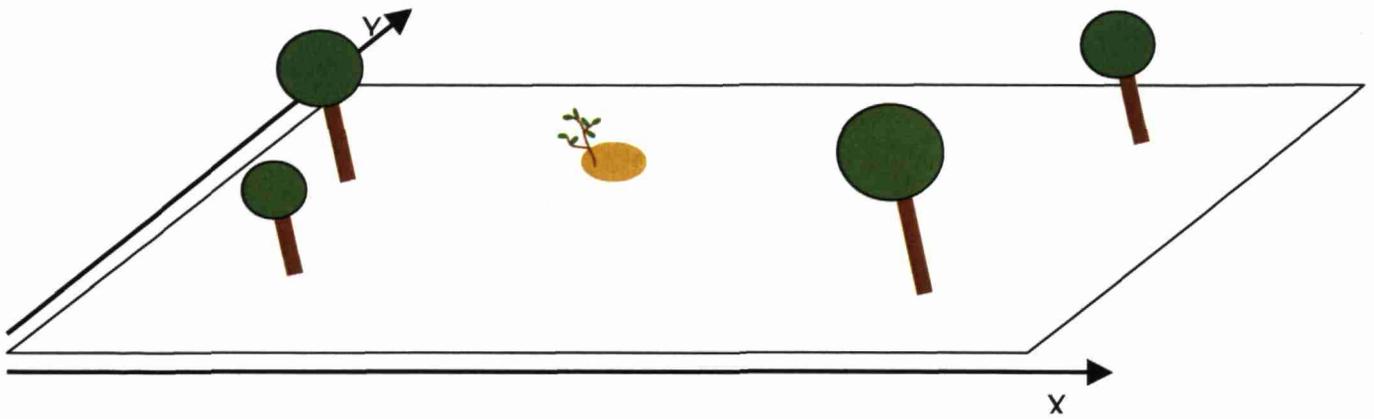


Figure 38 : Représentation schématique des trois sites ((a) 1, (b) 2, et (c) 3). Avec la zone centrale et la zone tampon. Les cercles représentent la canopée des semenciers et des buissons en fonction de leur surface (hachuré : hêtre, pointillé : chêne, noir : buis et gris : genévrier

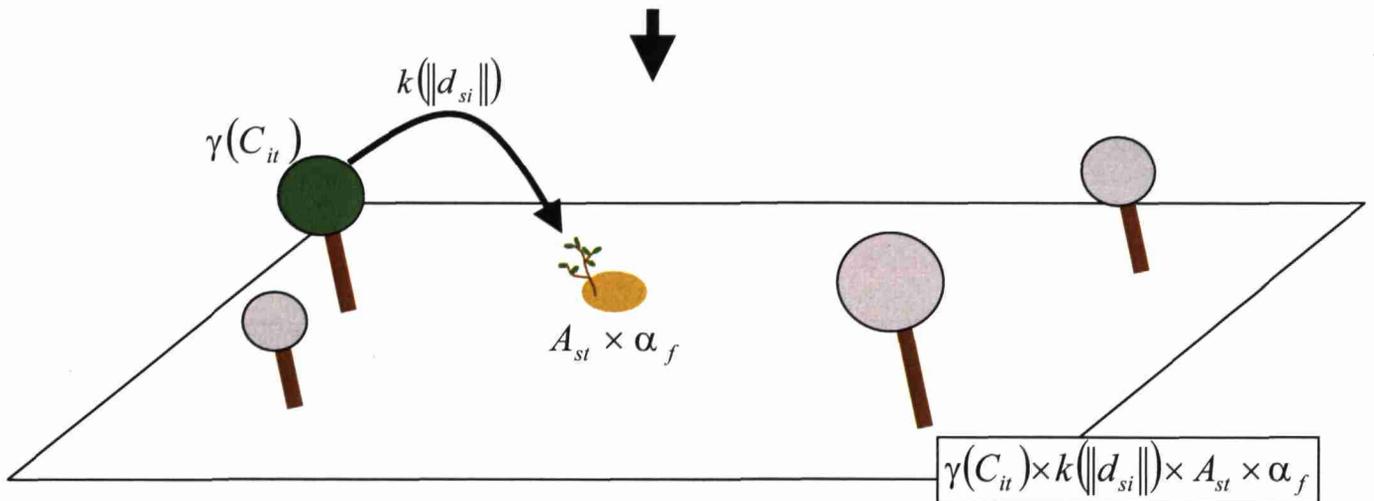
fécondité du semencier, de la probabilité de dispersion et des caractéristiques du buisson facilitateur (espèce et surface). Nous considérons que la probabilité d'observer n_s semis dans le buisson s suit une loi de Poisson de paramètre μ_s . Puisque l'âge des semis varie de 1 à 20 ans, il nous a paru important de tenir compte de la variation au cours du temps de la taille des semenciers pour la fécondité et des buissons pour la probabilité d'installation. Nous avons réparti les semis en 4 classes d'âge de 5 ans (classes d'âge de centre 2.5, 7.5, 12.5, 17.5 ans). Puis, nous avons estimé la surface de la canopée des buissons et des semenciers à trois dates à partir de trois photographies aériennes (voir figure 39). A partir de ces trois mesures, nous avons estimé par une régression linéaire la surface de la canopée de chaque semencier ou buisson à la date d'installation du semis (2.5, 7.5, 12.5, 17.5 ans).

Dans la plupart des modèles forestiers (Clark *et al.*, 1998b; Clark *et al.*, 1999b; Ribbens *et al.*, 1994), le nombre de graines ou de semis produit par un semencier est supposé suivre une loi de Poisson dont le paramètre est une fonction linéaire ou puissance de la surface terrière du tronc. Ici, à la place de la surface terrière, nous avons utilisé la surface totale du houppier qui nous paraît plus directement liée à la fécondité. La fécondité d'un arbre est donc modélisée par une fonction de la surface du houppier (différente pour chaque date d'installation). Nous avons testé un modèle linéaire simple et un modèle puissance pour la fécondité, et nous avons retenu un modèle linéaire simple d'après le critère de maximum de vraisemblance. Il est important de noter que la fonction de fécondité dans notre étude est liée au nombre de semis et pas de graines. Elle inclut la production de graines et la survie des graines et de plantules jusqu'à la classe d'âge considérée.

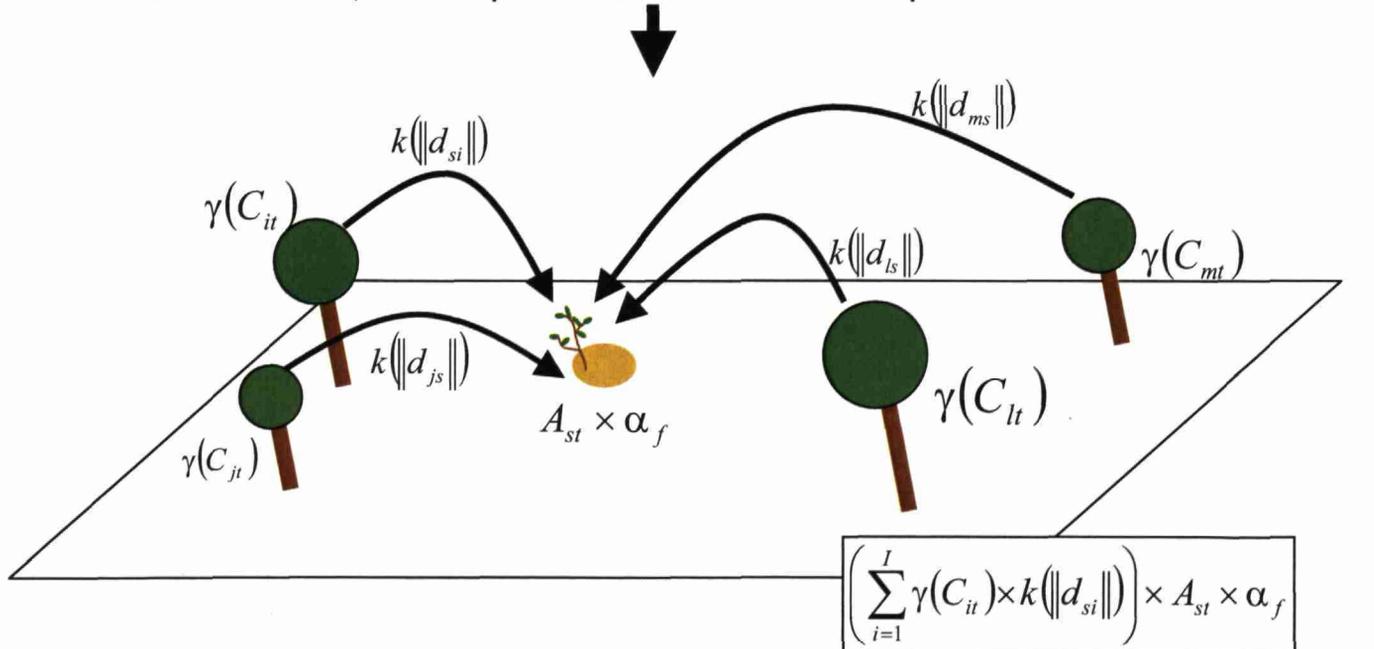
Le but de cette étude n'est pas d'estimer une courbe de dispersion exacte, car les processus de dispersion par les animaux sont beaucoup trop complexes, mais de comparer les capacités de dispersion du hêtre et du chêne, ainsi que d'analyser la relation entre dispersion et effet facilitateur des buissons. Nous avons donc choisi d'utiliser des fonctions de dispersion relativement simples, appartenant à la famille des exponentielles généralisées.



Répartition spatiale des semenciers, des semis et des buissons



Modélisation de la fécondité, de la dispersion et effet des buissons pour un arbre semencier



Modélisation de la fécondité, de la dispersion et effet des buissons pour tous les arbres semenciers

Figure 40 : Représentation schématique de la modélisation de la dispersion. La fécondité γ d'un arbre i est fonction de la surface de son houppier C_{it} à la date t , la probabilité de dispersion k est fonction de la distance d_{si} entre le semencier i et le buisson s , et la probabilité d'installation dans un buisson s est fonction de sa surface A_{st} à la date t et d'un paramètre α_f modificateur pour l'espèce (*Buxus* ou *Juniperus*).

On peut les définir ainsi, avec d la distance et k la fonction de dispersion :

$$k(d) = \frac{c}{2a\pi\Gamma(1/c)} e^{\left(-\frac{|d|}{a}\right)^c}, \text{ avec } \Gamma(1/c) = \int_0^{\infty} z^{y-1} e^{-z} dz, \text{ et } a \text{ et } c$$

deux paramètres à estimer. Dans cette famille, nous avons testé deux fonctions simples, une exponentielle avec une valeur de c égale à 1 et une gaussienne avec une valeur égale à 2. Nous avons retenu une fonction exponentielle d'après le critère du maximum de vraisemblance.

Enfin, la probabilité d'installation d'un semis dans un buisson est fonction de sa surface (à la date d'installation de la classe d'âge du semis) et de l'espèce de buisson. Des observations préliminaires nous ont laissé penser que l'installation était plus forte sous genévrier que sous buis. Le paramètre μ_{st} de la loi de Poisson du nombre de semis de la classe d'âge t dans un buisson s est donc défini par :

$$\mu_{st} = \left(\sum_{i=1}^I \gamma_t \times C_{it} \times k(\|d_{si}\|) \right) \times A_{st} \times \alpha_f$$

avec γ_t est le paramètre de la fécondité pour la classe d'âge t , C_{it} est la surface du houppier d'un arbre i à la date t , k la fonction de dispersion sur la distance d_{si} entre le semencier i et le buisson s , et A_{st} la surface d'un buisson s à la date t et α_f un paramètre modificateur fixé à 1 pour les genévriers et estimé pour les buis (permet une comparaison entre les deux espèces avec comme référence le genévrier). Les paramètres (γ_t , a et α_f) qui maximisent la vraisemblance des observations sont ensuite estimés avec un algorithme de recherche de minima locaux (fonction `nlinb` dans `S-plus`).

Changement du recouvrement des buissons au cours du temps

La figure 39 montre clairement que la surface occupée par les buissons dans la zone centrale a augmenté entre 1981 et 2002. La table 2 montre le changement de la surface totale de chaque type de buisson et de semencier sur les trois photographies. Le genévrier a

Site	Taille du site	Surface totale du site (m ²)	Date des photos aériennes	Surface de <i>Buxus</i> (m ²)	Surface de <i>Juniperus</i> (m ²)	Surface de pelouse (m ²)	Surface de	
							<i>Fagus</i> (m ²)	<i>Quercus</i> (m ²)
							avec la zone tampon	
1	125 x 125 m	15625	2002	1377	578	13141	2494	946
			1992	1033	411	13798	1917	663
			1981	729	271	14402	1400	450
2	130 x 150 m	19500	2002	517	766	17745	5524	2683
			1992	390	551	18057	5061	2389
			1981	326	354	18486	4396	1771
3	160 x 180 m	28800	2002	452	876	23500	6560	8928
			1992	402	586	24537	5911	7216
			1981	335	231	25698	5037	5923

Table 2 : Présentation des sites, de leurs tailles et de la surface des différents types de buissons et de semenciers estimée sur des photographies aériennes à 3 dates (2002, 1992, 1981).

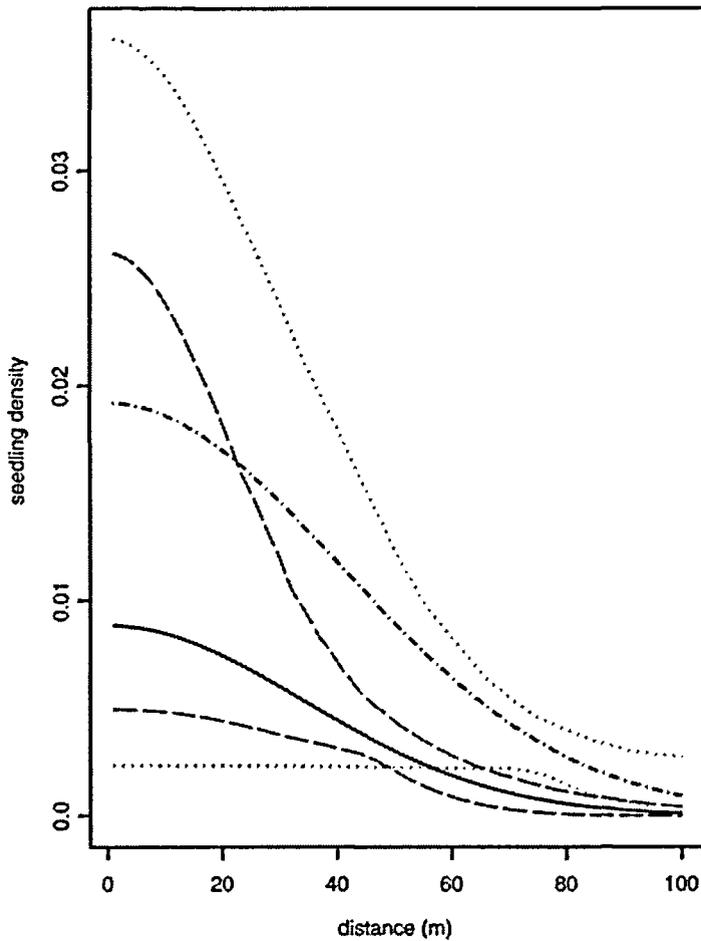
une expansion beaucoup plus rapide que le buis, cette différence étant particulièrement marquée dans les sites 2 et 3. Cette différence de dynamique entre genévrier et buis est vraisemblablement reliée à une différence de capacité de dispersion (par les oiseaux pour le genévrier et par les fourmis pour le buis) et de croissance (Rousset *et al.*, 2004). Le genévrier, qui a une croissance rapide, colonise généralement rapidement les zones de pelouse alors que le buis, qui a une croissance lente, reste cantonné à des zones rocheuses des parcours qui sont rarement sujets à des perturbations humaines (débroussaillage). De même, la surface des semenciers de chêne augmente plus vite que celle des hêtres dans les 3 sites.

Différence de dispersion chêne/hêtre

D'après les estimations du modèle, le chêne présente à la fois une plus forte fécondité et une plus grande distance de dispersion que le hêtre (distance de dispersion moyenne de 57 m pour le chêne contre 48 m pour le hêtre). Ceci lui donne une probabilité de colonisation plus forte à distance importante (Figure 41). Même si les intervalles de confiance se recoupent généralement entre les espèces, une différence entre hêtre et chêne existe à des distances aux semenciers de l'ordre de 70 à 80 m. La plus forte fécondité, en terme de nombre de semis par classe de 5 ans du chêne peut être le résultat d'une fréquence plus élevée des années de reproduction par rapport au hêtre et/ou d'une survie plus forte des plantules de chêne dans ces conditions où la compétition herbacée est forte (voir chapitre 3). Les distances de dispersion moyenne que nous avons estimées sont largement supérieures aux distances estimées à partir de données de pièges à graines pour les espèces Nord Américaines (chêne et hêtre) (Clark *et al.*, 1998b) ou pour *Fagus sylvatica* (Sagnard, 2001). L'explication de ces différences de distance de dispersion est à rechercher dans le comportement des disséminateurs. Le geai, qui est responsable des événements de dispersion à plus grande distance, a une claire préférence pour les glands par rapport aux faines (Nilsson, 1985). Pour *Apodemus sylvaticus*, qui disperse à courte distance, nous n'avons pas d'information sur ses préférences alimentaires.

La variabilité sur l'estimation des paramètres et des courbes prédites est très importante (voir annexe 3.1) et laisse supposer une sur-dispersion des données par rapport

Juniperus



Buxus

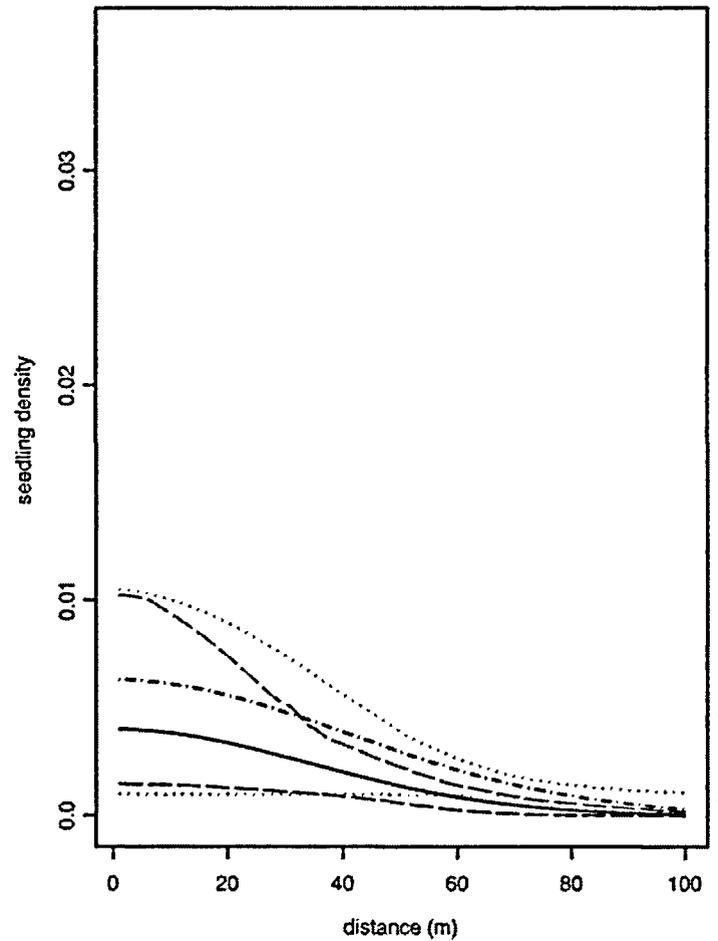


Figure 41: Probabilité d'installation estimée d'après le modèle dans un genévrier ou un buis de d'1m² en fonction de la distance à un semencier avec un houppier de 50m² (la moyenne dans la population) pour le hêtre trait continu (intervalle de confiance par bootstrap en tirets) et pour le chêne trait en tirets et points (intervalle de confiance par bootstrap en pointillé).

à la loi de Poisson. La variance expliquée par le modèle est assez faible ($R^2 = 0,24$ pour le chêne et $R^2 = 0,21$ pour le hêtre d'après la relation prédit-observé). Cette faible qualité explicative du modèle résulte du fait que le comportement de dispersion des animaux ne peut être expliqué complètement par une courbe monotone décroissante en fonction de la distance de dispersion. L'observation des cartes de résidus nous a montré que la dispersion par les animaux pouvait conduire à une agrégation des semis dans certains buissons. Inclure ces effets dans le modèle requiert d'avoir plus d'informations sur le comportement de cache des animaux (voir par exemple le travail de Gomez, 2003).

Limitation de la colonisation des pelouses par le hêtre et le chêne.

La colonisation des zones de pelouse par le chêne et le hêtre est limitée par la production de graines, la dispersion des graines produites et la présence de buissons permettant l'installation de semis (site favorable). Notre étude n'a pas permis l'analyse explicite de la germination des graines et de la survie des graines et des plantules ; l'analyse a, en effet, directement concerné le stade semis. Par contre, à partir du modèle estimé, nous pouvons analyser l'impact sur la production de semis du nombre de semenciers et de leur taille, l'impact sur l'installation des semis de la dispersion et du nombre et de la taille des buissons. Muller-Landau *et al.* (2002) définissent la limitation du recrutement comme la réduction de l'abondance des recrues d'une espèce par rapport au maximum de recrues possibles dans cette zone. Cependant, cette définition est assez vague et son application n'est pas directe. Clark *et al.* (1998b) ont ainsi proposé de définir un indice de limitation du recrutement en se basant sur la probabilité qu'au moins un semis s'établisse dans une zone de 1m^2 n'importe où dans la zone d'étude. Le choix arbitraire de cette surface de 1m^2 se justifie par le fait que l'espace occupé par un arbre juvénile est de cet ordre de grandeur. Cette probabilité est donc l'intégrale de la probabilité d'installation dans une zone de 1m^2 sur l'ensemble de la zone, elle est estimée par la somme de probabilité qu'au moins un semis s'établisse dans chaque cellule de 1m^2 de la zone.

Dans cette étude, nous avons cherché à estimer la limitation par le recrutement selon trois niveaux : la production des semenciers, la dispersion, et la présence de buissons comme site favorable à l'installation. La principale difficulté est de définir la situation non

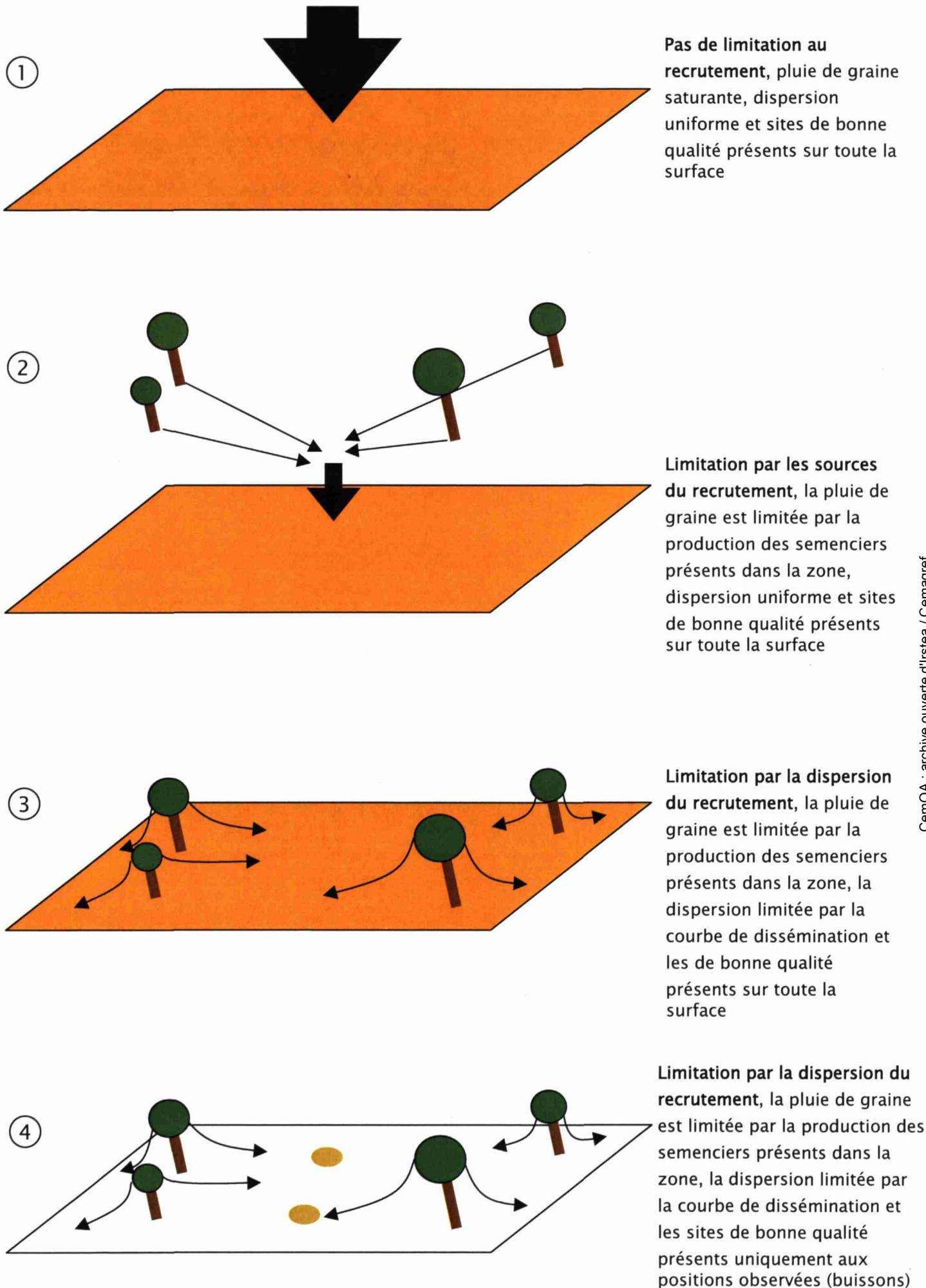


Figure 42 : Représentation schématique des différentes limitations au recrutement.

limitante. Pour la production en graines des arbres, nous avons considéré une pluie de semis saturante comme condition non limitante (voir la figure 42). Pour la dispersion, nous avons considéré une dispersion uniforme (même probabilité quelle que soit la distance) comme condition non limitante. Pour les buissons, nous avons considéré une zone couverte intégralement de genévriers (*i.e.* l'espèce avec le meilleur taux d'installation) comme condition non limitante. Nous avons ensuite calculé la probabilité qu'au moins un individu s'installe dans une zone de 1m² en considérant que la production des semenciers, la dispersion et la présence de buisson n'étaient pas limitantes (Proba.1). Cette probabilité est fixée par définition à 1. Puis nous avons calculé cette probabilité en considérant que la production des semenciers est fixée par leur nombre et leur surface dans chaque site, et que la dispersion et les buissons ne sont pas limitants (Proba production). Puis nous avons estimé à partir du modèle cette probabilité si la production des semenciers et la dispersion étaient limitantes (comme prédit par le modèle), mais que les buissons n'étaient pas limitants (Proba dispersion). Enfin nous avons estimé cette probabilité à partir du modèle en considérant la production des semenciers, la dispersion et les buissons comme étant limitants (en considérant la distribution observée des buissons) (Proba buissons).

Les indices de limitation du recrutement par la production des semenciers (I_p), par la dispersion (I_d) ou par les buissons (I_b) ont ensuite été définis de la manière suivante :

$$I_p = 1 - \text{Proba production} / \text{Proba.1}$$

$$I_d = 1 - \text{Proba dispersion} / \text{Proba production}$$

$$I_b = 1 - \text{Proba buissons} / \text{Proba dispersion}$$

Les indices prennent des valeurs entre 0 et 1, une valeur proche de 1 correspond à une forte limitation du recrutement.

La figure 43 présente les variations de ces indices estimés par le modèle pour chaque classe d'âge, les 3 sites et les 2 espèces. Il apparaît clairement que pour les deux espèces la production des semenciers et les buissons représentent les limitations les plus fortes au recrutement dans les milieux de pelouse. En effet les semenciers sont relativement rares dans ses sites, et la production de graines et la survie des graines et des semis sont faibles. Enfin les buissons où l'installation des semis a effectivement lieu sont très rares. Ils représentent moins de 3% de la surface totale des sites. C'est donc une contrainte

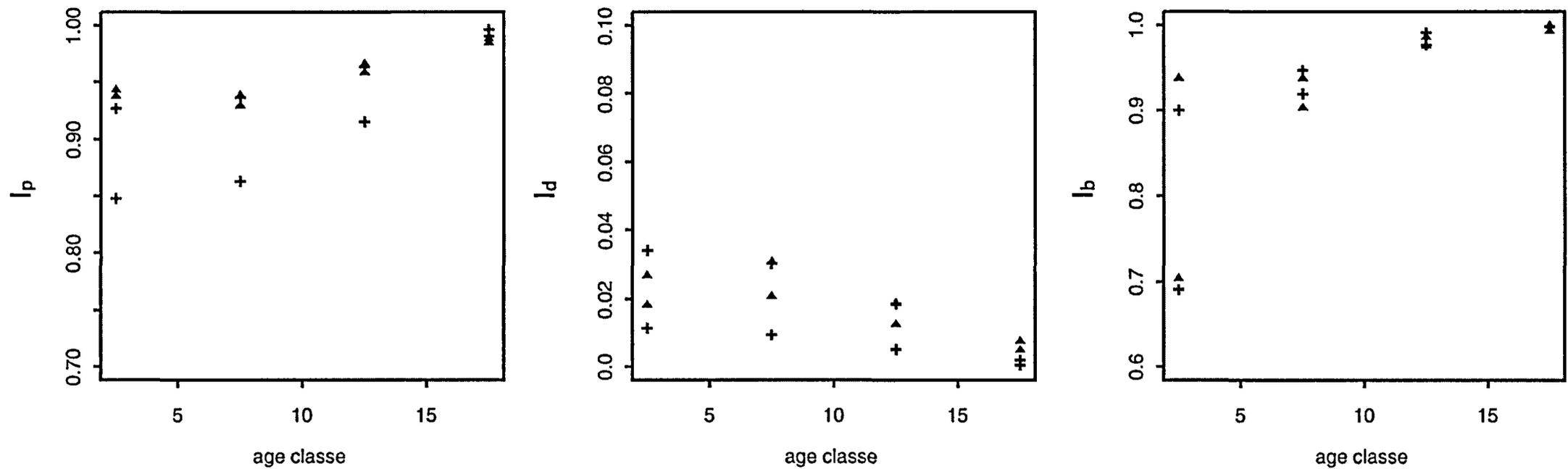


Figure 43: Indice de limitation du recrutement par la production des semenciers (I_p), par la dispersion (I_d) et par les buissons (I_b), pour chaque site, triangle le hêtre, croix le chêne.

extrêmement importante sur l'installation. La limitation par la dispersion reste donc faible par rapport à ces processus. Enfin, bien que le chêne et le hêtre aient une production de graines et des capacités de dispersion différentes, il n'y a pas de différence claire entre les deux espèces sur les facteurs contrôlant le recrutement. On aurait, par exemple, pu s'attendre à ce que, puisque le chêne a des capacités de dispersion plus forte que le hêtre, il soit moins limité par la dispersion. Cette absence de différence résulte principalement du fait que les semenciers et les buissons sont rares et donc très limitants.

Dispersion préférentielle vers les pinèdes

Annexe 3.2

Le comportement de dispersion des animaux est aussi important parce qu'il conduit souvent à une dispersion dirigée dans le paysage vers un milieu particulier (Herrera & Jordano, 1981 ; Jordano & Godoy, 2002). Cette dispersion peut être directionnelle (Harper, 1977), c'est-à-dire dirigée vers un type de milieu où la survie (ou plus généralement la valeur sélective) est plus forte que dans le reste du paysage. La dispersion des Fagacées par le geai dans un paysage Méditerranéen fragmenté constitue un système très intéressant pour étudier ce type de processus. En effet, le geai a un comportement de cache des graines qui est fonction de la structure du paysage à différentes échelles. Nous analyserons d'abord les données concernant la dispersion dans le paysage dans son ensemble, puis nous nous intéresserons à l'effet de sa dispersion à une échelle plus fine.

Comportement de dispersion du Geai dans un paysage

Méditerranéen hétérogène

Le travail de Bossema (1979) sur le comportement de cache du geai a été réalisé soit avec des oiseaux en captivité soit dans des milieux principalement forestiers du Nord de l'Europe. Il manquait donc beaucoup d'informations sur son comportement dans des paysages ouverts et hétérogènes de la zone Méditerranéenne. Gomez (2003) a récemment

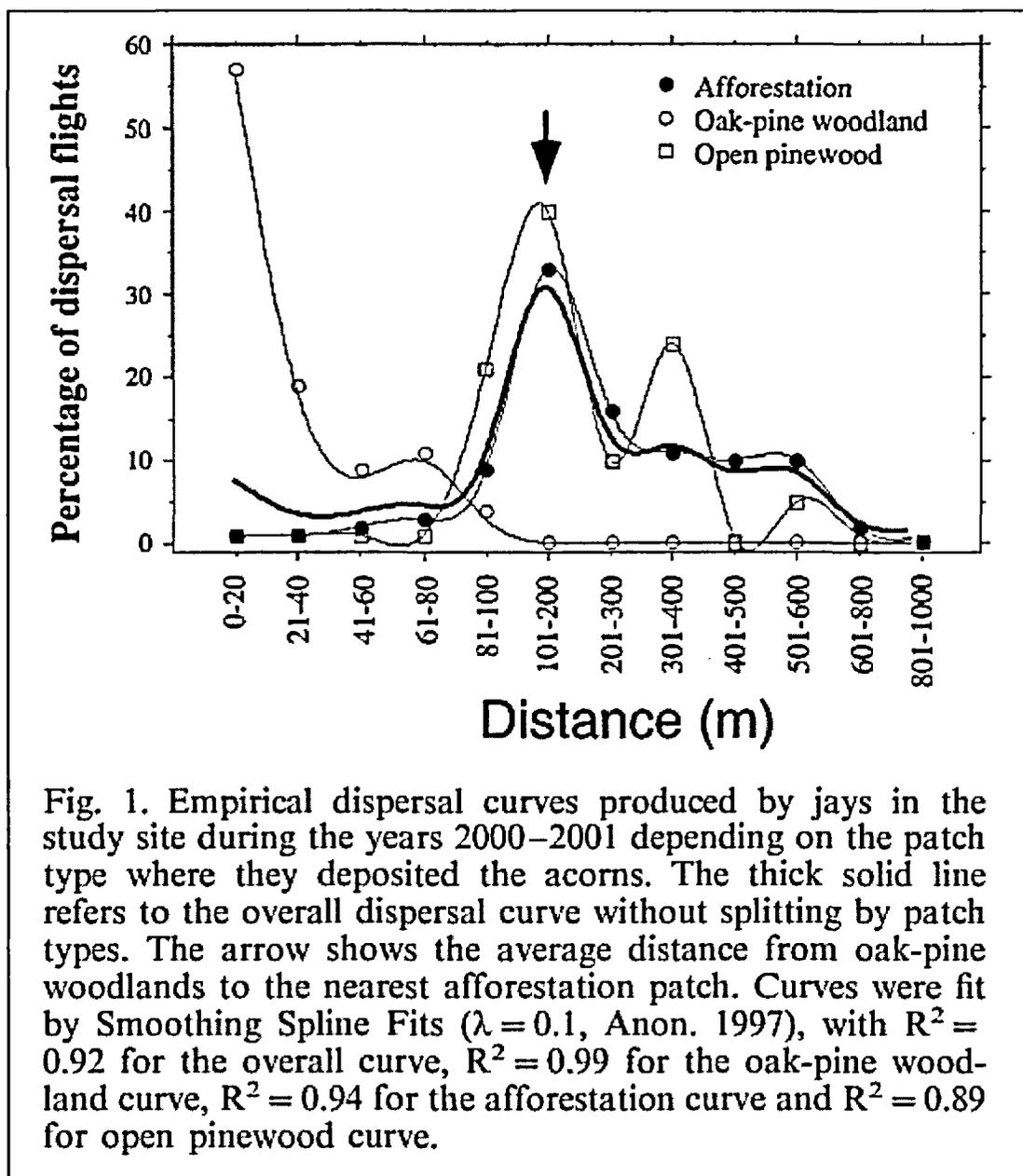


Figure 44 : Courbe de dispersion par le geai vers des peuplements de chêne mixte des pinèdes ouvert ou des reboisements artificiels. D'après Gomez (2003).

comblé cette lacune par un suivi précis d'une population de geai (*Garrulus glandarius*) dans la Sierra Nevada. Le paysage de la zone d'étude a été fortement perturbé par les activités humaines (pâturage) durant le siècle dernier, il est maintenant constitué d'une mosaïque de pinèdes issues de recolonisations naturelles ou de plantations imbriquées avec des milieux ouverts. De rares boisements relictuels de chêne vert (*Quercus ilex*) persistent dans le paysage. A partir de l'observation des geais dispersant les glands de chênes, en repérant la zone de collecte du gland et la zone de cache, Gomez a établi la courbe de dispersion par le geai en fonction du type de milieu de cache. Les événements de dispersion vers le milieu ouvert depuis une zone forestière dense étaient très rares, (la figure 44 représente la dispersion vers les 3 types de milieux forestiers). Il faut noter que cette courbe ne correspond pas directement à la dispersion effective par le geai car elle ne tient pas compte de la consommation des graines cachées (si la probabilité de retrouver une cache n'est pas homogène dans l'espace cela peut modifier fortement les courbes de dispersion estimées par Gomez). La dispersion se fait à une beaucoup plus grande distance dans les pinèdes ouvertes naturelles et les pinèdes issues de reboisement que dans les milieux ouverts (*quasi nul*) ou dans les peuplements mixtes de chêne et de pin. Par ailleurs, les événements de dispersion à longue distance vers les pinèdes sont relativement fréquents. Gomez a observé des dispersions à plus de 1 km (une autre étude a montré des événements de dispersion jusqu'à 5 km Johnson *et al.*, 1997). La courbe de dispersion par le geai n'est pas monotone décroissante mais présente des pics. La distance de dispersion est fortement déterminée par la distance entre l'arbre source et les peuplements de pin. Cette particularité de la dispersion du geai, avec des événements de dispersion à grande distance principalement dirigés vers les pinèdes, peut avoir une conséquence importante sur la dynamique des arbres à l'échelle du paysage, en favorisant l'installation dans certains types de milieu.

Conséquences pour la dynamique des paysages

Pour analyser l'impact d'une dispersion préférentielle du geai vers les pinèdes dans le paysage du Larzac, nous avons analysé la distribution des semis de hêtre. Pour le hêtre, l'identification des peuplements sources est possible car ils sont rares et relativement bien identifiés (ce n'est pas le cas pour le chêne, nous limiterons donc notre analyse au hêtre).

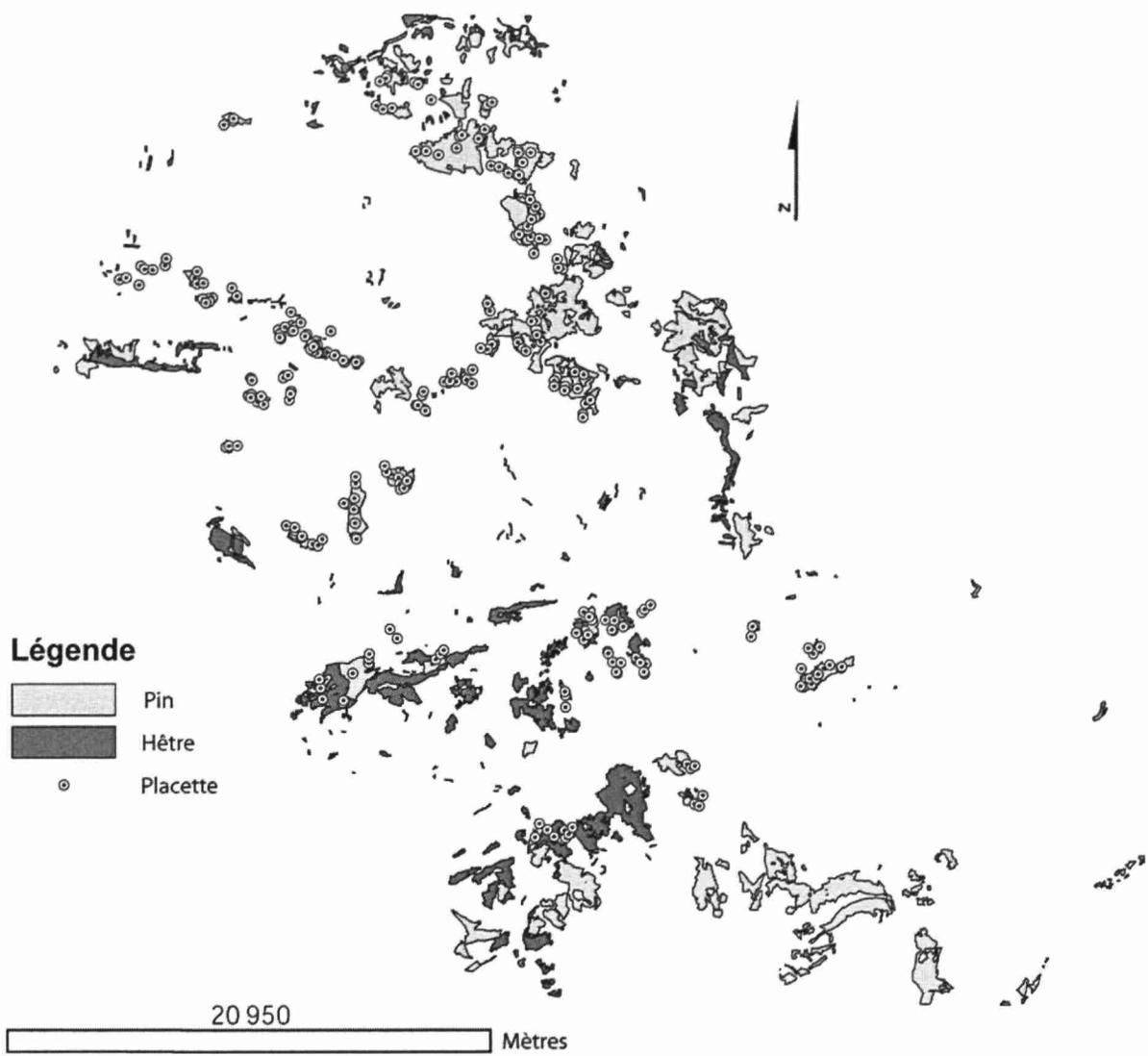


Figure 45 : Carte de la répartition des placettes échantillonnées, et des peuplements de pin et de hêtre sur le Larzac.

Durant l'été 2004, 92 couples de placette ont été échantillonnées par Monique Bouchaud et René Juvie du Cemagref Clermont-Ferrand. Pour chaque couple, une placette a été établie en milieu ouvert et une sous pinède. Les deux placettes sont éloignées d'une distance de moins de 500 mètres en fonction de la configuration locale. Sur chaque placette, un carré de 40m de côté est délimité et la présence de semis de hêtre est notée. La figure 45 représente leur localisation sur le Larzac, ainsi que la localisation des peuplements de hêtre et de pin. La distance au peuplement de hêtre le plus proche est calculée avec le logiciel Arc GIS. Une analyse préliminaire de ces données est présentée ici. Un modèle additif généralisé a été estimé avec une erreur binomiale. La probabilité de présence de semis de hêtre est fonction de la distance au peuplement de hêtre le plus proche après une transformation par une fonction de lissage cubique de la distance (*cubic smoothing spline*). L'utilisation de la fonction de lissage permet de tenir compte de l'existence de pics dans la courbe comme dans l'étude de Gomez (2003). Un modèle différent a été estimé pour les placettes en pinède et les placettes en milieu ouvert. La figure 46 présente les courbes estimées par le modèle. La probabilité d'installation sous pinèdes reste donc relativement importante jusqu'à plus de 2 km, avec un pic à plus de 3 km, alors qu'en milieu ouvert elle est négligeable à plus de 500 m .

Cette analyse est préliminaire et il serait important d'y inclure les effets des facteurs pédologiques et climatiques. Ensuite, nous n'avons pas inclus les très rares semenciers de hêtre isolés, dont il est difficile d'avoir une bonne description de la répartition. Ceci peut donc conduire à une sur-estimation de la distance à la source. Cependant, cette première analyse montre clairement que l'installation du hêtre se fait à beaucoup plus grande distance des peuplements semenciers en pinède qu'en milieu ouvert. Notre analyse porte sur les semis, et intègre donc les différences de survie entre milieux. La plus grande survie du hêtre sous pinèdes que dans les pelouses peut donc expliquer en partie les résultats. Néanmoins, la différence de taux de mortalité n'explique pas que la forme des courbes reliant probabilité d'installation et distance au peuplement de hêtre soit différentes entre milieux. Etant données les distances considérables au peuplement source, l'effet de la dispersion par le Geai est inclus dans ce processus. Sa dispersion préférentielle vers les peuplements de pin peut expliquer aussi une partie de ces résultats.

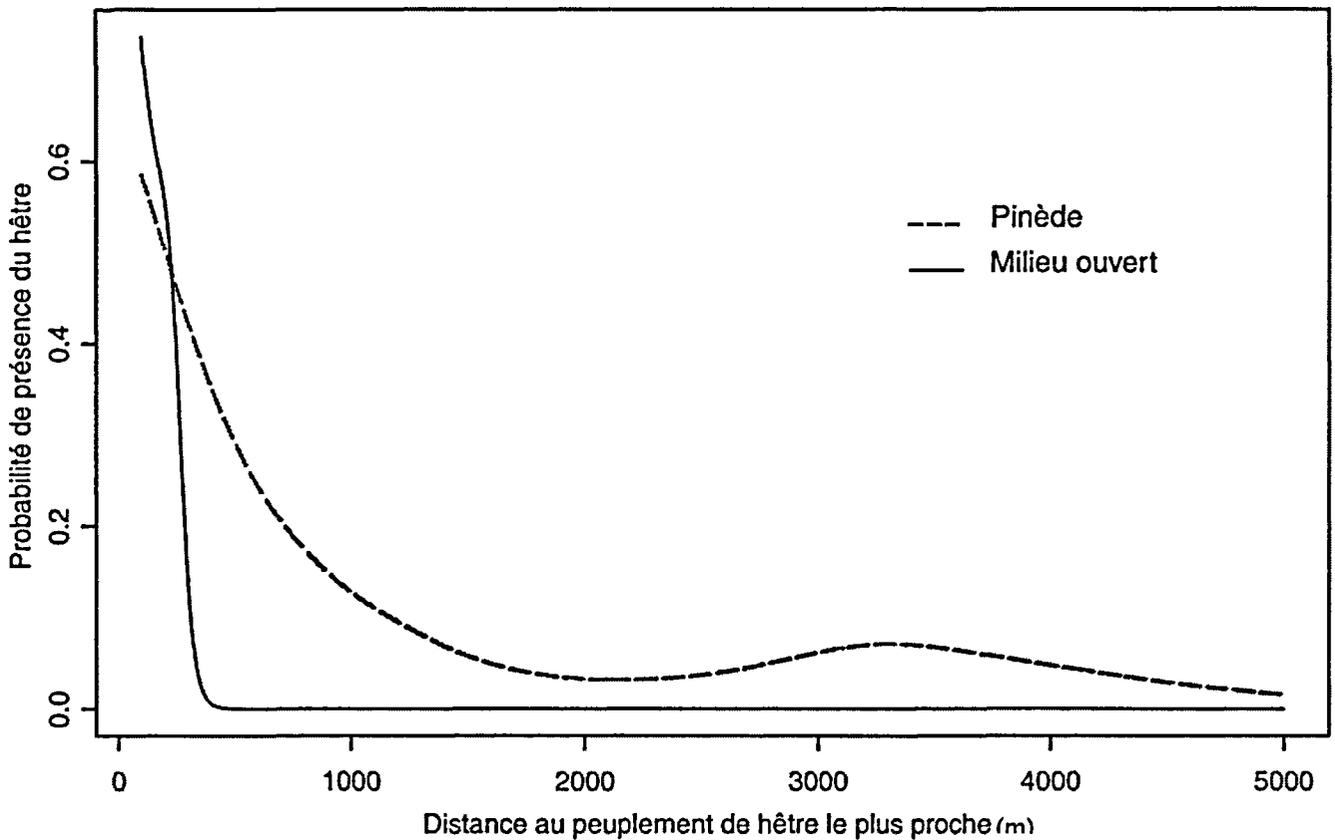


Figure 46: Probabilité de présence de semis ou de perches de hêtre en pinède ou en milieu ouvert en fonction de la distance au peuplement de hêtre le plus proche. Le modèle a été estimé par un modèle additif généralisé, avec une transformation de la distance au peuplement de hêtre par une fonction de lissage cubique.

Dispersion dans une pelouse en cours de colonisation par le pin

La dispersion du geai peut aussi être dirigée vers certains types de microhabitats. La dispersion directionnelle à une échelle fine peut aussi être importante pour la dynamique des plantes car elle détermine le type d'interaction biotique que la plante va connaître au cours de son développement (Lookingbill & Zavala, 2000). Nous avons cherché à analyser l'importance d'une dispersion agrégée à échelle fine par le geai, dans des milieux en cours de colonisation par le pin.

D'après Bossema (1979), le geai cache les graines en utilisant des éléments de la végétation comme point de repère. En particulier, il fait fréquemment ses caches à proximité de repères verticaux, ou dans des zones de transition entre milieu ouvert et milieu fermé. Dans une zone en cours de recolonisation par le pin, avec des pins isolés ou en petit bosquet, ce patron de dispersion peut conduire à une dispersion agrégée du chêne et du hêtre. Le geai est l'agent de dispersion principal si la distance aux sources de graines est suffisamment grande pour interdire la dispersion par les rongeurs (seul le geai disperse à longue distance). Le comportement de cache pourrait conduire à une pluie de graines agrégée autour des pins pionniers (hypothèse de dispersion dirigée vers des repères). Le même type de patron serait observé pour les semis¹. Cependant, ce patron de répartition spatiale des semis peut aussi être le résultat d'une forte survie dans un type d'habitat particulier (hypothèse d'effet de l'habitat). Ces deux hypothèses ne sont pas mutuellement exclusives. Pour analyser l'importance relative de ces deux types de processus, on peut tester des prédictions propres à chaque hypothèse. D'après l'hypothèse de dispersion dirigée, nous prédisons que (i) les semis de hêtre et de chêne devraient être agrégés ensemble car ils sont dispersés tous deux par le geai malgré leurs différences écologiques et (ii) que les semis devraient être agrégés autour des troncs de pin. D'après l'hypothèse d'effet de l'habitat, nous prédisons (i) que le microhabitat autour d'un semis doit être différent du microhabitat autour d'un point choisi au hasard, et (ii) que les semis doivent avoir une meilleure croissance dans les zones d'agrégation. Nous avons premièrement analysé si la

¹ en l'absence de compétition intraspécifique forte, ce qui est le cas à longue distance des sources de graines puisque la densité des semis est très faible.

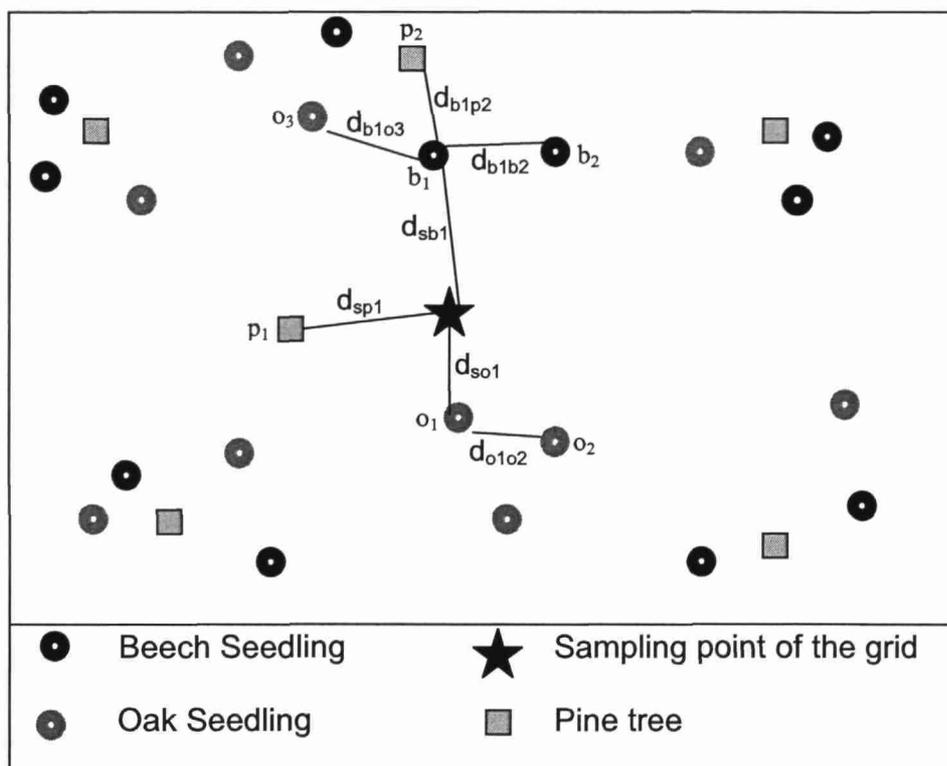


Figure 47: Protocole d'échantillonnage des semis et de mesure de la distance au plus proche voisin. d_{sb1} : distance entre un point d'échantillonnage et le semis de hêtre le plus proche (d_{so1} : pour un chêne); d_{b1b2} : distance entre un semis de hêtre et son voisin le plus proche (d_{o1o2} : pour un chêne) ; d_{sp1} : distance entre un point d'échantillonnage et le pin le plus proche ; d_{b1p2} : distance entre un semis de hêtre et le pin le plus proche ; d_{b1o3} : distance entre un semis de hêtre et le semis de chêne le plus proche.

Espèce	Distance moyenne d_{sb1} ou d_{so1}	Distance moyenne d_{b1b2} ou d_{o1o2}	Nombre de points d'échantillonnage	T_F	T_N
Hêtre	12.1 m	4.2 m	54	11.31 (**)	0.77 (**)
Chêne	4.9 m	1.9 m	53	22.56 (**)	0.71 (**)

Table 3 : Moyenne des distances d_{sb1} , d_{so1} , d_{b1b2} , et d_{o1o2} pour le hêtre et le chêne. Indice d'agrégation spatiale de Besag et Gleaves (** significativement différent d'une répartition spatiale aléatoire, $p < 0,001$).

répartition spatiale des semis de hêtre et de chêne était agrégée dans une pinède en cours de recolonisation (voir annexe 3.2). Puis nous avons testé chacune des prédictions des deux hypothèses.

Pour analyser si la répartition spatiale des semis est agrégée nous avons utilisé une méthode basée sur des points d'échantillonnage, en mesurant la distance d'un point au hasard au semis le plus proche (d_{sb1} sur la figure 47) et la distance de ce semis au semis le plus proche (d_{b1b2}). Nous avons utilisé deux indices T_F et T_N (Ripley, 1981) basés sur ces deux distances pour tester si la répartition est agrégée (voir annexe 3.2).

L'analyse a montré que la répartition des semis de chêne et celle des semis de hêtre sont significativement différentes d'une répartition aléatoire, ceci à cause d'une répartition agrégée (Table 3). Par ailleurs, la mesure de la distance entre un semis de hêtre et le semis de chêne le plus proche (d_{b1o3}) montre que les semis des deux espèces sont agrégés ce qui confirme la prédiction (i) de l'hypothèse de dispersion dirigée. Par contre, les semis de hêtre ne sont pas significativement agrégés au pin ce qui ne confirme pas la prédiction (ii) de l'hypothèse de dispersion dirigée.

Aucune des deux prédictions de l'hypothèse d'effet de l'habitat n'a été confirmée. Premièrement, le couvert végétal ne diffère pas entre un point au hasard et le voisinage d'un semis de hêtre. Deuxièmement, la croissance ne montre pas de corrélation avec le degré d'agrégation du semis (mesuré par un indice voir annexe 3.2).

L'existence d'une répartition spatiale agrégée des semis de chênes dans un peuplement de conifères a déjà été mis en évidence par Lookingbill & Zavala (2000) pour *Quercus pubescens* et *Quercus ilex* et par Frost & Rydin (2000) pour *Quercus robur*. L'origine de ce patron spatial est relativement complexe. Dans cette zone où la grande distance aux sources de graines implique que le geai est l'agent disperseur principal, nous avons montré qu'une des prédictions de l'hypothèse de dispersion dirigée était confirmée (agrégation interspécifique du chêne et du hêtre). Par contre, l'absence d'agrégation entre les semis de hêtre et les pins est en contradiction avec les résultats de Lookingbill & Zavala (2000). Comme nous l'avons présenté plus haut, le comportement de cache du geai n'est pas exclusivement lié aux repères verticaux, il utilise aussi les zones de transition. Le rejet de la prédiction (i) ne remet pas nécessairement en cause une dispersion dirigée du geai. Ce type

de dispersion est peut-être impliqué dans la mise en place de ce patron spatial des semis. Aucune des prédictions de l'hypothèse d'effet de l'habitat n'est confirmée (pas de pourcentage de recouvrement de la végétation particulier autour des semis et pas d'effet du degré d'agrégation sur la croissance). On ne peut pas cependant rejeter définitivement cette hypothèse car notre description du milieu est relativement simple (et beaucoup de facteurs du milieu ont pu être négligés). Un suivi de la survie des semis devrait permettre d'apporter plus d'informations. Une dispersion dirigée par le geai semble possible (ce qui est en partie confirmé par le travail de Gomez, 2003 ; d'après cette étude le geai ferait la majorité de ses caches sous des pins dans une pinède ouverte) mais toute conclusion définitive est impossible.

Conclusion

Dans cette partie, nous avons montré que la dispersion par les animaux dans un paysage hétérogène en déséquilibre était déterminante pour la dynamique des arbres forestiers (Duncan & Chapman, 2002). En effet, que ce soit à l'échelle d'une pelouse envahie par des buissons ou à l'échelle du paysage, la dispersion par les animaux conduit à des distances de dispersion que l'on peut qualifier d'extrêmes par rapport à une simple dispersion barochore. Le geai et les rongeurs conduisent à une installation à plusieurs dizaines de mètres des semenciers en milieu ouvert en moyenne, alors que pour le hêtre une analyse de la dispersion barochore prévoit une dispersion à quelques mètres en moyenne (Sagnard, 2001). Les analyses de Gomez (2003) ont clairement montré que le Geai pouvait disperser à plusieurs kilomètres dans un paysage hétérogène, ceci préférentiellement vers les peuplements de pin. Une analyse préliminaire de la répartition des semis de hêtre sur le Larzac laisse penser que cette dispersion conduit à une installation dans des peuplements de pin jusqu'à de très grandes distances des sources de graines. Ces événements peuvent donc conduire à une dynamique de colonisation du hêtre très rapide dans les pinèdes du paysage fragmenté du Larzac.

Il reste cependant évident que notre connaissance des courbes de dispersion générée par les animaux est encore très faible. En effet, si les interactions plantes-animaux ont été

étudiées depuis longtemps dans le cadre de la pollinisation, principalement à cause de leur importance économique pour les plantes cultivées, les travaux sur la dispersion sont beaucoup plus récents. La dispersion par les granivores a été particulièrement négligée par rapport à la dispersion par les frugivores, car les granivores ont principalement été analysés en tant que prédateur. La dispersion par les animaux est très complexe et ne conduit pas nécessairement à des courbes monotones décroissantes en fonction de la distance aux sources. De plus, il est très difficile d'établir une courbe généralisable à différents paysages. La courbe de dispersion estimée par Gomez (2003) est en effet extrêmement influencée par la structure du paysage. La position par rapport aux sources des types de végétation, vers lesquels le geai disperse préférentiellement, détermine en grande partie les distances de dispersion observées. Par ailleurs, la courbe de dispersion d'une espèce est la somme des courbes de dispersion de plusieurs agents de dispersion, la description du patron de cache d'un des disséminateurs n'est donc pas suffisante. La modélisation de la dispersion des espèces d'arbre forestier par les animaux dans un paysage hétérogène représente donc un défi majeur. Il me semble qu'une étape importante de ce travail est de lier les études décrivant le comportement des animaux et le patron de répartition des semis. Pour pouvoir faire un pont entre ces deux éléments, une connaissance précise des taux de germination et de mortalité dans les grands types de végétation du paysage est indispensable.

Enfin, nous avons vu qu'il est déterminant de replacer l'étape de la dispersion dans le cycle démographique (Houle, 1995 ; Schupp & Fuentes, 1995). En effet, l'arrivée de graines dans un site ne conduit pas nécessairement à l'établissement de populations matures. Par exemple, pour l'installation en pelouse, la présence de buissons conditionne la possibilité de l'installation du hêtre et du chêne. La dynamique de colonisation doit être analysée à la lumière des connaissances acquises sur chacune des étapes du cycle démographique. Pour l'installation en pelouse, il semble par exemple que la colonisation est principalement déterminée par le nombre de semenciers présents et par la surface couverte par les buissons. La dispersion représente une contrainte relativement faible sur la colonisation par rapport à ces deux autres contraintes.

C'est en replaçant la dispersion dans le cycle démographique que le concept de dispersion directionnelle a été défini (Harper, 1977). La direction directionnelle est définie

comme une dispersion dirigée vers un habitat où la survie (et plus généralement la valeur sélective) est plus forte que dans le reste du paysage. L'existence de ce type de dispersion est généralement analysée sous l'angle d'un mutualisme plantes/animaux. Le couple geai et chêne a souvent été présenté comme un mutualisme. A la lumière de nos résultats on peut se demander si cette vision est justifiée. En effet, le geai disperse préférentiellement les glands vers les pinèdes or nous avons montré que la survie des semis de chêne à l'ombre sous le couvert des pinèdes est faible (chapitre 2).

Conclusion

Le paysage du Larzac

La dynamique du chêne et du hêtre est à replacer dans le cadre d'un paysage en pleine transformation. Il ne subsistait à la fin du XIX^{ème} siècle plus que de rares boisements et des arbres isolés en bordure de champs ou au milieu des parcours. Ces peuplements ont généralement été soumis à une gestion en taillis pour le bois de chauffage depuis une période ancienne. Le chêne était l'espèce ligneuse la plus fréquente sur presque tout le causse ; le pin sylvestre n'était présent qu'au Nord-Est du plateau et le hêtre était rare et localisé dans les zones périphériques. La plupart des boisements étaient ouverts et hétérogènes.

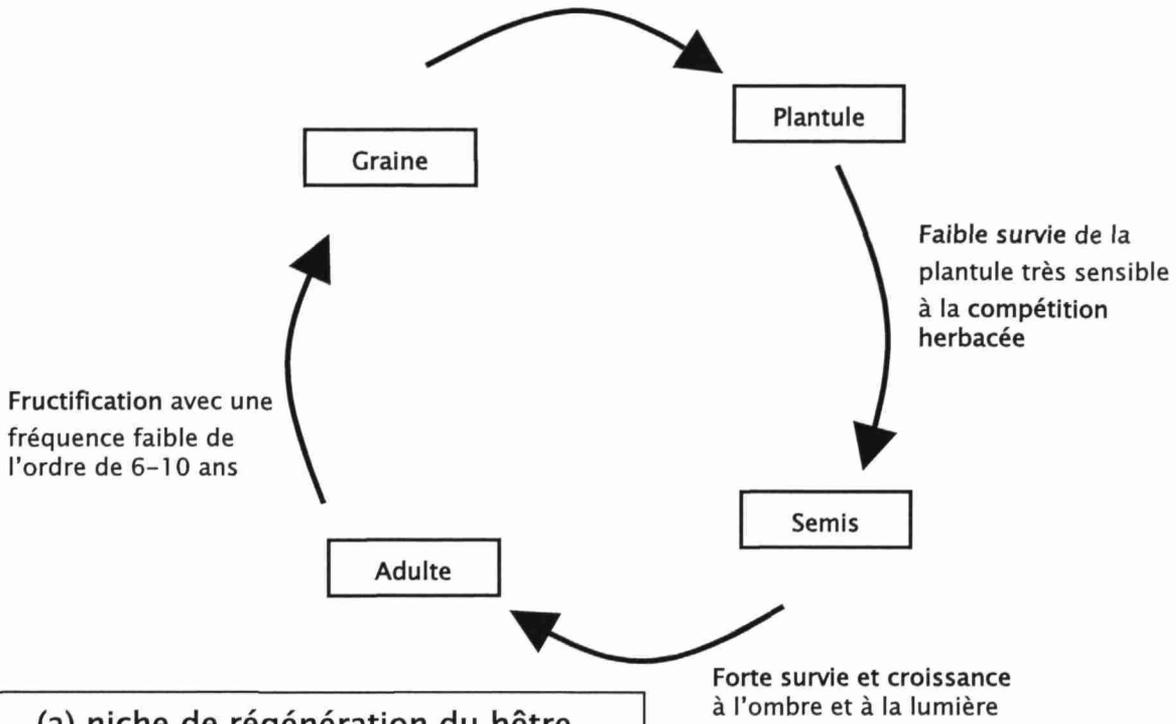
L'abandon de la céréaliculture au XIX^{ème} siècle a libéré un vaste espace de parcours pour les troupeaux, contribuant ainsi à diminuer la charge pastorale. La modernisation de l'agriculture dans les années soixante a mis l'accent sur l'alimentation en bergerie et a conduit à délaisser de nombreux parcours (une description plus complète du paysage et de l'histoire des activités humaines est faite dans le chapitre 1).

Le paysage du Larzac est aujourd'hui constitué d'une mosaïque de milieux ouverts et de milieux forestiers. Les zones ouvertes sont principalement des pelouses, la plupart du temps plus ou moins envahies par des buissons ou même des arbres. Les chênes adultes y sont souvent présents et les semis de chêne très fréquents. Les chênaies qui représentent la majeure partie des milieux forestiers s'étendent sous forme de boisements très hétérogènes et ouverts ; ils ne sont presque plus utilisés pour le bois de chauffage. Les peuplements de hêtre restent rares et localisés dans des zones périphériques du plateau ; localement, des semis s'installent dans les zones de parcours. Les pinèdes ont beaucoup progressé, de manière spontanée pour le pin sylvestre dans l'est du causse et par plantation pour le pin noir. Dans ces deux types de pinèdes, les semis de hêtre et de chêne sont assez fréquents en sous-étage.

Pour comprendre la dynamique du hêtre et du chêne, nous avons analysé quelques aspects importants de la niche de régénération de ces deux espèces. Nous reviendrons sur les informations acquises en analysant leurs implications pour la dynamique passée et future du paysage. Nous comparerons aussi nos résultats à la description classique de la niche des

Dissémination à relativement faible distance en milieu ouvert, événements de dispersion à longue distance vers les pinèdes par le geai.

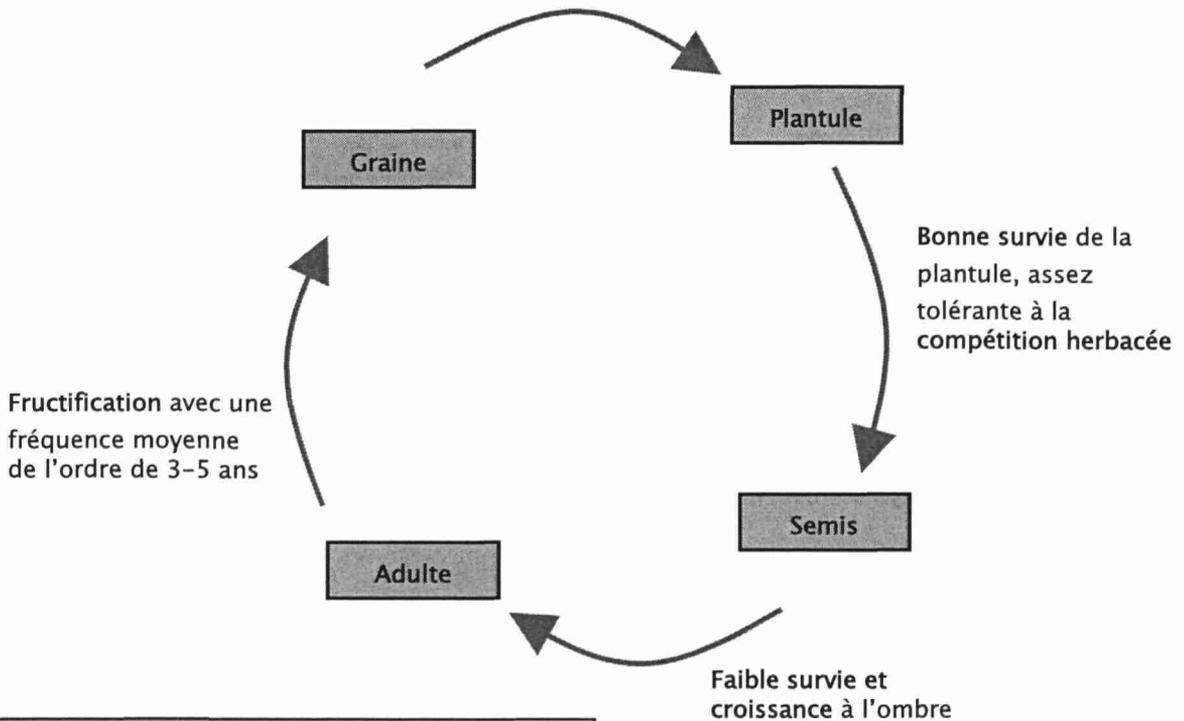
Taux de germination très variable, forte sensibilité aux parasites (champignon notamment).



(a) niche de régénération du hêtre

Dissémination à relativement grande distance en milieu ouvert, événements de dispersion à longue distance vers les pinèdes par le geai.

Taux de germination très variable, forte sensibilité aux parasites (champignon notamment).



(a) niche de régénération du chêne

Figure 48 : Représentation schématique des informations sur la niche de régénération du hêtre et du chêne

arbres forestiers selon un axe de tolérance à l'ombre et selon un axe de capacité de dissémination. Nous avons vu dans l'introduction que la description de la niche d'une espèce est influencée par notre définition (la régénération dans des milieux ouverts soumis à un pâturage ovin fait ou non partie du système « naturel ») et nos conceptions du fonctionnement (équilibre ou non) du système d'étude. Une facette originale de cette étude est de ne pas se limiter à la régénération dans des peuplements forestiers. Nous l'avons aussi analysé dans des milieux ouverts soumis à un pâturage par des ovins. Cette approche trouve sa justification dans le modèle de Vera, qui montre que la séparation entre forêt et systèmes pâturés est une invention récente. Par ailleurs, le contexte sub-méditerranéen est aussi une originalité de notre étude en comparaison avec la majorité des études de la dynamique forestières qui sont conduites dans des systèmes tempérés.

Niche de régénération du hêtre et du chêne

Un choix important de notre étude a été de considérer la niche de régénération au stade plantule et au stade semis. En effet, les stratégies écologiques des espèces peuvent être totalement différentes entre ces deux stades. Les études de la dynamique forestière ont souvent négligé l'importance des stades juvéniles (plantule) pour se focaliser sur les arbres adultes ou au mieux sur le stade semis (voir la revue bibliographie de Clark *et al.* 1999a). Pourtant, le taux de mortalité le plus important est observé dans la phase juvénile, ce qui implique que c'est la phase où l'espèce subit les plus fortes contraintes démographiques et donc où les forces sélectives sont très fortes. Les informations recueillies sur la niche de régénération du hêtre et du chêne sont résumées dans la figure 48.

Tolérance à l'ombre et dynamique dans les pinèdes

Au stade plantule, le hêtre et le chêne ont une survie équivalente à l'ombre. Au stade semis, par contre, le hêtre a un net avantage par rapport au chêne en termes de croissance et de survie à tous les niveaux d'éclairement. Compte tenu de sa vitesse de croissance, de sa

forte survie, il est probable que le hêtre remplace progressivement le pin. Le chêne, par contre, ne pourrait pas s'installer dans les pinèdes en l'absence de perturbation ; l'importante « banque » de semis n'est que transitoire. Ces résultats remettent en cause le schéma classique de succession selon lequel le chêne remplaçait le pin et le hêtre restait limité à des sites marginaux sur le plateau (voir Dupias, 1966).

Contrairement aux études Nord Américaines (Kobe *et al.*, 1995; Lin *et al.*, 2001; Lin *et al.*, 2002; Pacala *et al.*, 1994; Wyckoff & Clark, 2000, 2002), nous ne trouvons pas de ségrégation de niche entre espèces le long d'un gradient de tolérance à l'ombre. Notre étude ne porte que sur deux espèces, cet échantillon n'est donc pas suffisant pour remettre en cause l'importance du gradient de tolérance à l'ombre pour la ségrégation des niches des arbres. Néanmoins, il est intéressant de discuter pourquoi ce résultat classique ne se retrouve pas sur ces espèces. Premièrement, les études Nord-Américaines citées précédemment ont généralement comparé des espèces de stades de succession très contrastés, ce qui n'est pas le cas ici. Seule une étude en milieu tropical qui a testé l'existence d'un gradient de tolérance à l'ombre entre espèces de stade de succession proches a conclu à l'existence d'un tel gradient (Bloor & Grubb, 2003). Cette explication n'est donc pas totalement satisfaisante. Deuxièmement, notre étude a été réalisée en milieu Méditerranéen où les contraintes peuvent être totalement différentes de celles des milieux tempérés, où les études précédentes ont été réalisées. Nous discuterons plus bas du rôle du contexte climatique dans l'analyse de la ségrégation de niche entre espèces d'arbre.

Dynamique en milieu ouvert et importance du « modèle de Vera »

L'analyse de la niche de régénération dans le paysage nous a amené à étudier la dynamique dans des milieux de pelouse avec des buissons dispersés et une pression de pâturage proche de celle proposée par Vera dans son modèle. Notre étude a montré qu'au stade plantule, le hêtre ne survit pas dans la pelouse (et ce, même en l'absence de pâturage) ; il ne peut s'installer que dans la zone centrale des buissons. Le chêne, en l'absence de pâturage, a une survie non nulle dans la pelouse, plus ou moins forte suivant les conditions climatiques de l'année (stress hydrique). Il a aussi une meilleure survie que le hêtre sous toute la canopée du buisson.

Importance de la compétition herbacée

Nous avons montré que la compétition avec les herbacées est déterminante pour la dynamique comparée de ces deux espèces. Le chêne a un large avantage par rapport au hêtre car il est très tolérant à la compétition herbacée (principalement pour l'eau). Les stratégies (morphologie racinaire, courbe de vulnérabilité, ...) du chêne semblent très efficaces pour la régénération dans des milieux avec une forte densité d'herbacées. La régénération du chêne pourrait donc avoir été liée aux grands herbivores qui maintenaient ce type de milieux ouverts dans le passé. Le paradoxe de l'absence de ségrégation de niche de ces deux espèces par rapport au gradient de tolérance à l'ombre semble donc se résoudre quand on tient compte de la tolérance à la compétition herbacée (ou plus généralement au stress hydrique). Il est possible que les différences entre espèces de fin et de début de succession soient largement le résultat d'un compromis entre une stratégie de tolérance à la compétition herbacée et une stratégie de tolérance à l'ombre. Pour décrire la niche des arbres, il est possible qu'il soit nécessaire de tenir compte d'autres axes que la tolérance à l'ombre, par exemple la tolérance à la compétition avec les herbacées (voir aussi Michalet, 2001 qui propose un schéma de stratégie à 4 pôles). Il serait intéressant de tester si une ségrégation des niches d'arbres de différents stades de succession sur la base d'un gradient de tolérance à l'ombre-tolérance à la compétition herbacée est généralisable.

Deux raisons peuvent expliquer pourquoi l'importance de la compétition herbacée a été largement ignorée dans les grands théoriques de dynamique forestière. Premièrement, la grande majorité des études ont été conduites dans des conditions climatiques tempérées, globalement peu stressantes, en particulier avec un stress hydrique assez peu important (Canham, 1989; Lin *et al.*, 2001; 2002; Pacala *et al.*, 1996; Wyckoff & Clark, 2002). Dans ces milieux, l'effet de la compétition herbacée pourrait être moins important, que dans la zone des Causses (et plus généralement les milieux sub-Méditerranéens et Méditerranéens voir Zavala *et al.*, 2000). Zavala *et al.* (2000) ont par exemple proposé qu'en milieu Méditerranéen, la différence de niche entre *Quercus ilex* et *Pinus halepensis* s'explique par des différences de tolérance à l'ombre, mais aussi par des différences de tolérance au stress hydrique. Deuxièmement, peu d'études se sont intéressées à la régénération d'espèces

d'arbres forestiers (de milieu ou de fin de succession) dans des milieux ouverts soumis au pâturage avec une densité importante d'herbacées. Il est vraisemblable qu'un tapis d'herbacées de pelouse soit beaucoup plus compétitif (en particulier pour l'eau) que des herbacées de sous bois ou de trouée forestière. Le fait de se placer dans le cadre du modèle de dynamique de la végétation de Vera est donc fondamental pour notre approche de la niche.

Importance de la facilitation pour la régénération

L'importance de la compétition herbacée et de la pression des herbivores explique la dominance des processus de facilitation dans la dynamique d'installation des arbres en milieux ouverts. Outre la facilitation par effets de protection du pâturage par les buissons qui étaient déjà connus (Rousset & Lepart, 2000), nous avons montré un effet de facilitation indirecte de la survie des plantules de hêtre par l'ombre des buissons qui limite la compétition herbacée. Pour le chêne, la facilitation indirecte ne semble pas impliquée, principalement à cause de sa plus forte tolérance à la compétition herbacée. L'existence d'un processus de facilitation indirecte dans un système d'interactions buisson-herbacée-plantule pourrait être fréquent pour les espèces ayant une forte tolérance à l'ombre et une faible tolérance au stress hydrique (Figure 49). De manière générale, il est possible que le processus de facilitation soit plus fréquent pour les espèces peu tolérantes aux stress (voir le travail de Liancourt *et al.*, in press pour les espèces herbacées).

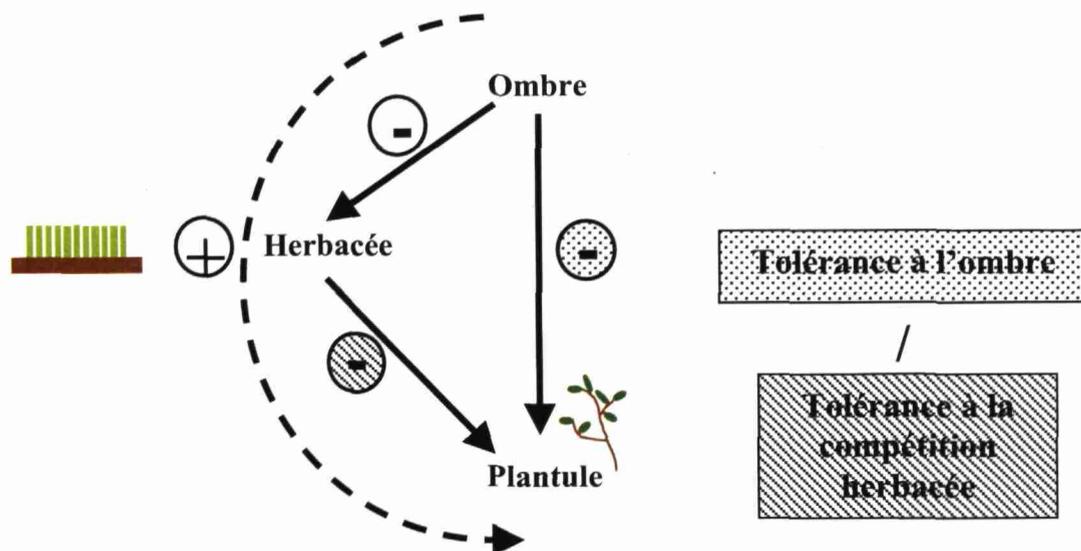


Figure 49: Un effet facilitatif indirect (flèche pointillée) apparaît dans un système avec des effets négatifs de l'ombre et des herbacées (flèches continues). Importance de la tolérance à l'ombre relative des herbacées et de la plantule pour la résultante des interactions. D'après Levine (1999).

Les processus de facilitation sont plus fréquents dans des conditions stressantes (Callaway *et al.*, 2002). Pour une espèce donnée, ces dernières peuvent être le résultat soit de conditions généralement stressantes (stress hydrique de la zone méditerranéenne, forte pression des herbivores), soit de conditions stressantes pour l'espèce en fonction de sa niche. Il a par exemple été montré que les processus de facilitation pour la régénération de *Pinus sylvestris* étaient plus importants en limite de son aire de répartition (Castro *et al.*, 2004). Le hêtre se situe aussi dans une zone relativement marginale par rapport à son aire de répartition, où les contraintes hydriques sont fortes pour cette espèce. Il est cependant possible que ces processus de facilitation soient importants dans toute son aire de répartition (sa survie en pelouse est également nulle dans la région de la Chaîne des Puys, Coll *et al.*, 2003). En effet, l'installation du hêtre dans des pelouses buissonnantes correspond à une situation extrême en terme de compétition. L'installation d'espèces de milieu et de fin de succession dans des milieux ouverts soumis à une forte pression de pâturage (les milieux décrits dans le modèle de Vera) serait donc fortement liée aux processus de facilitation car ces espèces seraient peu adaptées au pâturage et/ou à la compétition des herbacées. Ces processus permettraient donc à une espèce de s'installer dans un milieu auquel elle est mal adaptée, conduisant à une extension de la niche réalisée par rapport à la niche fondamentale....

Évitement de l'ombre et régénération dans les buissons

Nous avons discuté des stratégies de tolérance à l'ombre sous un couvert de pin avec des trouées plus ou moins larges. Néanmoins, l'ombre a aussi un effet négatif sur l'installation en buisson. Rousset & Lepart (2000) ont montré que si les buissons ont un effet facilitatif au stade plantule et jeune semis, ils ont ensuite un effet négatif sur la croissance. En présence d'herbivores, les buissons sont les seuls microsites où l'installation du chêne est possible. Ce type de régénération est donc très important pour une espèce qui ne s'installe pas sous forêt et il est possible que des stratégies de croissance et de développement architectural efficaces sous buissons aient été sélectionnées. Une forte croissance à l'ombre serait efficace quand la lumière est rapidement accessible, car la limite de la canopée est proche (comme dans les buissons par exemple). Par contre, cette stratégie d'évitement de l'ombre (Henry & Aarssen, 1997, 2001) ne serait pas efficace en sous-étage d'un peuplement forestier où l'accès à la ressource lumineuse est beaucoup plus lointain. Cette stratégie d'évitement de l'ombre serait, d'après (Henry & Aarssen, 1997, 2001), différente de la stratégie des espèces pionnières qui auraient une forte croissance à pleine lumière. Il est donc possible que les stratégies face à la lumière soit mieux décrites sur un plan avec trois pôles : tolérance à l'ombre, évitement de l'ombre et forte croissance en pleine lumière. La stratégie d'évitement de l'ombre pourrait être particulièrement liée aux espèces se régénérant fréquemment par l'intermédiaire de ligneux bas facilitateurs.

La dispersion animale

Le chêne a une fructification plus fréquente que le hêtre (Kantorowicz, 2000). Il a aussi une meilleure capacité de dispersion en milieu ouvert. Cette capacité du chêne représente un autre avantage par rapport au hêtre pour expliquer sa plus forte dynamique en milieu ouvert. La dispersion est généralement considérée comme une dimension importante de la niche des arbres forestiers. Rees *et al.* (2001) proposent que, outre l'axe de tolérance à l'ombre, les espèces d'arbres puissent se différencier entre espèces à forte capacité de colonisation (la dispersion étant souvent déterminante) et espèces à forte capacité compétitrice. Une base de cette hypothèse est que les espèces à graines lourdes ont de fortes capacités compétitrices mais de faibles capacités de dispersion. Pour les espèces

dispersées par les animaux, ce patron ne s'applique pas directement. Le chêne, qui a la graine la plus lourde, a également les meilleures capacités de dispersion. Pour ces espèces, l'existence d'un compromis entre la tolérance à l'ombre et la dispersion nous semble peu probable.

Les différences de capacité de dispersion par les animaux sont néanmoins extrêmement importantes pour décrire la niche des arbres, et leur importance a été largement ignorée dans les modèles de dynamique forestière ou de paysage. En effet, pour les deux espèces, le comportement du geai aboutit à une dispersion dirigée principalement vers les peuplements de pin. La préférence du geai pour les glands pourrait conduire à une dispersion à longue distance plus fréquente pour le chêne que pour le hêtre. Par contre, les implications pour la dynamique dans le paysage seraient totalement différentes pour le hêtre et le chêne. Pour le hêtre, cette dispersion dirigée pourrait permettre l'installation d'individus à longue distance des semenciers. Une fois ces premiers individus devenus reproducteurs, la dynamique du hêtre dans la pinède serait rapide. Au contraire, pour le chêne, la dispersion dirigée vers les pinèdes ne conduirait pas au recrutement de semenciers en l'absence de perturbation.

Dimensions non étudiées de la niche

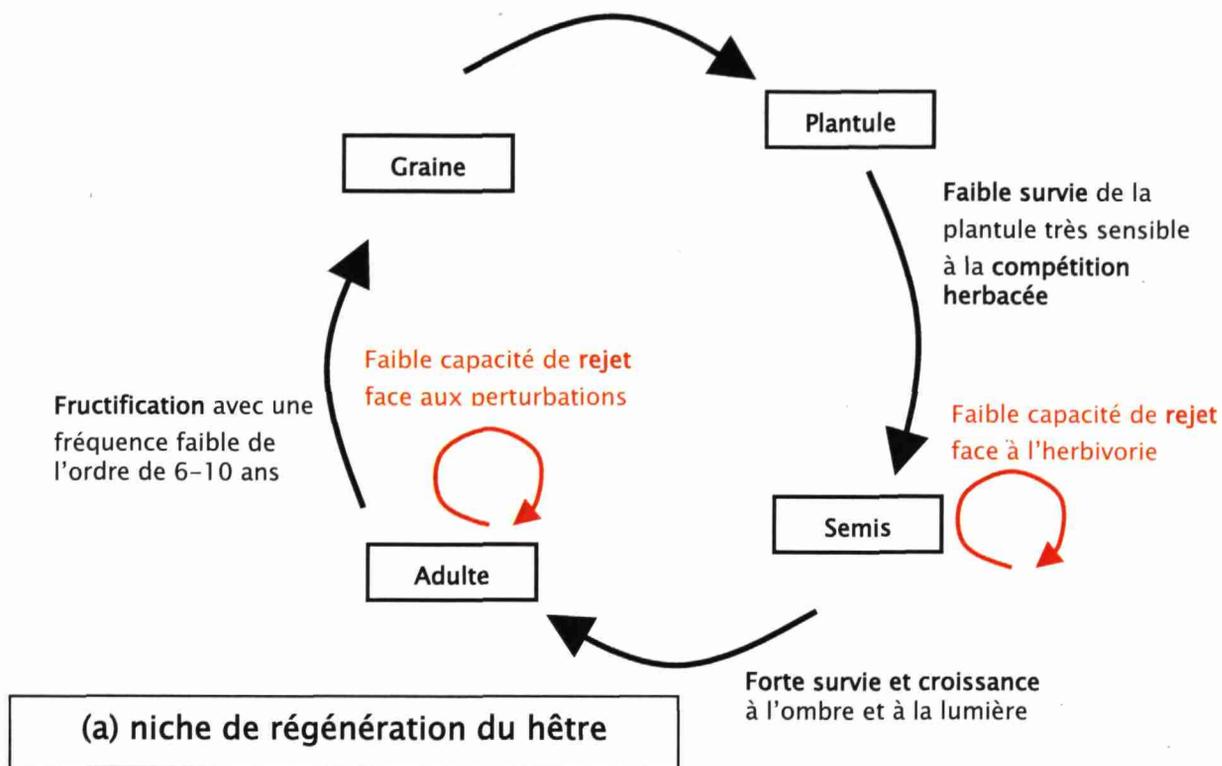
Nous avons eu une approche assez générale de la niche de régénération des deux espèces. Cependant des dimensions importantes ont échappé à notre étude. Il est important de discuter leur importance pour la dynamique du paysage.

Compétition pour les nutriments

Dans cette étude, nous n'avons pas traité de la compétition pour les nutriments qui peut pourtant être très importante (Finzi & Canham, 2000). Mais là aussi, le contexte de l'étude modifie fortement l'importance que l'on accorde à ce facteur. Par exemple, dans les zones à forte pluviométrie (forêt tropicale ou tempérée humide), la disponibilité des nutriments du sol peut être très variable et très limitante. Dans ce type de milieu, la capacité à acquérir les nutriments peut être déterminante. Par exemple, dans une forêt tempérée humide de Nouvelle-Zélande, le phosphore et l'azote expliquent une plus grande partie de

Dissémination à relativement faible distance en milieu ouvert, événements de dispersion à longue distance vers les pinèdes par le geai.

Taux de germination très variable, forte sensibilité aux parasites (champignon notamment).



Dissémination à relativement grande distance en milieu ouvert, événements de dispersion à longue distance vers les pinèdes par le geai.

Taux de germination très variable, forte sensibilité aux parasites (champignon notamment).

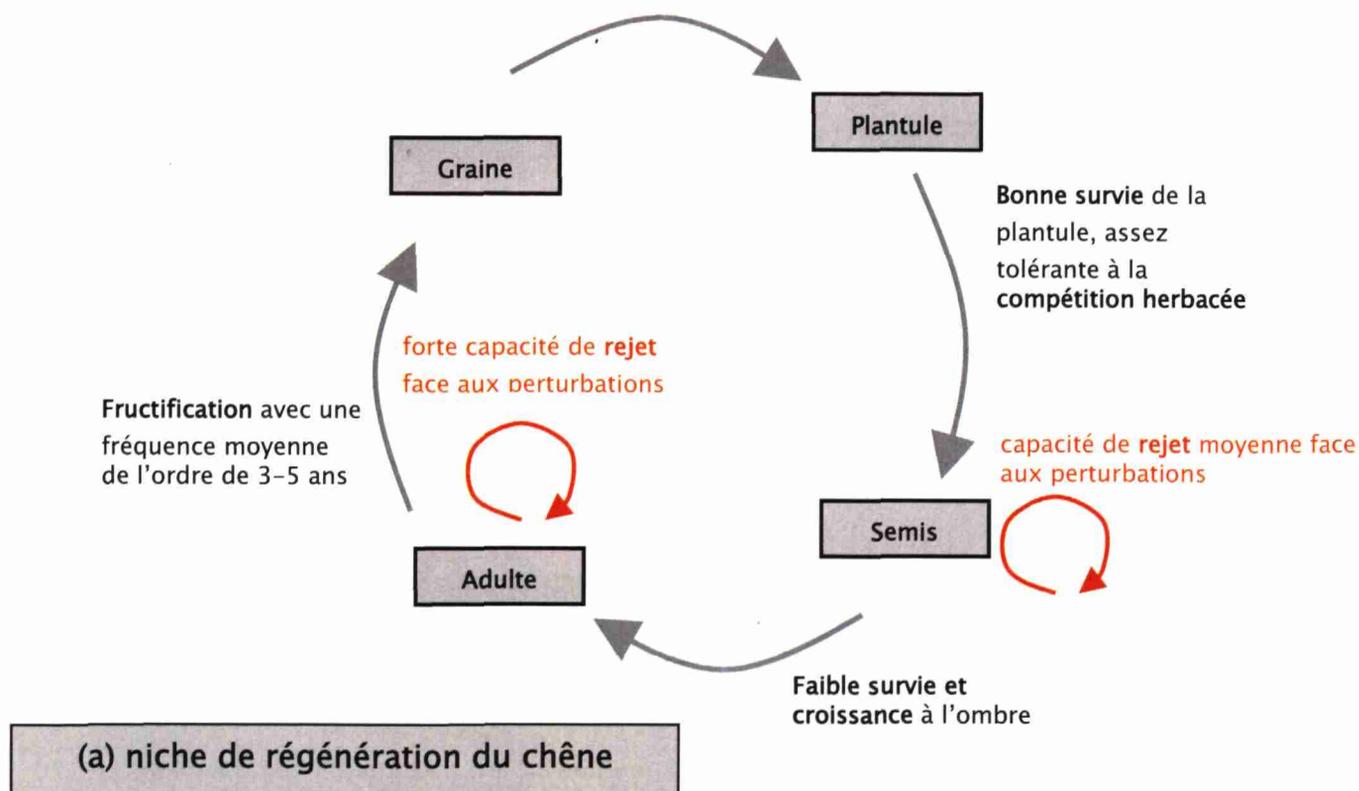


Figure 50 : La niche de régénération du hêtre et du chêne avec les différences de capacité de rejet.

la variation de croissance que l'éclairement (manuscrit en préparation avec David Coomes). Dans notre système, on peut se demander quelle est l'importance des nutriments pour la dynamique des espèces. Il est clair qu'en forêt ou en pelouse, la compétition ne se fait pas uniquement pour la lumière et l'eau mais aussi pour l'azote (Coll *et al.*, 2004). Il reste à connaître l'importance de ce facteur dans un milieu où le stress hydrique est très important. Dans le chapitre 3, nous avons proposé que le hêtre ait une stratégie racinaire plus efficace que le chêne pour utiliser les nutriments du sol qui sont concentrés dans les premiers horizons. Il est possible que dans des milieux pauvres en nutriments, la stratégie racinaire du hêtre soit efficace.

Les perturbations et la capacité de rejet

De nombreuses études ont insisté sur la nécessité de prendre en compte une autre dimension de la niche des arbres : les perturbations¹ (Bellingham, 2000; Lavorel & Chesson, 1995 ; Loehle, 2000 ; Pickett *et al.*, 1989). Il nous paraît important d'analyser ici les capacités de réaction des espèces d'arbres aux différents types de perturbations. Les perturbations importantes à prendre en compte dans la zone des Causses sont les feux (nombreuses traces de feu sur les Causses Quilès *et al.*, 2002), les chablis et les coupes de bois par les populations humaines (ces coupes sont importantes depuis le néolithique). Ces trois types de perturbation renvoient principalement aux capacités de rejet. Très peu d'études se sont intéressées aux capacités de rejet des arbres adultes après une perturbation importante, ceci en grande partie à cause de difficultés méthodologiques (Bond & Midgley, 2001). La capacité de rejet varie fortement avec les stades de vie et la sévérité de la perturbation. Bond & Midgley (2001) considèrent que la niche de persistance liée à une forte capacité de rejet peut pourtant être très importante pour comprendre les stratégies des arbres. Nous n'avons pas travaillé sur cette question. Il n'y a pas d'étude comparative quantitative sur les capacités de rejet de souche du hêtre et du chêne pubescent. D'après les connaissances des gestionnaires forestiers, le chêne aurait une meilleure capacité de rejet que le hêtre (Del Tredici, 2001). Cette différence de capacité de rejet de souche entre le hêtre et le chêne peut être très importante pour comprendre leur dynamique passée dans un

¹ D'après Pickett *et al.* (1989) « Disturbance is a change in the minimal structure caused by a factor external to the level of interest »

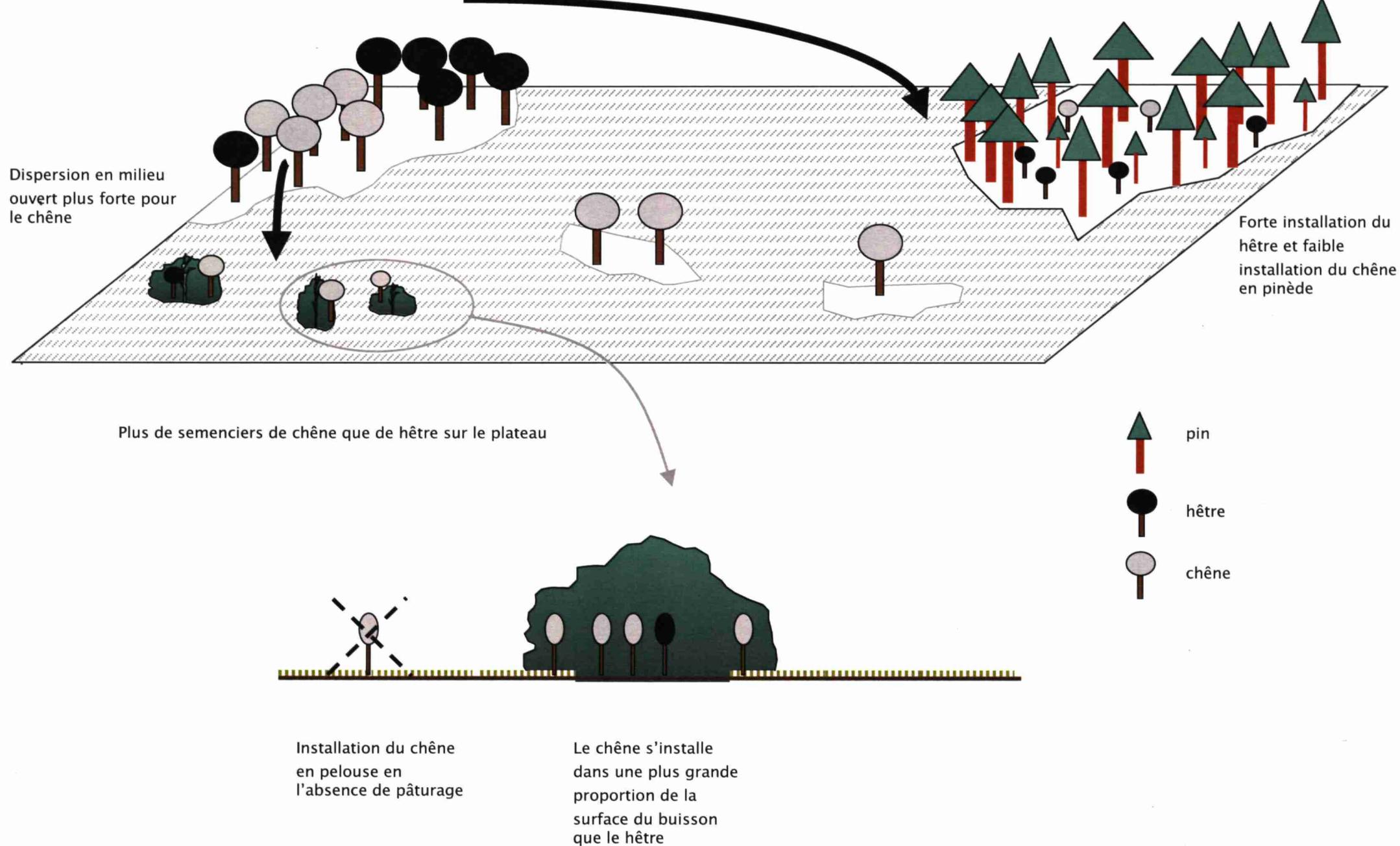


Figure 51 : Représentation schématique de la dynamique du hêtre et du chêne dans le paysage

paysage utilisé par les populations humaines depuis très longtemps. Ceci nous amène à décrire les niches de régénération des deux espèces en incluant les différences de capacités de rejet sur la figure 50. Il est probable que les fortes capacités de rejet du chêne lui permettent de réagir à la perturbation. En cas de perturbation du peuplement de pin (par exemple coupe), un remplacement par le chêne serait peut être possible, alors que le hêtre serait plus souvent éliminé par la perturbation. Ce dernier point reste à étudier.

Le cadre conceptuel de description de la niche des espèces arborées pourrait donc être composé des dimensions suivantes : la tolérance à l'ombre (pas forcément simplement bipolaire), la dispersion, les capacités de rejet, la tolérance au stress hydrique, et les capacités d'acquisition des nutriments. Il est probable que l'importance de chacune de ces dimensions soit fonction du contexte local : fort stress hydrique ou non, nutriment du sol très limitant, fort niveau de perturbation ou non ... C'est-à-dire qu'il serait difficile de définir les dimensions de la niche de manière générale pour toutes les conditions possibles.

Dynamique d'un paysage en déséquilibre

Les informations acquises sur la niche de régénération du hêtre et du chêne sont replacées dans le cadre de la dynamique du paysage du Larzac sur la figure 51. Notre approche de la dynamique de ce paysage a été résolument orientée vers une analyse démographique des espèces dominantes. Cette approche a des implications pour la compréhension de la dynamique du paysage et pour la description de la niche des arbres en relation avec leur démographie.

Approche de la transformation du paysage

Nous avons choisi d'analyser la dynamique du paysage à partir de la dynamique des espèces dominantes en contraste avec une description de la dynamique du paysage par l'étude des changements de type de végétation (par exemple les études par matrice de transition, voir Lepart et Escarre 1983 pour une présentation synthétique). Notre approche

permet en effet d'analyser directement les processus démographiques et leur impact sur la dynamique du paysage. Par ailleurs, dans cette étude, nous avons proposé certains traits fonctionnels simples permettant d'expliquer les différences de dynamique démographique entre espèces. Une approche démographique de l'étude de la transformation du paysage permet d'avoir une analyse plus générale, moins limitée à un contexte particulier. Cette approche trouve aussi son origine dans la conviction que pour analyser la dynamique d'un paysage en relation avec les activités humaines, il est nécessaire d'avoir une analyse fine du fonctionnement écologique du paysage, à l'échelle des interactions.

Notre analyse a montré l'impact des activités humaines passées sur la distribution actuelle des arbres. La dominance du chêne sur l'ensemble du plateau serait le résultat de la forte pression de pâturage qui a été dominante sur le Larzac depuis le début de l'élevage. Mais surtout, le chêne a vraisemblablement été favorisé par les coupes de bois de chauffage et la gestion en taillis par les populations locale depuis le début de l'installation de l'Homme. Le hêtre serait par contre limité par ce type de gestion forestière. Nous pouvons donc proposer l'hypothèse que le début des activités humaines sur le plateau et l'impact des grands herbivores sauvages auraient pu limiter la recolonisation du hêtre après la dernière période glaciaire. Un peuplement de hêtre important n'aurait donc jamais pu se mettre en place, la répartition de cette espèce étant fortement contrainte par l'action de l'homme depuis plus de 5000 ans. La déprise agricole et la diminution de la pression humaine sur l'utilisation actuelle du bois de chauffage pourraient permettre une dynamique forte du hêtre et du chêne dans les pinèdes dont la superficie augmente. Le chêne, mieux représenté que le hêtre sur le plateau, peut avoir une dynamique très forte dans les milieux ouverts. Le hêtre a un net avantage dans les pinèdes qui occupent une surface de plus en plus grande. Le chêne et le hêtre sont donc loin d'être en équilibre avec le milieu et le paysage devrait se modifier fortement dans un avenir proche. Les schémas d'évolution possible de ce paysage dépendent fortement des futurs choix de gestion.

Une question reste cependant en suspens dans notre étude : c'est la dynamique propre des peuplements de hêtre et de chêne. Dans cette étude, nous avons considéré les boisements de chênes et de hêtre uniquement comme des sources de graines et nous ne nous sommes pas intéressés à leur dynamique propre. Ceci est largement justifié pour le

hêtre car ces peuplements sont assez rares et leur dynamique interne est lente et tend probablement au renouvellement faute de concurrence possible. Pour la chênaie, la question de son remplacement par le hêtre, en l'absence de perturbation, se pose. Nous n'y avons pas observé de semis de hêtre. Ceci peut être le résultat de prospections insuffisantes ou d'une absence de dissémination du hêtre dans ces milieux où la prédation importante des graines laisserait peu de chances au geai de conserver des caches intactes (voir Gomez, 2003). La question du maintien ou de la régénération du chêne est toutefois posée dans un contexte où le pin progresse. Dans ce cadre, Vera (2000) a proposé que la large répartition du chêne à travers l'Europe puisse être analysée comme le résultat des perturbations passées par les grands herbivores sauvages au début du Quaternaire, puis par les herbivores domestiqués et la gestion forestière en taillis.

Place de la gestion dans la dynamique du paysage

L'avenir du paysage sur le Larzac est en partie déterminé par la dynamique spontanée des espèces mais il est aussi fortement influencé par la gestion humaine encore très importante. La dynamique du hêtre dans les pinèdes est en particulier largement fonction des choix de gestion des propriétaires. En effet, la gestion par coupe rase et plantation de pin bloque toute dynamique du hêtre. C'est un mode de gestion encore largement répandu sur le plateau, dans les peuplements de pin noir. Dans les accrues naturelles de pin sylvestre, l'absence de gestion forestière laisse par contre penser que la dynamique du hêtre peut aboutir à une installation durable de cette espèce. On voit donc que pour sa dynamique dans les pinèdes, le choix du gestionnaire est déterminant. La faible rentabilité des peuplements de Pin, devrait le pousser à tenir compte de cette dynamique naturelle, voire à la favoriser. Il faut à cette occasion souligner le travail d'un forestier comme Prioton, qui avait reconnu l'intérêt de la dynamique du hêtre et avait même cherché à le favoriser par des plantations en sous étage de pin (Forêt Domaniale de la Fage, Gilles Cloix communication personnelle). Il faut aussi noter que des expérimentations sur l'installation de jeunes plants de hêtre en sous étage de pin par plantation sont en cours dans la forêt domaniale du Larzac (Jean-Pierre Ansonnaud). La dynamique du chêne dans les milieux ouverts est quant à elle fonction de l'évolution des pratiques de gestion de la filière ovine locale et des débouchés

commerciaux des produits. Enfin, la mise en place de deux zones NATURA 2000 et l'ensemble des mesures de conservation des pelouses ouvertes du Causse peuvent avoir une influence forte.

L'opposition généralement faite entre milieux « naturels » et milieux anthropisés, limite notre compréhension de la dynamique des paysages. Aussi bien, les milieux forestiers que les milieux pâturés sont des milieux anthropisés dont une grande partie du fonctionnement reste naturel. Pour les forêts, cette opposition va à l'encontre d'une reconnaissance explicite de l'effet de l'histoire des perturbations humaines sur la végétation ; pour les pelouses, cela a conduit à oublier qu'avant le néolithique, les milieux ouverts entretenus par les grands herbivores étaient très représentés.

Cette opposition a été encore renforcée par les forestiers avec la mise en place d'une délimitation stricte de l'espace boisé (Vera, 2000). Cette séparation a amené à ne s'intéresser à la régénération des arbres forestiers que en sous-bois ou dans des trouées et à ne pas prendre en compte leurs stratégies d'installation en milieux ouverts. Notre étude démontre que ces stratégies font parties intégrantes de la niche de régénération des arbres forestiers.

Bibliographie

- Ammer, C. (2003) Growth and biomass partitioning of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. seedlings in response to shading and small changes in the R/FR-ratio of radiation. *Ann. Sci. For.*, 60, 163–171.
- Aranda, I., Gil, L., & Pardos, J.A. (2000) Water relations and gas exchange in *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. in a mixed stand at their southern limit of distribution in Europe. *Trees*, 14, 344–352.
- Arnould, P. (2002) Histoire et mémoire des aménagements forestiers. *Ingénieries*, n° spécial, 9–20.
- Aronson, J. & Le Floch, E. (1995) On the need to select an ecosystem of reference, however imperfect: a reply to Pickett and Parker. *Restoration Ecology*, 3, 1–3.
- Atta-ur-Rahman, Ahmed, D., Asif, E., Jamal, S.A., Choudhary, M.I., Sener, B., & Turkoz, S. (1991) Steroidal alkaloids from leaves of *Buxus sempervirens*. *Phytochemistry*, 30, 1295–1298.
- Baker, T.R., Phillips, O.L., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., Di Fiore, T., Higuchi, N., Killeen, T., Laurance, S.G., Laurance, W.L., Lewis, S.L., Monteagudo, A., Neill, D.A., Pitman, N.C.A., Silva, J.N.M., & Martínez, R.V. (2004) Increasing biomass in Amazonian forest plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B*, in press.
- Bakker, E.S., Olff, H., Vanden Berghen, C., de Maeyer, K., Smit, R., Gleichman, J.M., & Vera, F.W.M. (2004) Ecological anachronisms in the recruitment of temperate light-demanding tree species in wooded pastures. *Journal of Applied Ecology*, 41, 571–582.
- Barbaroux, C. & Breda, N. (2002) Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees. *Tree Physiology*, 22, 1201–1210.
- Barbaroux, C., Breda, N., & Dufrene, E. (2003) Distribution of above-ground and below-ground carbohydrate reserves in adult trees of two contrasting broad-leaved species (*Quercus petraea* and *Fagus sylvatica*). *New Phytologist*, 157, 605–615.
- Barbero, M., Bonin, G., Loisel, R., & Quezel, P. (1990) Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of the mediterranean basin. *Vegetatio*, 87, 151–173.
- Bazzaz, F.A. (1979) The physiological ecology of plant succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10, 351–371.
- Bazzaz, F.A. (1996) *Plants in Changing Environments. Linking physiological, population, and community ecology* Cambridge Univ. Press.
- Bellingham, P.J. (2000) Resprouting as a life history strategy in woody plant community. *Oikos*, 89, 409–416.
- Benton, M.J. (1987) The history of the Biosphere: Equilibrium and Non-equilibrium models of global diversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 2, 153–156.

- Bigler, C. & Bugmann, H. (2003) Growth-dependent tree mortality models based on tree rings. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 33, 210-221.
- Björkman, O. (1981). Responses to different quantum flux densities. In *Physiological Plant Ecology I* (eds O.I. Langel, P.S. Nobel, C.B. Osmond & H. Liegler). Springer-Verlag, Berlin.
- Blondel, J. & Vigne, J.D. (1993). Space, time, and man as determinants of diversity birds and mammals in the Mediterranean Region. In *Species diversity in ecological communities* (eds R.J. Ricklefs & D. Schuller). University of Chicago Press, Chicago and London.
- Bloor, J.M.G. & Grubb, P.J. (2003) Growth and mortality in high and low light: trends among 15 shade-tolerant tropical rain forest tree species. *Journal of Ecology*, 91, 77-85.
- Bond, W.J. & Midgley, J.J. (2001) Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends Ecol. Evol.*, 16, 45-51.
- Bormann, F.H. & Likens, G.E. (1979) *Pattern and process in a forested ecosystem* Springer-Verlag, New York.
- Bossema, I. (1979) Jays and Oaks: an eco-ethological study of a symbiosis. *Behaviour*, 70, 1-117.
- Bousquet, J. (1973). Le Larzac au Moyen Age. In *Larzac Terre Méconnue*. Les éditions ouvrières, Paris.
- Callaway, R.M. (1995) Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, 61, 306-349.
- Callaway, R.M., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Michalet, R., Paolini, L., Pugnaire, F.L., Newingham, B., Aschehoug, E.T., Armas, C., Kikodze, D., & Cook, B.J. (2002) Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417, 844-848.
- Callaway, R.M. & Walker, L.R. (1997) Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78, 1958-1965.
- Canham, C.D. (1988a) Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees : response to canopy gaps. *Ecology*, 69, 786-795.
- Canham, C.D. (1988b) Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps. *Ecology*, 69, 786-795.
- Canham, C.D. (1989) Different responses to gap among shade-tolerant tree species. *Ecology*, 70, 548-550.
- Canham, C.D., Kobe, R.K., Latty, E.F., & Chazdon, R.L. (1999) Interspecific and intraspecific variation in tree seedling survival: effects of allocation to roots versus carbohydrate reserves. *Oecologia*, 121, 1-11.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., & Gomez, J.M. (2004) Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal of Ecology*, 92, 266-277.
- Caswell, H. (2001) *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation* Sinauer Associate Inc, Sunderland Massachusetts.
- Cherubini, P., Fontana, G., Rigling, D., Dobbertin, M., Brang, P., & Innes, J.L. (2002) Tree-life history prior to death: two fungal pathogens affect tree-ring growth differently. *Journal of Ecology*, 90, 839-850.
- Chesson, P. & Case, T.J. (1986). Overview: Nonequilibrium community theories: Chance, Variability, History, and Coexistence. In *Community Ecology* (eds J. Diamond & T.H.E. Case). Harper & Rowe, New York.

- Choler, P. (2002) La distribution des pelouses alpines à *Carex curvula* (s.l) en Europe : essai de biogéographie fonctionnelle et évolutive, Université J. FOURIER – Grenoble I, Grenoble.
- Clark, J.S. (2003) Uncertainty and variability in demography and population growth: A hierarchical approach. *Ecology*, 84, 1370–1381.
- Clark, J.S., Beckage, B., Camill, P., Cleveland, B., HilleRisLambers, J., Lichter, J., McLachlan, J., Mohan, J., & Wyckoff, P. (1999a) Interpreting recruitment limitation in forest. *American Journal of Botany*, 86, 1–16.
- Clark, J.S., Fastie, C.F., Hurtt, G., Jackson, S.T., Johnson, C., King, G.A., Lewis, M., Lynch, J., Pacala, S., Prentice, C., Schupp, E.W., Webb, T.I., & Wyckoff, P. (1998a) Reid's Paradox of rapid plant migration. *BioScience*, 48.
- Clark, J.S. & Ji, Y. (1995) Fecundity and dispersal in plant populations: Implications for structure and diversity. *Am. Nat.*, 146, 72–111.
- Clark, J.S., Macklin, E., & Wood, L. (1998b) Stages and spatial scales of recruitment limitation in Southern Appalachian forest. *Ecological Monographs*, 68, 213–235.
- Clark, J.S., Silman, M., Kern, R., Macklin, E., & HilleRisLambers, J. (1999b) Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forest. *Ecology*, 80, 1475–1494.
- Cochard, H., Bréda, N., Granier, A., & Aussenac, G. (1992) Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Q. pubescens* Willd, *Q. robur* L). *Annals of Forest Science*, 49, 225–233.
- Cochard, H., Lemoine, D., & Dreyer, E. (1999) The effects of acclimation to sunlight on the xylem vulnerability to embolism in *Fagus sylvatica* L. *Plant, Cell and Environment*, 22, 101–108.
- Coll, L., Balandier, P., & Picon–Cochard, C. (2004) Morphological and physiological responses of beech (*Fagus sylvatica*) seedlings to grass-induced belowground competition. *Tree Physiology*, 24, 45–54.
- Coll, L., Balandier, P., Picon–Cochard, C., Prévosto, B., & Curt, T. (2003) Competition for water between beech seedling and surrounding vegetation differing in light availability and vegetation composition. *Ann. Sci. For*, in press.
- Collet, C., Lanter, O., & Pardos, M. (2001) Effects of canopy opening on height and diameter growth in naturally regenerated beech seedlings. *Ann. Sci. For*, 58, 127–134.
- Cordeiro, N.J. & Howe, H.F. (2003) Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic African tree. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100.
- Costantini, G. (1973). Préhistorie du Larzac. In Larzac Terre Méconnue. Les éditions ouvrières, Paris.
- Cruziat, P., Cochard, H., & Ameglio, T. (2002) Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Annals of Forest Science*, 59, 723–752.
- Cuddington, K. (2001) The "balance of nature" metaphor and equilibrium in population ecology. *Biology & Philosophy*, 16, 463–479.
- Curt, T. & Prévosto, B. (2003a) Root biomass and rooting profile of naturally regenerated beech in mid-elevation Scots pine woodlands. *Plant Ecology*, 167, 269–282.
- Curt, T. & Prévosto, B. (2003b) Rooting strategy of naturally regenerated beech in Silver birch and Scots pine woodlands. *Plant and Soil*, 255, 265–279.

- Davis, M.A., Wrage, K.J., & Reich, P.B. (1998) Competition between tree seedlings and herbaceous vegetation: support for a theory of resource supply and demand. *Journal of Ecology*, 86, 652–661.
- Davis, M.B. (1986). Climatic instability, time lags and community disequilibrium. In *Community Ecology* (eds J. Diamond & T.H.E. Case). Harper & Row, New York.
- de Liocourt, F. (1898) De l'aménagement des sapinières. *Bulletin de la Société Forestière de Franche-Comté*, 6, 369–405.
- DeAngelis, D.L. & Waterhouse, J.C. (1987) Equilibrium and nonequilibrium concepts in ecological models. *Ecological Monographs*, 57, 1–21.
- Del Tredici, P. (2001) Sprouting in temperate trees : A morphological and ecological review. *Botanical Review*, 121–140.
- Delcourt, H.R. & Delcourt, P.A. (1991) *Quaternary Ecology. A paleoecological perspective* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Dolezal, J., St'astna, P., Hara, T., & Srutek, M. (2004) Neighbourhood interactions and environmental factors influencing old-pasture succession in the Central Pyrenees. *Journal of Vegetation Science*, 15, 101–108.
- Dufour, A. (2000). *Dynamique spatio-temporelle du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) sur les Causses*. Université Montpellier II Sciences et Techniques du Languedoc.
- Duncan, R.S. & Chapman, C.A. (2002). Limitations of animal seed dispersal for enhancing forest succession on degraded lands. In *Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation* (eds D.J. Levey, W.R. Silva & M. Galetti). CAB International.
- Dupias, G. (1966) *Carte de la végétation de Rodez*. CNRS, Toulouse.
- Dupouey, J.L., Dambrine, E., Laffite, J.D., & Moares, C. (2002) Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology*, 83, 2978–2984.
- Egerton, F.N. (1977) A bibliographical guide to the history of general ecology and population ecology. *History of Science*, XV, 189–215.
- Ellenberg, H. (1986) *Vegetation ecology of central Europe* Cambridge University Press, Cambridge.
- Elton, C.S. (1927) *Animal ecology*. Sidgwick and Jackson, London.
- Farque, L., Sinoquet, H., & Colin, F. (2001) Canopy structure and light interception in *Quercus petraea* seedlings in relation to light regime and plant density. *Tree Physiology*, 21, 1257–1267.
- Fastie, C.F. (1995) Causes and ecosystem consequences of multiple pathways of primary succession at Gailier Bay, Alaska. *Ecology*, 76, 1899–1916.
- Finzi, A. & Canham, C.D. (2000) Sapling growth in response to light and nitrogen availability in a southern New England forest. *Forest Ecology and Management*, 131, 153–165.
- Foster, D.R. (2002) Thoreau's country: a historical-ecological perspective on conservation in the New England landscape. *Journal of Biogeography*, 29, 1537–1555.
- Foster, D.R., Orwig, D.A., & McLachlan, J. (1996) Ecological and conservation insights from reconstructive studies of temperate old-growth forests. *Trends Ecol. Evol.*, 11, 419–424.
- Frost, I. & Rydin, H. (1997) Effects of competition, grazing and cotyledon nutrient supply on growth of *Quercus robur* seedlings. *Oikos*, 79, 53–58.
- Frost, I. & Rydin, H. (2000) Spatial pattern and size distribution of the animal-dispersed tree *Quercus robur* in two spruce-dominated forests. *Ecoscience*, 7, 38–44.
- Gause, G.F. (1937) Experimental populations of microscopic organisms. *Ecology*, 18, 173–179.

- Gemmel, P., Nilsson, U., & Welander, T. (1996) Development of oak and beech seedlings planted under varying shelterwood densities and with different site preparation methods in southern Sweden. *New Forests*, 12, 141–161.
- Givnish, T.J. (1988) Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Aust. J. Plant Physiol.*, 15, 63–93.
- Gleason, H.A. (1926) The individualistic concept of the plant association. *Torrey Botanical Clubv Bulletin*, 53, 7–26.
- Gomez, J.M. (2003) Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus ilex* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography*, 26, 573–584.
- Gould, S.J. (1989) *Wonderful Life*. W. W. Norton, New York.
- Grime, J.P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.*, 111, 1169–1194.
- Grinnell, J. (1917) Field test of theories concerning distributional control. *American Naturalist*, 51, 115–128.
- Grubb, P.J. (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review*, 52, 107–145.
- Grubb, P.J., Lee, W.G., Kollmann, J., & Wilson, J.B. (1996) Interaction of irradiance and soil nutrient supply on growth of seedling of ten European tall-shrub species and *Fagus sylvatica*. *Journal of Ecology*, 84, 827–840.
- Hanski, I. (1998) Metapopulation dynamics. *Nature*, 396, 41–49.
- Harcombe, P.A. & Marks, P.L. (1983) Five years of tree death in a *Fagus-Magnolia* forest, southeast Texas (USA). *Oecologia*, 57, 49–54.
- Harmer, R. (1996) Growth of seedling tree root-systems in competition with grasses. *Aspects of Applied Biology*, 44, 47–54.
- Harper, J.L. (1977) *Population Biology of Plants* Academic Press, London.
- Hasting, A. (2004) Transients: the key to long-term ecological understanding? *Trends Ecol. Evol.*, 19, 39–45.
- Hawkes, C. (2000) Woody plant mortality algorithms: description, problems and progress. *Ecological Modelling*, 126, 225–248.
- Henry, H.A.L. & Aarssen, L.W. (1997) On the relationship between shade tolerance and shade avoidance strategies in woodland plants. *Oikos*, 80, 575–582.
- Henry, H.A.L. & Aarssen, L.W. (2001) Inter- and intraspecific relationships between shade tolerance and shade avoidance in temperate trees. *Oikos*, 93, 477–487.
- Herrera, C.M. & Jordano, P. (1981) *Prunus mahaleb* and birds: the high-efficiency seed dispersal system of temperate fruiting tree. *Ecological Monographs*, 51, 203–218.
- Higgins, S.I., Nathan, R., & Cain, M. (2003) Are long-distance dispersal events in plant usually caused by nonstandard means of dispersal? *Ecology*, 84, 1945–1956.
- Hilborn, R. & Mangel, M. (1997) *The ecological detective. Confronting models with data* Princeton University Press.
- Holmgren, M., Scheffer, M., & Huston, M.A. (1997) The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, 78, 1966–1975.
- Houle, G. (1995) Seed Dispersal and Seedling Recruitment – the Missing Link(S). *Ecoscience*, 2, 238–244.
- Howe, H.F. & Miriti, M.N. (2000) No question: seed dispersal matters. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 434–436.

- Howe, H.F. & Smallwood, J. (1982) Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, 201–228.
- Hubbell, S.P. (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography* Princeton University Press.
- Hubbell, S.P., Foster, R.B., O'Brien, S.T., Harms, K.E., Condit, R., Wechsler, B., Wright, S.J., & Loo de Lao, S. (1999) Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in Neotropical Forest. *Science*, 283, 554–557.
- Hulme, P.E. (2002). Seed-eaters: seed dispersal, destruction and demography. In *Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation* (eds D.J. Levey, W.R. Silva & M. Galetti). CAB International.
- Huntley, B., Bartlein, P.J., & Prentice, I.C. (1989) Climatic control of the distribution and abundance of beech (*Fagus L.*) in Europe and North America. *Journal of Biogeography*, 16, 551–560.
- Huntley, B. & Birks, H.J.B. (1983) *An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0–13000 years ago* Cambridge University Press, Cambridge.
- Hutchinson, G.E. (1959) Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals? *American Naturalist*, 93, 145–159.
- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*.
- Jacquot, C. (1983) *Ecologie appliquée à la sylviculture* Gauthier-Villars.
- Jensen, T.S. & Nielsen, B.O. (1986) Rodents as seed dispersers in a heath-oak wood succession. *Oecologia*, 70.
- Johnson, W.C. & Adkisson, C.S. (1985) Dispersal of Beech Nuts by Blue Jays in a Fragmented Landscapes. *The American Midland Naturalist*, 113, 319–324.
- Johnson, W.C., Adkisson, C.S., Crow, T.R., & Dixon, M.D. (1997) Nut caching by blue jays (*Cyanocitta cristata L.*): Implications for tree demography. *American Midland Naturalist*, 138, 357–370.
- Johnson, W.C. & Thompson, W. (1989) The role of blue jays (*Cyanocitta cristata L.*) in the postglacial dispersal of fagaceous trees in eastern North America. *Journal of Biogeography*, 16, 561–571.
- Jordano, P. & Godoy, J.A. (2002). Frugivore-generated seed shadows: a landscape view of demographic and genetic effects. In *Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation* (eds D.J. Levey, W.R. Silva & M. Galetti). CAB International.
- Jurena, P.N. & Archer, S. (2003) Woody plant establishment and spatial heterogeneity in grasslands. *Ecology*, 84, 907–919.
- Kantorowicz, W. (2000) Half a century of seed years in major tree species of Poland. *Silvae Genetica*, 49, 245–249.
- King, D.A. (1990) The adaptive significance of tree height. *Am. Nat.*, 135, 809–828.
- Kingsland, S.E. (1995) *Modelling Nature. Episodes in the history of population ecology* The University of Chicago Press, Chicago.
- Kobe, R.K. (1996) Intraspecific variation in sapling mortality and growth predicts geographic variation in forest composition. *Ecological Monographs*, 66, 181–201.
- Kobe, R.K. (1997) Carbohydrate allocation to storage as basis of interspecific variation in sapling survivorship and growth. *Oikos*, 80, 226–233.

- Kobe, R.K. & Coates, K.D. (1997) Models of sapling mortality as a function of growth to characterize interspecific variation in shade tolerance of eight tree species of northwestern British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, 27, 227–236.
- Kobe, R.K., Pacala, S., Silander, J.J.A., & Canham, C.D. (1995) Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecological Applications*, 5, 517–532.
- Kunstler, G. (2001). Installation du chêne et du hêtre sous pinèdes : facilitation ou inhibition ? DEA Biologie de l'Evolution et Ecologie.
- Lamont, B.B. (2003) Structure, ecology and physiology of root cluster – a review. *Plant and Soil*, 24, 1–19.
- Lavorel, S. & Chesson, P. (1995) How species with different regeneration niches coexist in patchy habitats with local disturbances. *Oikos*, 74, 103–114.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., & Forbes, T.D.A. (1997) Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends Ecol. Evol.*, 12, 474–478.
- Lepart, J. & Escarre, J. (1983) La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique. *Bull. Ecol.*, 14, 133–178.
- Lepart, J. & Debussche, M. (1992). Human impact on landscape patterning: Mediterranean examples. In *Landscape Boundaries. Consequences for biotic diversity and ecological flows* (eds A.J. Hansen & F. Di Castri), pp. 76–105. Springer-Verlag, New York, Paris, Berlin.
- Lepart, J., Marty, P., & Rousset, O. (2000) Les conceptions normatives du paysage. Le cas des Grands Causses. *Nature Sciences Sociétés*, 8, 16–25.
- Levine, J. (1999) Indirect facilitation: evidence and predictions from a riparian community. *Ecology*, 80, 1762–1769.
- Levine, S.H. (1976) Competitive interactions in ecosystems. *American Naturalist*, 110, 903–910.
- Lewis, S.L., Phillips, O.L., Baker, T.R., Lloyd, J., Malhi, Y., Almeida, S., Higuchi, N., Laurance, W.F., Neill, D.A., Silva, J.N.M., Terborgh, J., Lezama, A.T., Martinez, R.V., Brown, S., Chave, J., Kuebler, C., Núñez Vargas, P., & Vinceti, B. (2004) Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B.*, in press.
- Li, X. & Wilson, S.D. (1998) Facilitation among woody plants establishing in an old field. *Ecology*, 79, 2694–2705.
- Liancourt, P., Callaway, R.M., & Michalet, R. (in press) Stress tolerance and competitive response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology*.
- Lin, J., Harcombe, P.A., & Fulton, M.R. (2001) Characterizing shade tolerance by the relationship between mortality and growth in tree saplings in a southeastern Texas forest. *Can. J. For. Res.*, 31, 345–349.
- Lin, J., Harcombe, P.A., Fulton, M.R., & Hall, R.W. (2002) Sapling growth and survivorship as a function of light in a mesic forest of southeast Texas, USA. *Oecologia*, 132, 428–435.
- Loehle, C. (2000) Strategy space and the disturbance spectrum: A Life-History model for tree species coexistence. *Am. Nat.*, 156, 14–33.
- Lookingbill, T.R. & Zavala, M.A. (2000) Spatial pattern of *Quercus ilex* and *Quercus pubescent* recruitment in *Pinus halepensis* dominated woodlands. *Journal of Vegetation Science*, 11, 607–612.

- Lorblanchet, M. (1965) Contribution à l'étude du peuplement des Grands Causses. *Bull. Soc.préhist. Fr.*, 3, 667-712.
- Lorimer, C.G., Dahir, S.E., & Nordheim, E.V. (2001) Tree mortality rates and longevity in mature and old-growth hemlock-hardwood forests. *Journal of Ecology*, 89, 960-971.
- Lucot, E., Badot, P.M., & Bruckert, S. (1995) Influence of Soil Humidity and Roots Distribution on Xylem Water Potential in Low-Altitude Oak (*Quercus Sp*) Planting. *Annales Des Sciences Forestieres*, 52, 173-182.
- Madsen, P. (1994) Growth and survival of *Fagus sylvatica* seedlings in relation to light intensity and soil water content. *Scand. J. For. Res.*, 9, 316-322.
- Manos, P.S., Doyle, J.J., & Nixon, K.C. (1999) Phylogeny, Biogeography, and Processes of Molecular Differentiation in *Quercus* Subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 12, 333-349.
- Markham, J.H. & Chanway, C.P. (1996) Measuring plant neighbour effects. *Functional Ecology*, 10, 548-549.
- Marty, P., Lepart, J., Pélaquier, E., Vernet, J.L., Bazile, F., Bohbot, H., Debain, S., Jaudon, B., Jamet, M., Martin, A., Ogereau, P., & Vernet, M.-F. (2003a). Espaces boisés et espaces ouverts : les temporalités d'une fluctuation. Le cas du Causse Méjan (Massif central, France). In *Des milieux et des hommes : fragments d'histoires croisées*. Elsevier.
- Marty, P., Pélaquier, E., Jaudon, B., & Lepart, J. (2003b). Spontaneous reforestation in a peri-Mediterranean landscape: history of agricultural systems and dynamics of woody species. In *Environmental dynamics and history in Mediterranean regions* (ed E. Fouache). Elsevier, Paris.
- McArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967) *Theory of Island Biogeography* Princeton University Press, Princeton.
- Messier, C., Doucet, R., Ruel, J.C., Claveau, Y., Kelly, C., & Lechowicz, M.J. (1999) Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. *Can. J. For. Res.*, 29, 812-823.
- Michalet, R. (2001) Facteurs abiotiques et traits biologiques déterminants les interactions biotiques, la répartition des populations dominantes et la structuration des communautés terrestres: Application à quelques écosystèmes de l'Arc Alpin, HDR Grenoble.
- Millet, J., Bouchard, A., & Edelin, C. (1998) Plagiotropic architectural development of four tree species of the temperate forest. *Canadian Journal of Botany*, 76, 2100-2118.
- Moreau, J.-C. (1981). Evolution de l'utilisation agricole du territoire de deux communes du Larzac : Sainte Eulalie de Cernon - Saint Michel. Quelques conséquences agronomiques. ENSAT-INRA, Toulouse.
- Muller-Landau, H.C., Wright, E.F., Calderon, O., Hubbell, S.P., & Foster, R.B. (2002). Assessing recruitments limitations: concepts, methods and case-studies from a tropical forest. In *Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation* (eds D.J. Levey, W.R. Silva & M. Galetti). CAB International.
- Nakashizuka, T. (2001) Species coexistence in temperate mixed deciduous forests. *Trends Ecol. Evol.*, 16, 205-210.
- Nathan, R., Horn, H.S., Chave, J., & Levin, S.A. (2001). Mechanistic models for tree seed dispersal by wind in dense forests and open landscapes. In *Seed dispersal and frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. (eds D.J. Levey, W.R. Silva & M. Galetti). CAB International Press., Oxfordshire.

- Nathan, R., Katul, G., Horn, H.S., Thomas, S.M., Oren, R., Avissar, R., Pacala, S., & Levin, S.A. (2002) Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. *Nature*, 418, 409–413.
- Nathan, R. & Muller-Landau, H.C. (2000) Spatial patterns of seed dispersal their determinants and consequences for recruitment. *Trends Ecol. Evol.*, 15, 278–285.
- Newbold, A.J. & Goldsmith, F.B. (1981) The regeneration of oak and beech: a literature review. *Discussion paper in conservation*, 33, 1–111.
- Nilsson, S.G. (1985) Ecological and evolutionary interactions between reproduction of beech *Fagus sylvatica* and seed eating animals. *Oikos*, 44, 157–164.
- Olf, H., Vera, F.W.M., Bokdam, J., Bakker, E.S., Gleichman, J.M., de Maeyer, K., & Smit, R. (1999) Shifting mosaics in grazed woodlands driven by the alternation of plant facilitation and competition. *Plant Biology*, 1, 127–137.
- Pacala, S., Canham, C.D., Saponara, J., Silander, J.J.A., Kobe, R.K., & Ribbens, E. (1996) Forest models defined by fields measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs*, 66, 1–43.
- Pacala, S., Canham, C.D., Silander, J.J.A., & Kobe, R.K. (1994) Sapling growths as a function of resources in a north temperate forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 24, 2175–2183.
- Pages, J.P. & Michalet, R. (2003) A test of the indirect facilitation model in a temperate hardwood forest of the northern French Alps. *Journal of Ecology*, 91, 932–940.
- Pages, 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, 2741–2750.
- Pallardy, S.G. & Rhoads, J.L. (1993) Morphological Adaptations to Drought in Seedlings of Deciduous Angiosperms. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 23, 1766–1774.
- Pederson, B. (1998a) Modelling tree mortality in response to short- and long-term environmental stresses. *Ecological Modelling*, 105, 347–351.
- Pederson, B. (1998b) The role of stress in the mortality of Midwestern oaks as indicated by growth prior to death. *Ecology*, 79, 79–93.
- Peet, R.K. & Christensen, N.L. (1987) Competition and tree death. *BioScience*, 37, 586–595.
- Peltzer, D.A. & Köchy, M. (2001) Competitive effects of grasses and woody plants in mixed-grass prairie. *Journal of Ecology*, 89, 519–527.
- Petit, C.C. & Lambin, E.F. (2002) Long-term land-cover changes in the Belgian Ardennes (1775–1929): model-based reconstruction vs. historical maps. *Global Change Biology*, 8, 616–630.
- Petit, R.J., Brewer, S., Bordacs, S., & Burg, K. (2002) Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *Forest Ecology and Management*, 156, 49–75.
- Pickett, S.T.A., Kolasa, J., Armesto, J.J., & Collins, S.L. (1989) The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos*, 54, 129–136.
- Planchais, I. & Sinoquet, H. (1998) Foliage determinants of light interception in sunny and shaded branches of *Fagus sylvatica* (L.). *Agricultural and Forest Meteorology*, 89, 241–253.
- Prioton, J. (1974) Testament pour le hêtre et le Sapin pectiné sur le Causse du Larzac. Note.
- Quézel, P. & Medail, F. (2003) *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen* Elsevier, Paris.

- Quilès, D., Rohr, V., Joly, K., Lhuillier, S., Orgereau, P., Martin, A., Bazile, F., & Vernet, J.L. (2002) Prehistoric Holocene Fires in sub Mediterranean low mountains: first results from the Causse Méjean. *Académie des Sciences*, 59–65.
- Rackham, O. & Grove, A.-T. (2001) *The nature of Mediterranean Europe: An Ecological History* Yale University Press.
- Raunkiaer, C. (1934) *The life forms of plants* Oxford University Press, Oxford.
- Rees, M., Condit, R., Crawley, M., Pacala, S., & Tilman, D. (2001) Long-term studies of vegetation dynamics. *Science*, 293, 650–655.
- Ribbens, E., Silander, J.J.A., & Pacala, S. (1994) Seedling recruitment in forests: calibrating models to predict patterns of tree seedling dispersion. *Ecology*, 75, 1794–1806.
- Ripley, B.D. (1981) *Spatial Statistics* John Wiley and Sons, New York.
- Rothmaler, W. (2000) *Exkursionflora von Deutschland* Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, Berlin.
- Rousset, O. (1999) *Dynamique de régénération et interactions positives dans les successions végétales*, Université de Montpellier II Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.
- Rousset, O., Chadoeuf, J., Lepart, J., & Monestiez, P. (2004). Embroussaillement des parcours : processus biologiques de la régénération du buis et patrons locaux de répartition spatiale. In *Organisation spatiale des activités agricoles et processus environnementaux* (eds P. Monestiez, S. Lardon & B. Seguin). INRA Editions, Paris.
- Rousset, O. & Lepart, J. (1999) Shrub facilitation of *Quercus humilis* (downy oak) dynamics on calcareous grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 10, 493–502.
- Rousset, O. & Lepart, J. (2000) Positive and negative interactions at different life stage of a colonizing species. *Journal of Ecology*, 88, 401–412.
- Rousset, O. & Lepart, J. (2003) Neighbourhood effects on the risk of an unpalatable plant being grazed. *Plant Ecology*, 165, 197–206.
- Sagnard, F. (2001) *Dynamique de recolonisation des pinèdes pionnières par la hêtraie-sapinière : Etude de la structure des peuplements forestiers et de l'évolution génétique des populations de sapin pectiné (Abies alba Mill.) sur le Mont Ventoux, Aix-Marseille III, Aix-Marseille.*
- Savage, M., Sawhill, B., & Askenazi, M. (2000) Community Dynamics: What Happens When We rerun the Tape ? *Journal of Theoretical Biology*, 205, 515–526.
- Scholes, R.J. & Archer, S. (1997) Tree-grass interactions in savannas. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 28, 517–544.
- Schupp, E.W. & Fuentes, M. (1995) Spatial Patterns of Seed Dispersal and the Unification of Plant-Population Ecology. *Ecoscience*, 2, 267–275.
- Schütz, J.P. (1990) *Sylviculture* Press Polytechniques et universitaires romandes.
- Shugart, H.H. (1984) *A Theory of Forest Dynamics. The ecological implications of forest succession models* Springer-Verlag, New York.
- Siemann, E. & Rogers, W.E. (2003) Changes in light and nitrogen availability under pioneer trees may indirectly facilitate tree invasions of grasslands. *Journal of Ecology*, 91, 923–931.
- Sobrado, M.A. (1991) Cost-benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical dry forest species. *Functional Ecology*, 5, 608–616.
- Southwood, T.R.E. (1988) Tactics, strategies, and templets. *Oikos*, 52, 3–18.
- Sullivan, S. & Rhode, R. (2002) On non-equilibrium in arid and semi-arid grazing systems. *Journal of Biogeography*, 29, 1595–1618.

- Suszka, B., Muller, C., & Bonnet-Masimbert, M. (1994) Graines des feuillus forestiers de la récolte au semis INRA, Librairie de l'IDF, Paris.
- Tessier du Cros, E. & Le Tacon, F. (1981) Le hêtre Paris : Institut national de la recherche agronomique-Département des recherches forestières.
- Thomas, F.M. (2000) Adaptation and acclimation of Central-European deciduous forest trees to different water relations. In *L'arbre* (ed M. Labrecque), Montréal.
- Tilman, D. (1985) The resource-ratio hypothesis of plant succession. *Am. Nat.*, 125, 827-852.
- Tilman, D. (1988) *Plant strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities* Princeton University Press, Princeton.
- Tilman, D. (1990) Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos*, 58, 3-15.
- Tonioli, M., Escarre, J., Lepart, J., & Speranza, M. (2001) Facilitation and competition affecting the regeneration of *Quercus pubescens* Willd. *Ecoscience*, 8, 381-391.
- Turner, M.G., Romme, W.H., Gardner, R.H., O'Neill, R.V., & Kratz, T.K. (1993) A revised concept of landscape equilibrium: disturbance and stability on scaled landscapes. *Landscape Ecology*, 8, 213-227.
- Valladares, F., Chico, J.M., Aranda, I., Balaguer, L., Dizengremel, P., Manrique, E., & Dreyer, E. (2002) The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. *Trees-Structure and Function*, 16, 395-403.
- Van Hees, A.F.M. (1997) Growth and morphology of pedunculate oak (*Quercus robur* L) and beech (*Fagus sylvatica* L) seedlings in relation to shading and drought. *Ann. Sci. For.*, 54, 9-18.
- Van Hees, A.F.M. & Clerckx, A. (2003) Shading and root-shoot relations in saplings of silver birch, pedunculate oak and beech. *Forest Ecology and Management*, 176, 439-448.
- Vander Wall, S.B. (2001) The evolutionary ecology of nut dispersal. *Botanical Review*, 67, 74-117.
- Vander Wall, S.B. & Balda, R.P. (1977) Coadaptations of the Clark's Nutcracker and the Piñon pine for efficient seed harvest and dispersal. *Ecological Monographs*, 47, 89-111.
- Vandermeer, J., Granzow de la Cerda, I., Perfecto, I., Boucher, D., Ruiz, J., & Kaufmann, A. (2004) Multiple basins of attraction in tropical forest: evidence for nonequilibrium community structure. *Ecology*, 85, 575-579.
- Vera, F.W.M. (2000) *Grazing ecology and forest history* CABI Publishing.
- Vernet, J.L. (1972) Nouvelle contribution à l'histoire de la végétation holocène des Grands Causses d'après les charbons de bois. *Bulletin Société Botanique de France*, 119, 169-184.
- Vernet, J.L. & Vernet, P. (1966) Sur un indice bioclimatique applicable aux climats de la France. *Naturalia Montpeliensia*, 17.
- Vernhet, A. (1973). Le Larzac, des premiers Celtes à la fin de l'Antiquité. In Larzac Terre Méconnue. Les éditions ouvrières, Paris.
- Wang, B.C. & Smith, T.B. (2002) Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 379-385.
- Waring, R.H. (1987) Characteristics of trees predisposed to die. *BioScience*, 37, 569-574.
- Watt, A.S. (1919) On the causes of the failure of natural regeneration in British Oakwoods. *Journal of Ecology*, 7, 173-203.

- Welander, N.T. & Ottosson, B. (1998) The influence of shading on growth and morphology in seedlings of *Quercus robur* L. and *Fagus sylvatica* L. *Forest Ecology and Management*, 107, 117–126.
- Woods, K.D. (2000a) Dynamics in late-successional hemlock-hardwood forest over three decades. *Ecology*, 81, 110–126.
- Woods, K.D. (2000b) Long-term change and spatial pattern in a late-successional hemlock-northern hardwood forest. *Journal of Ecology*, 88, 267–282.
- Wright, E.F., Coates, K.D., Canham, C.D., & Bartemucci, P. (1998) Species variability in growth response to light across climatic regions in northwestern British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research—Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 28, 871–886.
- Wu, J. & Loucks, O.L. (1995) From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. *The Quarterly review of Biology*, 70, 439–466.
- Wyckoff, P.H. & Clark, J.S. (2000) Predicting tree mortality from diameter growth: a comparison of maximum likelihood and Bayesian approaches. *Can. J. For. Res.*, 30, 156–167.
- Wyckoff, P.H. & Clark, J.S. (2002) The relationship between growth and mortality for seven co-occurring tree species in the southern Appalachian Mountains. *Journal of Ecology*, 90, 604–615.
- Zavala, M.A., Espelta, J.M., & Retana, J. (2000) Constraints and trade-offs in Mediterranean plant communities: The case of holm oak-Aleppo pine forests. *Botanical Review*, 66, 119–149.

Annexe 1.1

Analysis of age-structure of Downy oak and European
beech saplings in the understorey of Pinus forests in
Southern France.

Kunstler, G. Lepart, J. and Curt, T.

Soumis

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17

**Analysis of age-structure of Downy oak and
European beech saplings in the understorey of *Pinus*
forests in Southern France**

Georges Kunstler^{a,b}, Jacques Lepart^b, Thomas Curt^a

^a Cemagref – U.R. DFCF, Applied Ecology of Woodlands Research Team, 24, av. des Landais, BP
50085, 63172 Aubière cedex, France.

Tel: +33-4-73-44-06-22 Fax: +33-4-73-44-06-98 E-mail: georges.kunstler@clermont.cemagref.fr

^b Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS UPR 9056, 1919 route de Mende, 34293
Montpellier Cedex, France.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25

Abstract

Forest structural analysis, based on the age or diameter structure of sapling populations, has often been used as an indirect tool to explore population dynamics. Such methods could not give rise to exact estimations of demographics parameter, data from long-term studies on permanent plots are required to obtain accurate estimations. However, these data are rare and very long to collect, and rough prediction of forest dynamics is needed for forest management, biodiversity conservation and for landscape planning. Analyses of age or diameter structure could provide information about successional trends of forests with less sampling effort. These analysis relies generally on a tacit assumption of constancy of recruitment and of mortality rate for a given age class through time. The assumption of constant mortality over time is usually not discussed, or even pointed out. In this study we propose an indirect method for testing the invariance of mortality over time, by using the negative correlation between growth and mortality. We used this method to analyse the dynamics of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Downy oak (*Quercus pubescens* Milld.) in the understorey of four pine stands of the Causse area (South France). We first estimated recruitment and mortality rate using a simple demographic model assuming both invariant recruitment and mortality over time. We then test and discuss the hypothesis of the model. By including a discussion on growth this method provides a general means for analysing the demography of saplings, including the age structure, size and growth of saplings.

Key words: *Quercus pubescens*; *Fagus sylvatica*; growth; mortality; understorey dynamics
Plant nomenclature according to Tutin et al. (1964-1993).

1

2 **Introduction**

3 The development of forest dynamics models (Pacala et al., 1996) has shown that
4 precise knowledge about seedling and sapling performance is very important for predicting
5 forest dynamics and for insights into their mechanisms. The calibration of growth and
6 mortality functions for individual species in such models require major field work (direct
7 monitoring of mortality on permanent plots) (Pacala et al., 1994; Kobe et al., 1995), and these
8 functions are likely to differ from one species to another and to vary from site to site because
9 of differences in climate or soils. Such models are thus rare, and there are still many regions
10 where forest dynamics are not well understood.

11 Forest structural analysis, based on age or size data, has often been used to provide
12 information about the potential population stability over time, and predict successional trends
13 (Arista, 1995; Abrams & Copenheaver, 1999; Pulido et al., 2001; Miyadokoro et al., 2003).
14 As a rough prediction of forest dynamics is needed in forest management, biodiversity
15 conservation and landscape planning, the age or diameter distribution of a sapling population
16 is often used to explore population dynamics (Veblen et al., 1981; Gracia et al., 2002), and
17 especially patterns and rates of mortality (de Liocourt, 1898; Shimano, 2000). Such an
18 approach relies generally on a tacit assumption of constancy of recruitment and of mortality
19 rate for a given age class over time. Sometimes the possibility of a change in recruitment rate
20 is included in the discussion, but the assumption of constant mortality over time is usually not
21 discussed or even not pointed out. However, the violation of the assumption of constant
22 mortality with time could lead to a wrong interpretation of the age distribution. This could in
23 particular give rise to false comparisons of the dynamics of two species if their mortality
24 rates have changed in different ways. In this study we propose a method based on a simple
25 demographic model, assuming both invariant recruitment and mortality over time, to provide
26 quantitative estimates of recruitment and mortality rates. The use of stable stage-distribution
27 methods (Caswell, 2001), requires a clarification of the assumptions underlying the model,

1 and therefore a discussion and testing of these assumptions. We propose an indirect method
2 for testing the temporal invariance of mortality, by using the negative correlation between
3 growth and mortality (Kobe, 1996, 1997; Kobe & Coates, 1997; Pederson, 1998; Lin et al.,
4 2001; Wyckoff & Clark, 2000, 2002). By including a discussion on growth this method
5 proposes a general means for analysing sapling demography including the age structure, size
6 and growth of saplings.

7 We test this method in the Causse (Southern France), a sub-Mediterranean area where
8 considerable shrub encroachment and forest expansion is occurring. Pioneer and stress-
9 tolerant species such as *Pinus* spp. have accounted for the greatest share of natural forest
10 colonization (Retana et al., 2002; Debain et al., 2003), but the frequency of mid- and late-
11 successional species such as *Quercus pubescens* (Downy oak) (Rousset & Lepart, 2000) and
12 *Fagus sylvatica* (European beech) has increased in recent decades. However, we have little
13 information on the mid- and long-term forest dynamics (*i.e.* of beech and oak), given that
14 such dynamics were blocked by human activity until the end of the 19th century. On the basis
15 of dendrometric analysis in four representative *Pinus* stands, we propose to: (i) characterize
16 and analyse the age structure of populations of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and
17 Downy oak (*Quercus pubescens* Will.); (ii) compare their height growth and test the
18 hypothesis of constant mortality.

19 Study Area and Species

20 The study area is situated on the Causse du Larzac, a 1000-km² limestone plateau in
21 the south of the Massif Central, France. The altitude of the plateau varies from 750 to 900 m
22 a.s.l., and mean annual rainfall at the three study sites is from 1000 to 1400 mm (Table I).
23 Maximum rainfalls occur in autumn (300 to 500 mm from September to November) and
24 winter (300 to 500 mm from December to February), whereas the summer is very dry (<200
25 mm from June to August) (Marsteau & Agrech, 1995). Mean annual temperatures range from

1 8 to 10°C. The number of days with frost varies from 60 to 80 days per year and the growing
2 season is approximately 150 days (Marsteau & Agrech, 1995).

3 **Study Sites**

4 The four study sites were selected in pine plantations and natural woodlands located in
5 the vicinity of mature beech and downy oak woodlands (Table I). Sites 1 and 4 were close to
6 a high-density population of mature oaks and low-density of mature beeches. Sites 2 and 3
7 consist of a stand infiltrated by scattered mature oaks and beeches. Sites 1 and 2 consist of
8 respectively 80 and 30 year-old *Pinus nigra* (Black pine) plantations (mature and young,
9 respectively), while sites 3 and 4 consist of heterogeneous natural *Pinus sylvestris* (Scots
10 pine) woodland. In site 3, pine establishment covered 50% of the area in 1956 (according to
11 the study of aerial photographs taken in 1956). In site 4, according to the aerial photographs,
12 pines covered less than 20% of the area in 1956. In all sites, the former land-use was
13 extensive pasture. *P. nigra* and *P. sylvestris* have the same general demographic dynamics
14 typical of pioneer species (Debain, 2003). The main differences between *P. nigra* and *P.*
15 *sylvestris* result from the origin of the stand (plantation, or natural afforestation). The French
16 Forestry Service currently manages the Black pine plantations while the Scots pine woodland
17 is located on private property. Oral records and *in situ* observation indicated that stands were
18 not subjected to any silvicultural (i.e. thinning) or grazing practices in recent decades. In the
19 four sites beech and oak sapling coexisted in the pine understorey.

20 All sites had similar ecological (i.e. edaphic, physiographic and climatic) features.
21 They were located on rendzina soils developed on a dolomitic limestone substratum, on
22 plateaux (sites 2 and 3) or gentle slopes facing East (site 4) and South (site 1).

23 **Species**

24 Downy oak and European beech are both long-lived and large deciduous trees with
25 maximum heights of 20 m and 35 m respectively in the study area (Tessier du Cros & Le
26 Tacon, 1981). Beech is a shade-tolerant species of fairly warm climates that can tolerate

1 shallow soils but is more frequent on moist sites, whereas Downy oak is more thermophilic
2 and is frequent on dry sites (Ellenberg, 1963). Downy oak has been much more abundant than
3 beech on the Causse du Larzac since the beginning of forest clearing at about 7000 BP
4 (Vernet, 1972, 1985, 1995).

5 **Methods**

6 **Sampling techniques**

7 In summer 2001 the four sites were used for sampling the population of beech and oak
8 saplings in the pine understorey. Eighty saplings of each species were selected randomly and
9 measured. The basal diameter, height and length of the vertical main stem were recorded for
10 all trees. The size of saplings sampled range from 15 cm to 600 cm in length. The number of
11 annual shoot increments (age) and the cumulated length of the three latest annual shoot
12 increments were measured on the vertical main stem (3 years' length growth). This was
13 achieved through *a posteriori* recognition of bud scars which persist several years, resulting
14 from the rhythmic activity of the primary meristems (Nicolini, 2000; Nicolini et al., 2000).
15 When doubt over the recognition of bud scars existed, a disc was cut at the base of the sapling
16 for ring counting.

17 Saplings of each species were sampled on five 300-m² plots in site 2, on four 100-m²
18 plots in site 3 and on three delimited areas in site 1 of 1000, 1500 and 2000 m² for beech and
19 2 sub-plots of 20 m² in each delimited area for oak (given the high density of oak). The very
20 low density of both species in site 4 did not allow the same sampling methods to be used. We
21 used a method based on systematic sampling from a grid of points; from each point (54
22 points) and for each species, we sampled the nearest sapling and the sapling nearest to it.

23 **Statistical Analysis**

24 **Age distribution analysis**

25 In order to quantitatively analyse the mortality rate from the age-structure, we used
26 stable stage-distribution methods (Caswell 2001), assuming that the age distribution is stable.

1 We had to assume that: (i) mortality was constant over time and (ii) recruitment in the
 2 youngest age classes was also constant over time. Beech mast production occurred every 2-3
 3 years in this area (Dufour, 2000), but oaks produced acorns more frequently (pers. obs.). As a
 4 consequence, we chose 5-year age classes to limit the effects of year-to-year variability in
 5 recruitment.

6 As we analysed the sapling mortality over a small age range we assumed that the
 7 mortality rate was constant for each age class. The age-mortality relationship ($M(a_i)$) is
 8 therefore constant. Equation 2 described $M(a_i)$, with a_i being the mean age of the age classes i
 9 (i.e. 2.5, 7.5, etc.), and with λ the mortality rate.

$$10 \quad M(a_i) = \lambda \quad \text{eqn 2}$$

11 If we assume a constant recruitment parameter R in the youngest age classes and a
 12 constant mortality rate between two successive age classes (i and $i+1$) determined by the age-
 13 mortality function $M(a_i)$, then the theoretical relative number of trees (N_{theo_k}) in age class k is
 14 given by equations 3 and 4.

15 For $k=1$

$$16 \quad N_{theo_1} = R \quad \text{eqn 3}$$

17 For $k>1$

$$18 \quad N_{theo_k} = R \prod_{i=1}^{k-1} (1 - M(a_i)) \quad \text{eqn 4}$$

19

20 We derived a maximum likelihood function to estimate the parameters of $M(a)$ for
 21 each species. If we assume that the number of trees in age class k (N_k) is a random variable
 22 with a Poisson distribution (with mean N_{theo_k}), then likelihood of an observed relative
 23 number of trees l in age class k is given by equation 5.

$$24 \quad P(N_k = l) = \exp(-N_{theo_k}) \frac{N_{theo_k}^l}{l!} \quad \text{eqn 5}$$

1 The likelihood of a data set of the observed relative number of trees in n age classes
 2 ($Nobs_1$ to $Nobs_n$) is given by equation 6.

$$3 \quad L = \prod_{i=1}^n P(N_i = Nobs_i / \lambda, R) \quad \text{eqn 6}$$

4 We estimated R and λ with an algorithm minimising the negative log likelihood (Splus
 5 2000™ software) and calculated the standard error for the parameters and 95% confidence
 6 interval of the predicted relative number of trees in each age class with a bootstrap procedure
 7 on 1000 replicates (Hilborn & Mangel, 1997).

8 Length growth analysis

9 We studied the 3 years' length growth (*LengthGrowth3*) and total length of the vertical
 10 main stem (*Length*) as a function of age and species. The two relationships were analysed by
 11 linear regression (Splus 2000™ software), according to equations 7 and 8.

$$12 \quad LengthGrowth3_i = \alpha \times \log(age_i) + \beta + \varepsilon \quad \text{eqn 7}$$

$$13 \quad Length_i = \alpha' \times \log(age_i) + \beta' + \varepsilon \quad \text{eqn 8}$$

14 Where, α , α' , β , and β' are fitted parameters and ε is the error term (with normal
 15 distribution). We tested the effect of species in a combined model with the data for both
 16 species (equations 9 and 10).

$$17 \quad LengthGrowth3_i = \alpha'' \times \log(age_i) + \beta'' \times species_i + \gamma'' \times \log(age_i) * species_i + \delta'' + \varepsilon_i \quad \text{eqn 9}$$

$$18 \quad Length_i = \alpha''' \times \log(age_i) + \beta''' \times species_i + \gamma''' \times \log(age_i) * species_i + \delta''' + \varepsilon_i \quad \text{eqn 10}$$

19 Where, α'' , α''' , β'' , β''' , γ'' , γ''' , δ'' , and δ''' are fitted parameters and ε is the error
 20 term (with normal distribution). We examined the residuals from fitting the model to check
 21 the normality and constant variance assumptions (Everitt, 2001).

22 Constancy of length growth analysis

23 The purpose of this analysis was to test the constancy of length growth for saplings of
 24 a given age within the time range of the saplings sampled. If constancy of growth assumption

1 is valid, then we can model the ontogenic growth of an individual using the growth
 2 characteristics of saplings of different ages. We can use a simultaneous analysis of growth
 3 among different saplings to model the length growth of a theoretical mean individual of the
 4 population. If this assumption is true, then the height-age relationship given by the model
 5 must fit the observed relationship between age and length of the saplings sampled. Therefore
 6 we developed an ontogenic growth model based on the assumption of constancy of growth
 7 over time for each species and each site by using regression equation 7. This model calculated
 8 the length of the individual at each time step (t) as a function of its age and length at time step
 9 ($t-1$) (equation 11).

$$10 \quad \text{Length}(t+1) = \text{Length}(t) + f(\text{age}) \quad \text{eqn 11}$$

11 By using regression equation 7 for function f we determined the 3-year length growth
 12 of this theoretical individual every 3 years, then the age-length relationship. In order to
 13 calculate a mean theoretical age-length relationship for each site we required a starting point,
 14 i.e. age_0 and length_0 . To achieve this we considered the age and the average length of the
 15 youngest trees in the database of the site. The age-length relationship was very well fitted by a
 16 second-degree polynomial function of age. This model is the theoretical age-length
 17 relationship, under the assumption of constancy of growth over time. The comparison of the
 18 theoretical age-length relationship and the observed relationship was used to test the
 19 assumption of the model. We tested possible significant deviations from the model with a
 20 linear regression of deviance between the observed values and those resulting from the model,
 21 with age as an explicative variable.

22 Results

23 Demographics patterns

24 The sapling age ranges for beech and oak were similar in stands 2 (i.e. 40 years) and 4
 25 (i.e. 25 years), and different in sites 1 and 3 whose age ranges for beech were approximately
 26 twice those of oak (i.e. 30 years for beech vs 15 years for oak in site 1; and 30 years for beech

1 vs 20 years for oak. in site 3). The number of seedlings in each subsequent age class did not
2 decrease uniformly and the youngest class rarely had the greatest number of seedlings. In the
3 youngest stands, the relative frequency of beech and oak seedlings decreased fairly
4 continuously with age class, thus fitting with a reverse J-shaped curve. In mature stands, oak
5 had a similar age pattern, whereas beech seedlings had a bell curve age distribution (i.e. a
6 maximum relative frequency between 5 and 15 years). In the youngest heterogeneous *Pinus*
7 *sylvestris* stand (stand 4) and in the youngest plantation (stand 2), both species had a
8 maximum relative frequency in the youngest age class (Figure 1).

9 The demographic model gave rise to estimations that generally differed from the age-
10 structure observed (Figure 1). However, the prediction was acceptable for *Fagus sylvatica* in
11 sites 4 and 2 for *Quercus pubescens* in site 2. The model, logically, tended to neglect rapid
12 variations between successive age classes and also to overestimate the relative frequency of
13 old saplings and underestimate the relative frequency of medium-aged saplings. Estimates for
14 recruitment parameter R varied among stands, especially for beech. The recruitment
15 parameter was similar for oak and beech except for sites 1 and 3, which exhibited more than a
16 2-fold higher R for oak than for beech (Table II). The λ mortality parameter was similar
17 among species and sites, except for sites 1 and 3, where it was about 2-fold higher for beech
18 than for oak.

19 **Length growth**

20 Age had a significant effect on length growth in all sites (Table III). However the
21 effect of age on length growth was weak for oak (Table IV). Beech had a higher length
22 growth than oak among stands, although the difference was not significant in site 2 because of
23 high intraspecific variability (Table III; Figure 2). Slopes were significantly different between
24 beech and oak in all sites (F test on the interaction between species and log(Age) Table III).
25 The difference between the slopes of beech and oak was greater in the old sites (1 and 3) than
26 in the young sites (2 and 4, see Table IV, Figure 2). Oak growth was similar between sites

1 (Figure 2). Beech had a clearly higher length growth in site 1 than in the other sites, and beech
2 had higher length growth in site 3 than in site 4.

3 There was a logically significant effect of age on length in all sites (Table III). Beech
4 had a higher length for the same age (Figure 3) than oak, but the difference was statistically
5 significant only in the old stands (sites 1 and 3). In both mature stands, the differences
6 between beech and oak length increased with age (Table III).

7 **Test of constancy of growth**

8 To test the hypothesis of constancy of growth over time, we analysed the regression of
9 the residuals for observed height-age points against the theoretical growth curve computed
10 with the starting point as the mean height of the younger individuals. Field data exhibited high
11 variability of height for a given age among both species and sites (Figure 3). The growth
12 model only fitted the age-height data collected at site 1 (t-test on residuals: see Table V and
13 Figure 3). In sites 2, 3 and 4 there was a systematic error between the data collected and the
14 theoretical relationship for both species (Table V), which increased with age for both species
15 (test of age effect, see Figure. 3 and Table V). In site 2 the interaction between age and
16 species had a significant effect on the error between observations and predictions. This error
17 increased more rapidly with age for oak than for beech.

18 **Discussion**

19 Studies that estimate mortality from an analysis of the size and age structures of a
20 population generally assume that the probability of an individual of an age classe k dying in
21 any given year is constant and that the number of individuals recruited each year (or during
22 the time period in question) is also constant (Caswell, 2001). Given these assumptions of a
23 steady-state functioning, the recruitment and mortality rates can be calculated using a simple
24 model. In our case, the results indicate that (i) there is a high mortality in oak at all sites
25 which is consistent with the high number of dead seedlings counted in site 2 (data not shown)
26 and (ii) that there is a high mortality in beech in the young stands (sites 2 and 4) and a low

1 mortality in the older stands if it is assumed that recruitment only started thirty years ago in
2 the stands that are already old.

3 The interpretation is simple for the oak: seedlings that install in a pine forest have a
4 high annual probability of dying, that prevents them from colonising permanently. There is
5 however an alternative interpretation, according to which recruitment could have increased
6 greatly in the last fifteen years been, either because the number of potential seed sources has
7 increased or because the installation conditions have improved. Both of these explanations are
8 unlikely as there are many seed sources nearby to the sites and long-distance dispersal is
9 effective, and furthermore oak installs readily in grasslands and in young pine stands as soon
10 as grazing is halted (Rousset & Lepart, 2000), which is always the case in plantations and
11 occurs quickly in spontaneously colonised stands. The probability of dying is a little higher in
12 the older stands than in the young stands. This is undoubtedly an artefact, caused at site 4, by
13 a low recruitment in the last 5 years and for site 2, because plants aged 15 years or more
14 installed before the complete closure of the stand canopy and have up until now managed to
15 survive. The average life expectancy in a moderately closed understorey (PAR+20%) such as
16 site 1 is about 5 years for young oak seedlings (older individuals last longer (site 2)).

17 The results obtained for the beech are less clear. The grouping into 5-year age classes
18 does not completely overcome the variability between years in recruitment that is related to
19 the strong alternation between good and poor mast years and the effect of meteorological
20 conditions on seed survival and germination. This is clearly apparent in sites 1 and 3, where
21 there has been very little installation in the last five years. Furthermore, with some rare
22 exceptions, recruitment started less than 25 years ago, whereas the pine stands are much
23 older. Finally, mortality seems to be low in the two oldest sites (1 and 3) but quite high in the
24 two other sites.

25 Large differences in mortality between sites seem to be excluded in the absence of
26 disturbances of which there are no signs. It is likely that the mortality rate of the beech is very

1 low after the germination stage (see for example Kunstler et al. submitted; Madsen, 1994;
2 Emborg, 1998; Szwagrzyk et al., 2001) but that there are large variations in recruitment. This
3 could have been caused by an increase in the supply of beech seeds. This is possible for sites
4 1 and 4, where the only seed-bearing trees close to the sites are still young (other much older
5 trees are however present a few hundred metres away and probably contribute to the current
6 recruitment at these sites), but can be excluded for sites 2 and 3, which have neighbouring old
7 seed-bearing trees. There is however a great difference in the recruitment patterns between
8 these two groups of sites. Another possibility is that the seedling installation conditions have
9 only become favourable in the last twenty years. The presence of a dense herb layer prevents
10 beech seedlings from surviving during the first few years of their installation (Humphrey &
11 Swaine, 1997; Archambault et al., 1998; Schnitzer et al., 2000; Coll et al., 2003). So, it would
12 only be from the time when the pine cover has resulted in the elimination of the herb layer
13 (Duguépéroux, 1999; Curt et al., 2003) that beech installation could start. This explanation is
14 likely to be true for sites 2, 3 and 4 provided that some individuals were able to install very
15 early at site 2 (possibly after local destruction of the herb layer or the presence of some shrubs
16 that could have had the same effect as pines). The explanation could only apply to site 1 if the
17 stand had been grazed up until the 1970s, but we have no information on this aspect.

18 The analysis of the age structures provides some hypotheses on the effects of
19 variability in recruitment or mortality on the population dynamics. Recruitment has a very
20 high local spatial and temporal component. Mortality is a process that can be generalized and
21 that can be evaluated for a given time by analysing variations in growth.

22 Growth and mortality

23 To check the constancy of mortality rate over time we tested whether the growth rate
24 was constant over time. It appears clearly in all the sites that the growth rates of oak
25 were very low. Such very low growth rates are compatible with a high mortality. In the oldest
26 site (site 1), growth rates were low for the last fifteen years (the age of the oldest oak). The

1 growth conditions have not changed during this period. In sites 2, 3 and 4, the growth of the
2 last three years was also very low but was clearly greater in the past. This decline must be due
3 to the decrease of PAR during the closure of the canopy. In these young pine stands, oak
4 mortality rate is likely to have increased in time in relation to this decrease in light regime
5 (Magnani et al., 2000). According to (Kelly, 2002), about 30% relative irradiance is required
6 for long-term survival of oak seedlings. The growth of the beech also decreased in the same
7 sites. This could be explained by the strong decrease in light; optimum growth values of
8 beech correspond to moderate shade (Gemmell et al., 1996; Ammer, 2003). However, the
9 growth of the beech remains too strong to be associated with a high mortality; moreover, it is
10 similar in sites 2 and 3 whereas the model predicts a high mortality only in one of the two
11 sites. So, the mortality rate of beech was probably low and did not change over time. These
12 results are in agreement with previous studies, which reported the ability of beech to survive
13 in deep shade (>3-5% relative irradiance) (Madsen, 1994; Emborg, 1998; Szwagrzyk et al.,
14 2001).

15 Since mortality rates in old pine stands have been generally stable over time, the age
16 structures can be used to identify temporal variations in recruitment. These possible variations
17 are masked in the oak by the very high mortality. In contrast, they appear to be large in the
18 beech (for which there is also a strong between-years variability) in which recruitment has
19 increased rapidly. The main factor is probably the disappearance of the herb layer in the
20 understorey.

21 The age structures produce very different interpretations depending on whether it is
22 assumed that either the mortality or recruitment is the main factor responsible for the
23 variations. When the mortality is very high, it is obviously impossible to analyse the
24 variations in recruitment, but these are then biologically without importance. In contrast when
25 the mortality is low the variations in recruitment can be estimated and sometimes, future
26 trends can be predicted. The analysis of variations in the growth of young seedlings provides

1 indices of the probability of mortality and its temporal variations. Although the species of the
2 understorey, after an initial installation stage of a few years, can have either a low or high
3 mortality, depending on their carbon assimilation strategy, the age structure provides an
4 effective means of predicting the future dynamics of the stands. Our method relies on a simple
5 analysis of recent growth and actual size of the saplings and is an indirect test of this
6 assumption. It could be useful in numerous studies using age-structure. Analysis of sapling
7 growth has to be compared with the possible demographic trends of the population, to better
8 understand forest dynamics.

9 **Acknowledgements**

10 We thank Monique Bouchaud and Bernard Prévosto for their assistance in the field
11 and informative discussions. We also thank Charlotte Faurie and José Escarré for their helpful
12 suggestions. This work was completed as a part of a research project for the French Ministry
13 of Agriculture, FNADT, Convention n°0413-2002 “Gestion durable des boisements naturels
14 feuillus en moyenne montagne: comprendre et favoriser le retour du chêne et du hêtre”.

15

16 **References**

- 17 Abrams, M.D. & Copenheaver, C.A. (1999) Temporal variation in species recruitment and
18 dendroecology of an old-growth white oak forest in the Virginia Piedmont, USA. *Forest.*
19 *Ecol. Manag.*, 124, 275-284.
- 20 Ammer, C. (2003) Growth and biomass partitioning of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur*
21 L. seedlings in response to shading and small changes in the R/FR-ratio of radiation.
22 *Ann. Sci. For.*, 60, 163-171.
- 23 Archambault, L., Morissette, J., & Bernier-Cardou, M. (1998) Forest succession over a 20-
24 year period following clearcutting in balsam fir yellow birch ecosystems of eastern
25 Quebec, Canada. *Forest. Ecol. Manag.*, 102, 61-74.
- 26 Arista, M. (1995) The structure and dynamics of an *Abies pinsapo* forest in southern Spain.
27 *Forest. Ecol. Manag.*, 74, 81-89.
- 28 Caswell, H. (2001) *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*
29 Sinauer Associate Inc, Sunderland Massachusetts.

- 1 Coll, L., Balandier, P., Picon-Cochard, C., Prévosto, B., & Curt, T. (2003) Competition for
2 water between beech seedling and surrounding vegetation differing in light availability
3 and vegetation composition. *Ann. Sci. For.*, 60, 593-600.
- 4 Curt, T., Prévosto, B., Kleszczewski, M., & Lepart, J. (2003) Post-grazing Scots pine
5 colonization of mid-elevation heathlands: population structure, impact on vegetation
6 composition and diversity. *Annals of Forest Science*, 60, 711-724.
- 7 de Liocourt, F. (1898) De l'aménagement des sapinières. *Bulletin de la Société Forestière de*
8 *Franche-Comté*, 6, 369-405.
- 9 Debain, S. (2003) L'expansion de *Pinus sylvestris* et de *Pinus nigra* sur le Causse Méjean:
10 paramètres démographiques et interactions biotiques, Ecole National Supérieure
11 Agronomique de Montpellier, Montpellier.
- 12 Debain, S., Curt, T., & Lepart, J. (2003) Seed mass, seed dispersal capacity, and seedling
13 performance in a *Pinus sylvestris* population. *Ecoscience*, 10, 168-175.
- 14 Dufour, A. (2000). Dynamique spatio-temporelle du Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) sur les
15 Causses. Université Montpellier II Sciences et Techniques du Languedoc.
- 16 Duguépéroux, F. (1999) Dynamique des Pins sur les Causses : conséquences pour la diversité
17 de la flore. Mémoire de DEA Biosciences de l'Environnement et Santé, option milieux
18 continentaux, Université de Provence, Aix-Marseille I, Aix-Marseille.
- 19 Ellenberg, H. (1968) *Vegetation ecology of central Europe* Cambridge University Press,
20 Cambridge.
- 21 Emborg, J. (1998) Understorey light conditions and regeneration with respect to the structural
22 dynamics of a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *Forest. Ecol.*
23 *Manag.*, 106, 83-95.
- 24 Everitt, B.S. (2001) *A handbook of statistical analyses using S-Plus (Second Edition)*
25 Chapman & Hall/CRC, London.
- 26 Gemmel, P., Nilsson, U., & Welander, T. (1996) Development of oak and beech seedlings
27 planted under varying shelterwood densities and with different site preparation methods
28 in southern Sweden. *New Forests*, 12, 141-161.
- 29 Gracia, M., Retana, J., & Roig, P. (2002) Mid-term successional patterns after fire of mixed
30 pine-oak forests in NE Spain. *Acta. Oecol.*, 23, 405-411.
- 31 Hilborn, R. & Mangel, M. (1997) *The ecological detective. Confronting models with data*
32 Princeton University Press.
- 33 Humphrey, J.W. & Swaine, M.D. (1997) Factors affecting the natural regeneration of *Quercus*
34 in Scottish oakwoods .1. Competition from *Pteridium aquilinum*. *J. Appl. Ecol.*, 34,
35 577-584.

Kunstler, Lepart & Curt : Analysis of age-structure

- 1 Kelly, D.L. (2002) The regeneration of *Quercus petraea* (sessile oak) in southwest Ireland: a
2 25-year experimental study. *Forest. Ecol. Manag.*, 166, 207-226.
- 3 Kobe, R.K., Pacala, S., Silander, J.J.A., & Canham, C.D. (1995) Juvenile tree survivorship as
4 a component of shade tolerance. *Ecol. Appl.*, 5, 517-532.
- 5 Kobe, R.K. (1996) Intraspecific variation in sapling mortality and growth predicts geographic
6 variation in forest composition. *Ecol. Monogr.*, 66, 181-201.
- 7 Kobe, R.K. (1997) Carbohydrate allocation to storage as basis of interspecific variation in
8 sapling survivorship and growth. *Oikos*, 80, 226-233.
- 9 Kobe, R.K. & Coates, K.D. (1997) Models of sapling mortality as a function of growth to
10 characterize interspecific variation in shade tolerance of eight tree species of
11 northwestern British Columbia. *Can. J. For. Res.*, 27, 227-236.
- 12 Lin, J., Harcombe, P.A., & Fulton, M.R. (2001) Characterizing shade tolerance by the
13 relationship between mortality and growth in tree saplings in a southeastern Texas
14 forest. *Can. J. For. Res.*, 31, 345-349.
- 15 Madsen, P. (1994) Growth and survival of *Fagus sylvatica* seedlings in relation to light
16 intensity and soil water content. *Scand. J. For. Res.*, 9, 316-322.
- 17 Magnani, F., Mencuccini, M., & Grace, J. (2000) Age-related decline in stand productivity:
18 the role of structural acclimation under hydraulic constraints. *Plant. Cell. Environ.*, 23,
19 251-263.
- 20 Marsteau, C. & Agrech, G. (1995). Typologie des stations forestières des Grands Causses.
21 Cemagref, Clermont-Ferrand.
- 22 Miyadokoro, T., Nishimura, N., & Yamamoto, S. (2003) Population structure and spatial
23 patterns of major trees in a subalpine old-growth coniferous forest, central Japan. *Forest.*
24 *Ecol. Manag.*, 182, 259-272.
- 25 Nicolini, E. (2000) Nouvelles observations sur la morphologie des unités de croissance du
26 hêtre (*Fagus sylvatica* L.). Symétrie des pousses, reflet de la vigueur des arbres. *Can. J.*
27 *Bot.*, 78, 77-87.
- 28 Nicolini, E., Barthélémy, D., & Heuret, P. (2000) Influence de la densité du couvert forestier
29 sur le développement architectural de jeunes chênes sessiles, *Quercus petraea* (Matt.)
30 Liebl. (Fagaceae), en régénération forestière. *Can. J. Bot.*, 78, 1-14.
- 31 Pacala, S., Canham, C.D., Silander, J.J.A., & Kobe, R.K. (1994) Sapling growths as a
32 function of resources in a north temperate forest. *Can. J. For. Res.*, 24, 2175-2183.
- 33 Pacala, S., Canham, C.D., Saponara, J., Silander, J.J.A., Kobe, R.K., & Ribbens, E. (1996)
34 Forest models defined by fields measurements: estimation, error analysis and dynamics.
35 *Ecol. Monogr.*, 66, 1-43.

- 1 Pederson, B. (1998) Modelling tree mortality in response to short- and long-term
2 environmental stresses. *Ecol. Model.*, 105, 347-351.
- 3 Pulido, F.J., Diaz, M., & Hildago de Trucios, S.J. (2001) Size structure and regeneration of
4 Spanish holm oak *Quercus ilex* forest and dehesas: effects of agroforestry use on their
5 long-term sustainability. *Forest. Ecol. Manag.*, 146, 1-13.
- 6 Retana, J., Espelta, J.M., Habrouk, A., Ordonez, J.L., & de Sola-Morales, F. (2002)
7 Regeneration patterns of three Mediterranean pines and forest changes after a large
8 wildfire in northeastern Spain. *Ecoscience*, 9, 89-97.
- 9 Rousset, O. & Lepart, J. (2000) Positive and negative interactions at different life stage of a
10 colonizing species. *J. Ecol.*, 88, 401-412.
- 11 Schnitzer, S.A., Dalling, J.W., & Carson, W.P. (2000) The impact of lianas on tree
12 regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-
13 phase regeneration. *J. Ecol.*, 88, 655-666.
- 14 Shimano, K. (2000) A power function for forest structure and regeneration pattern of pioneer
15 and climax species in patch mosaic forests. *Plant. Ecol.*, 146, 207-220.
- 16 Szwagrzyk, J., Szewczyk, J., & Bodziarczyk, J. (2001) Dynamics of seedlings banks in beech
17 forest: results of a 10-years study on germination, growth and survival. *Forest. Ecol.*
18 *Manag.*, 141, 237-250.
- 19 Tessier du Cros, E. & Le Tacon, F. (1981) *Le Hêtre*. Paris : Institut national de la recherche
20 agronomique-Département des recherches forestières.
- 21 Tutin, T.G., Burges, N.A., Chater, A.O., Edmondson, J.R., Heywood, V.H., Moore, D.M.,
22 Valentine, D.H., Walters, S.M., & Webb, D.A. (1964-1993) *Flora Europaea* Cambridge
23 University Press, Cambridge.
- 24 Veblen, T.T., Donoso, C., Schlegel, F.M., & Escobar, B. (1981) Forest dynamics in south-
25 central Chile. *J. Biogeogr.*, 8, 211-247.
- 26 Vernet, J.L. (1972) Nouvelle contribution à l'histoire de la végétation holocène des Grands
27 Causses d'après les charbons de bois. *Bulletin Société Botanique de France*, 119, 169-
28 184.
- 29 Vernet, J.L. (1985) *Ecologie des Causses au Quaternaire*. *Bulletin de la société Langdocienne*
30 *de Géographie*, 19, 265-286.
- 31 Vernet, J.L. (1995) *Végétation et paléoécologie des Grands Causses*. In *Grands Causses :*
32 *nouveaux enjeux, nouveaux regards* (eds J.L. Bonniol & A. Saussol), pp. 91-105.
33 *Fédération pour la vie et la sauvegarde des Grands Causses*, Millau.

Kunstler, Lepart & Curt : Analysis of age-structure

1 Wyckoff, P.H. & Clark, J.S. (2000) Predicting tree mortality from diameter growth: a
2 comparison of maximum likelihood and Bayesian approaches. *Can. J. For. Res.*, 30,
3 156-167.

4 Wyckoff, P.H. & Clark, J.S. (2002) The relationship between growth and mortality for seven
5 co-occurring tree species in the southern Appalachian Mountains. *J. Ecol.*, 90, 604-615.

6

7

1 **Table I:** Location of experimental sites, dominant Pine species, stand age, and measured
 2 relative PAR (Photosynthetically Active Radiation).

3

Sites	Location	Pine species	Age of pine stand	Relative PAR
1	Hospitalet (43°6' N, 3°1' E)	<i>P. nigra</i>	80 years	22%
2	Escandorgue (43°5' N, 3°1' E)	<i>P. nigra</i>	40 years	5%
3	Sauclière (43 6' N, 3°2' E)	<i>P. sylvestris</i>	Pine cover 50% of the area in 1956	18%
4	Liquisses (44°2' N, 3°2' E)	<i>P. sylvestris</i>	Pine cover less than 20% of the area in 1956	Highly heterogeneous stand

4

5

1 **Table II:** Estimates and bootstrapped confidence interval (*CI*) of demographic parameters of
 2 the age-mortality model according to study sites and species. *R* is the recruitment parameter
 3 and λ is the survival parameter. The model was fitted for each site and species. For more
 4 information about the demographic model, see the statistical analysis section.

5

Sites	Parameters	<i>Quercus pubescens</i>		<i>Fagus sylvatica</i>	
		Estimate	<i>CI</i>	Estimate	<i>CI</i>
1	λ	0.591	0.537-0.651	0.272	0.205-0.340
	<i>R</i>	47.5	43.4-52.1	25.6	21.9-29.6
2	λ	0.400	0.322-0.484	0.431	0.367-0.505
	<i>R</i>	31.8	26.2-37.9	34.0	29.1-39.8
3	λ	0.593	0.530-0.662	0.122	0.018-0.209
	<i>R</i>	47.6	42.92-53.09	18.1	13.9-22.1
4	λ	0.522	0.455-0.598	0.528	0.416-0.631
	<i>R</i>	42.9	38.2-48.3	43.3	35.7-50.8

6

7

8

1 **Table III:** Results of the ANOVA of the regression model for 3 years' length growth and total
 2 length with the same explicative variables: the natural logarithm of the age, the species and
 3 their interaction (with error type III). Probability of Fisher test.

4

Sites	3 years' length growth				Length			
	1	2	3	4	1	2	3	4
F test of log(Age)	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
F test of species (Sp)	0.0192	0.0659	<.0001	0.021	0.0001	0.2018	<.0001	0.3135
F test F of Age*Sp	0.0002	0.0013	<.0001	<.0001	<.0001	0.1439	<.0001	0.0878

5

6

1 **Table IV:** Regression parameters and probability of student test (t-test) of regression of 3
 2 years' length growth for each site and species.

3

Sites	Parameter	<i>Quercus pubescent</i>			<i>Fagus sylvatica</i>		
		Estimate	Pr > t	R ²	Estimate	Pr > t	R ²
1	Intercept	2.4903	0.4222		-38.7641	0.0048	
	log(Age)	2.5768	0.1112	0.04	34.2253	<.0001	0.32
2	Intercept	-2.7233	0.4644		-19.5954	0.0221	
	log(Age)	5.218	0.0014	0.16	18.5264	<.0001	0.24
3	Intercept	3.487	0.0028		-47.3863	<.0001	
	log(Age)	0.3504	0.5386	0.01	28.9767	<.0001	0.4078
4	Intercept	2.4667	0.5287		-12.8176	0.0065	
	log(Age)	1.9813	0.3049	0.02	12.3194	<.0001	0.29

4

5

1 **Table V:** Results of analyses of deviance of observed length of individuals from the
 2 prediction of length given by the theoretical model. Regression of the deviance between
 3 observation and model prediction against age for each site and species.

4

Regression of the residual against age					
Sites	Parameter	<i>Quercus pubescent</i>		<i>Fagus sylvatica</i>	
		Estimate	Pr > t	Estimate	Pr > t
1	Intercept	-2.9847	0.4114	31.4981	0.0492
	Age	0.1532	0.7545	-1.9953	0.1158
2	Intercept	-67.7589	0.0011	-29.7511	0.0253
	Age	11.8618	<.0001	6.5019	<.0001
3	Intercept	-27.2675	<.0001	-9.211	0.446
	Age	4.0716	<.0001	3.2906	0.0001
4	Intercept	-15.3893	0.0272	-6.4422	0.3783
	Age	2.8496	0.0008	2.5661	0.003

5

6

1 **Figure captions**

2

3 **Figure 1:** Observed relative frequency of individuals among age classes (5-year age classes)
4 for beech (black histogram) and oak (grey histogram). Lines represent 95% confidence
5 intervals of predicted values according to the demographic model (Black line for beech, grey
6 dashed line for oak). For more information about the demographic model, see the section on
7 statistical analysis.

8

9 **Figure 2:** Scatter plots and fitted regression lines of 3 years' cumulative length growth (cm)
10 against Age (years) (circles and solid line: *Fagus*; crosses and dashed line: *Quercus*) for each
11 site and species. Equation of the regression: $HeightGrowth3_i = \alpha \times \log(age_i) + \beta$.
12 For parameter estimates see table IV.

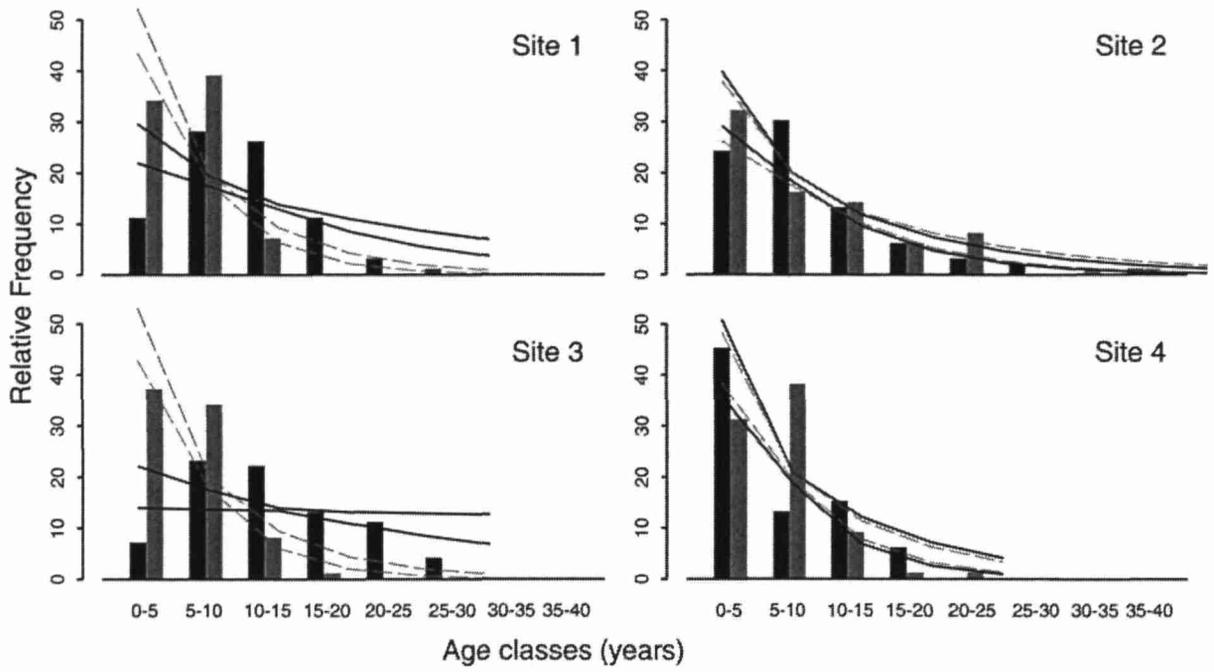
13

14 **Figure 3:** Age versus height: observed value (circles: *Fagus*; crosses: *Quercus*) and
15 prediction of theoretical model under the hypothesis of constant growth over time (solid line
16 *Fagus*; dashed line *Quercus*).

17

1 **Figure 1:**

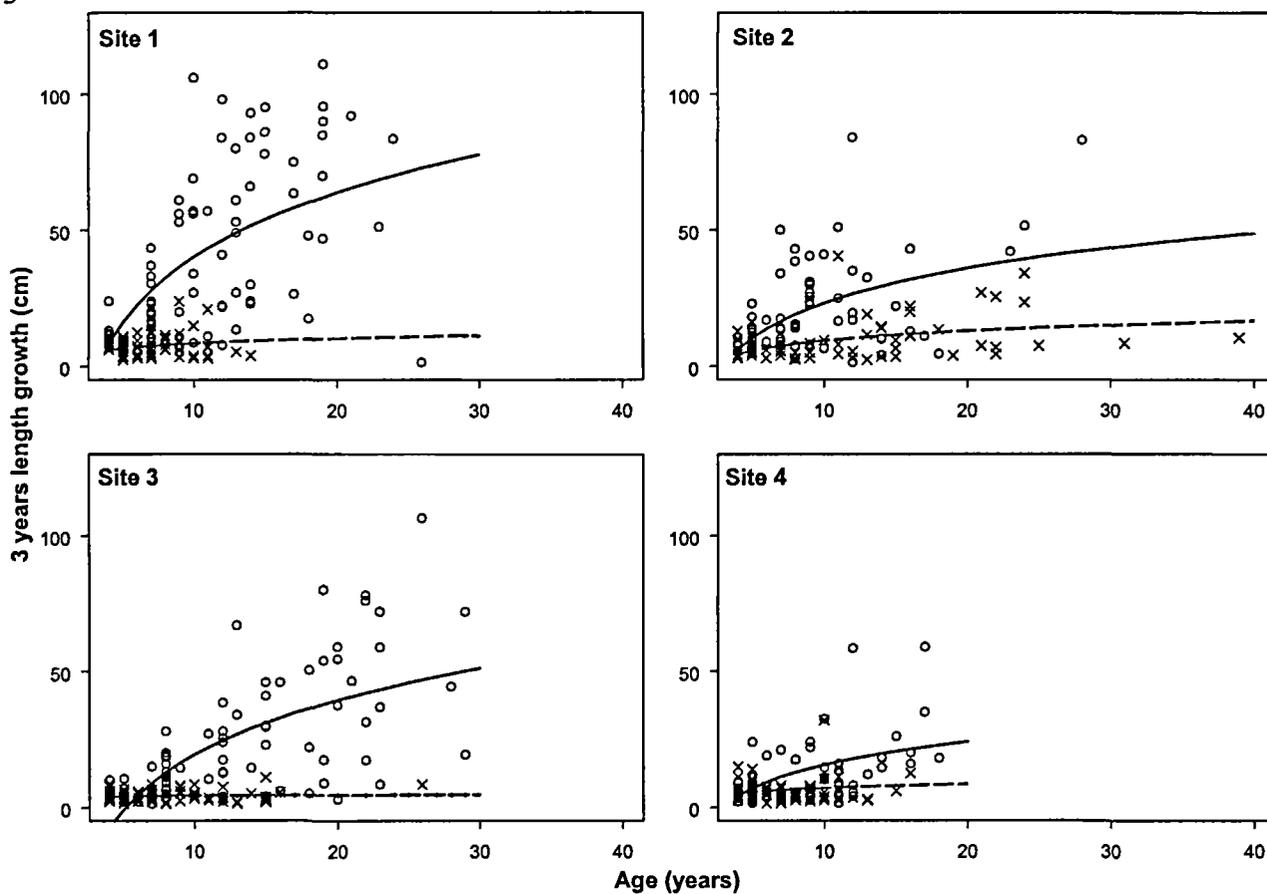
2



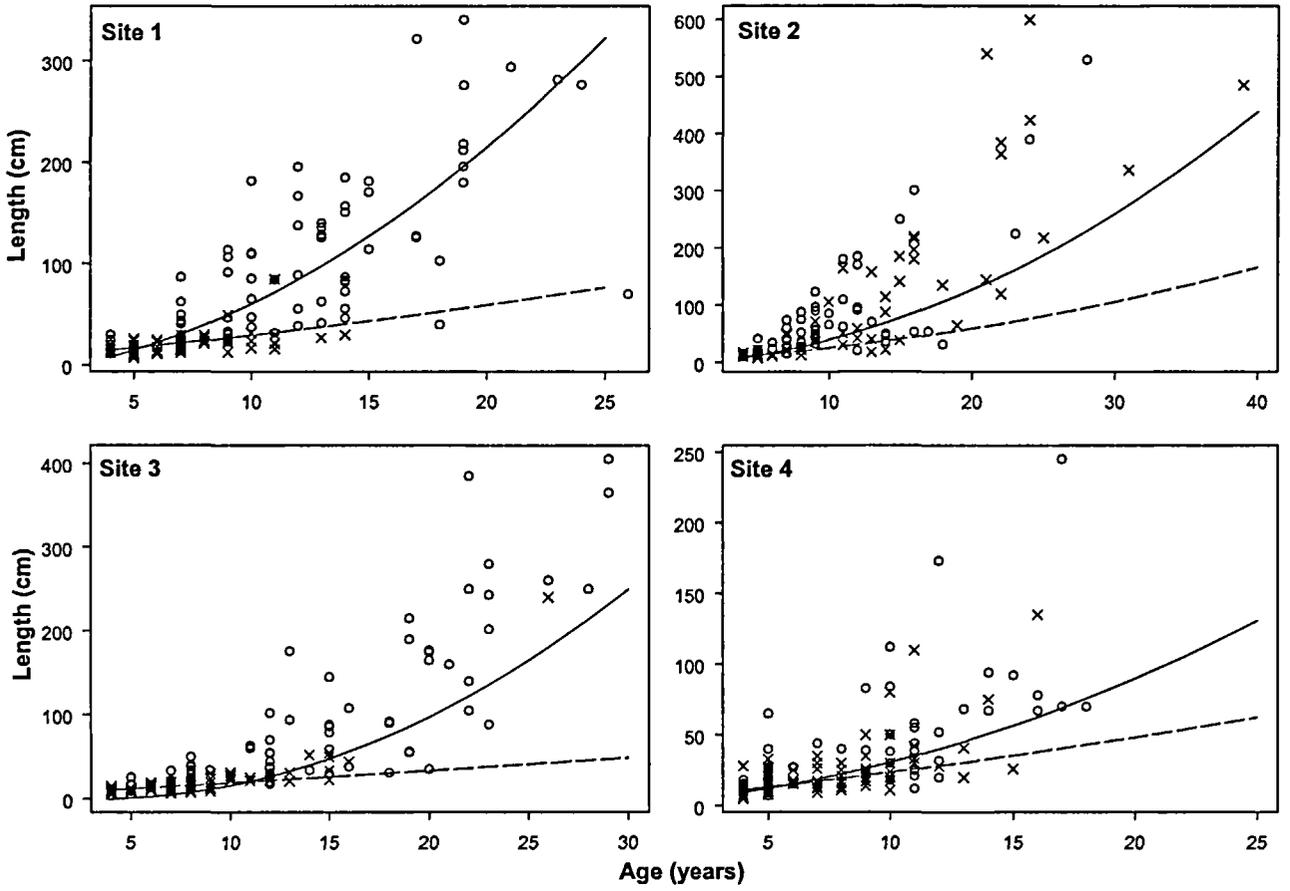
3

4

1
2 **Figure 2:**
3



1 Figure 3:



2
3

Annexe 1.2

Growth, mortality and shade tolerance strategies of European beech and Downy oak in sub-Mediterranean forest of Southern France.

Kunstler, G., Curt, T., Bouchaud, M., Lepart, J.

Accepté avec révisions majeures dans *Canadian Journal of Forest Research*

1
2
3 **Growth, mortality and shade tolerance strategies of**
4 **European beech and Downy oak in sub-**
5 **Mediterranean forest of Southern France**
6
7
8

9 Georges Kunstler^{a,b}, Thomas Curt^a, Monique Bouchaud^a, Jacques Lepart^b
10

11 ^a Cemagref – U.R. DFCF, Ecologie Appliquée des Milieux Boisés, 24, av. des Landais, BP 50085,
12 63172 Aubière Cedex, France.

13 ^b Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS UMR 5175, 1919 route de Mende, 34293
14 Montpellier Cedex 5, France.
15

16 **Correspondence:** Georges Kunstler (Tel: +33-4-67-61-33-05 Fax: +33-4-67-41-21-38 E-mail:
17 kunstler@cefe.cnrs-mop.fr)
18

19 **Running headline:**

20 Shade tolerance of beech and oak in peri-Mediterranean forest.
21

Abstract

We examined light as a niche partitioning factor for the late successional European beech (*Fagus sylvatica* L.) and the mid-successional Downy oak (*Quercus pubescens* M.), two dominant species in the sub-Mediterranean area of Southern France. For these species we estimated a sapling growth (in radius and in height) models as a function of light availability. Beech had a higher growth in low light and a higher asymptotic growth rate than oak. We estimated species-specific growth-mortality functions. Beech showed a higher tolerance to slow growth than oak. By linking light-growth functions and growth-mortality functions, we found that beech had a lower mortality at low light than oak. We found that beech had a higher probability of survival at both low light and high light than oak. Beech exhibited a higher plasticity of morphological traits (i.e. biomass allocation, leaf morphology and architectural traits) as a function of light than oak. Since beech has a better growth and survival both at low and high light, we conclude that light cannot fully explain the niche partitioning of beech and oak. We propose that disturbance and water stress should be explicitly taken into account to understand niche partitioning and succession in the sub-Mediterranean area.

Key words: biomass allocation, *Fagus sylvatica*, growth, LAR, mortality, *Quercus pubescens*, shade tolerance, SLA

1 Introduction

2 Interspecific variation in shade tolerance is often considered to be the primary factor
3 driving forest succession and explaining species coexistence (Bormann and Likens, 1979;
4 Shugart, 1984; Pacala et al., 1996). Plants have evolved different life history strategies to
5 optimise their fitness in different light conditions. Trade-offs between traits related to a high
6 fitness in high light or in low light are presumed to have shaped a continuum of shade tolerance
7 strategies (Tilman, 1990) that can explain niche partitioning between coexisting species
8 (Nakashizuka, 2001). A number of studies have investigated variation in shade tolerance as a
9 function of tree growth or leaf physiology (Bazzaz, 1979; 1996; Walters et al., 1993; Walters
10 and Reich, 1999). However, Kobe et al (1995; 1997) and Nakashizuka (2001) proposed that the
11 shade-tolerance concept could be analysed in a more comprehensive way as survival and
12 growth at low light intensities. Using Kobe's definition, recent studies in Northern American
13 temperate forests have concluded that partitioning between shade tolerant and intolerant species
14 is widely related to a trade-off between the growth rate at high light level and survival at low
15 light levels, i.e. the mortality-growth trade-off (Pacala et al., 1996; Rees et al., 2001). The
16 classical trade-off between growth at low and at high light levels (the growth-growth trade-off)
17 is nevertheless still considered to be important (Lin et al., 2002).

18 Studies of specific responses of mortality are rare even though these functions are
19 necessary for calibrating forest dynamics models (Pacala et al., 1993; 1996; Wyckoff and
20 Clark, 2002; Bigler and Bugmann, 2003; 2004). Studies in temperate forests of species at both
21 extremities of the shade-tolerance continuum have shown that niche partitioning could be the
22 result of the mortality-growth trade-off or the growth-growth trade-off (Pacala et al., 1996; Lin
23 et al., 2002; Wyckoff and Clark, 2002). This argument may be invalid for species having more
24 similar shade tolerance (Bloor and Grubb, 2003) or in sub-Mediterranean ecosystems, which
25 differ from temperate areas by a severe water stress and the high frequency of human
26 disturbance. In this study, we ask whether light gradient partitioning occurs between *Quercus*

1 *pubescens* (Downy oak) and *Fagus sylvatica* (European beech), which are the main species
2 involved in mid- and late-succession stages of forest dynamics in the sub-Mediterranean region.

3 Differences between tree species in their response to light level are related to
4 acclimations of various traits that influence light capture (Claveau, 2002; Messier et al., 1999).
5 Interspecific variations in growth rate at low light are mainly determined by differences in
6 morphological and allocation traits and their plasticity to light, such as leaf area ratio (LAR),
7 specific leaf area (SLA) and leaf mass fraction (LMF) (Poorter, 1999; Abrams and Kubiske,
8 1990). Sapling architecture is another important factor in determining the performance of
9 saplings in a light-limiting environment (Canham et al., 1988, 1989; Beaudet and Messier,
10 1998; Claveau, 2002). Changes in sapling plagiotropy are determinant for light capture (Chen
11 et al., 1996; Millet, 1998; 1999) and investment in length growth relative to radial growth for
12 competition.

13 In this study we aimed at estimating light-growth functions, growth-mortality functions
14 and light-mortality functions in young beech and oak populations in a pinewood (*Pinus nigra*)
15 including large gaps of grassland with scattered shrubs such as *Buxus sempervirens* L. and
16 *Juniperus communis* L. We discuss the light gradient partitioning and the mortality-growth
17 trade-off between these two species. We analyse the morphological and architectural responses
18 of species (i.e., biomass allocation, SLA, LAR, and plagiotropy and investment in leader length
19 growth relative to radial growth) to the light regime.

20 **Materials and Methods**

21 **Study Area and Species**

22 The study area is situated on the Causse du Larzac, a 1000 –km² limestone plateau in
23 the north of the Mediterranean basin, France. The altitude of the plateau varies from 750 to 900
24 m a.s.l., and the mean annual rainfall at the study site varies from 1000 to 1400 mm. The
25 highest rainfall occurs in autumn (300 to 500 mm from September to November) and winter
26 (300 to 500 mm from December to February), whereas the summer is very dry (<200 mm from

1 June to August) (Marsteau and Agrech, 1995). The mean annual temperature ranges from 8 to
2 10°C. The number of days with frost varies from 60 to 80 days per year and the growing season
3 is approximately 150 days (Marsteau and Agrech, 1995). The landscape consists of calcareous
4 grasslands and woods of *Pinus sylvestris* and *Quercus pubescens* (downy oak). Some scarce
5 woods of *Fagus sylvatica* (beech) are principally located on the periphery of the plateau.
6 Downy oak and European beech are both long-lived and large deciduous trees with maximum
7 heights of 20 m and 35 m, respectively in the study area (Tessier du Cros and Le Tacon, 1981).
8 Plant nomenclature is according to Tutin et al. (1964-1993).

9 **Study Site**

10 The site was selected in a pine plantation with scattered mature oaks and beeches, where
11 beech and oak saplings coexist. This pinewood consists of a mosaic of closed canopy 30 year-
12 old *Pinus nigra* (Black pine) plantation, with intermediate gaps, and larger gaps consisting of
13 grasslands with scattered shrubs (*Buxus sempervivum* and *Juniperus communis*). The former
14 land-use was extensive pasture. The French Forestry Service currently manages the site and the
15 stand has not been subjected to any silvicultural- (i.e. thinning) or grazing practices in recent
16 decades. The soil is a rendzina developed on a dolomite-calcareous substratum, throughout the
17 site.

18 **Sapling measurements**

19 To analyse the relationships of growth and mortality to light, we used a method initially
20 created for the forest dynamics model, SORTIE (Kobe et al., 1995; Pacala et al., 1996). This
21 approach consists in decoupling the analysis into two functions. First, tree growth is modelled
22 as a function of light. Then, another model estimates the mortality risk of a species as a
23 function of its past growth. Finally, a model of mortality as a function of light can be derived by
24 combining the two previous functions.

25 Data collection

26 We defined a sapling as any tree > 40 cm in height that did not have foliage reaching the
27 canopy of the stand (< 600 cm). In summer 2002, for each species, we collected a random

1 sample of live saplings and a random sample of dead saplings along a 2 km transect crossing
2 the largest range of overstorey density, from closed canopy to large gaps. Live and recently
3 dead saplings were counted in 100 m² plots located at 50 m intervals along the transect.
4 Another estimate of the mortality rate was obtained, by surveying saplings on five permanent
5 plots (300 m²) at different overstorey densities in the pine forest for four years.

6 Growth and light

7 For the growth-light model we used the method developed by Pacala (1994). This requires two
8 types of data: (1) radial growth of living saplings; and (2) an estimate of the light received by
9 each sapling.

10 85 beech saplings and 81 oak saplings were randomly selected along the transect. For
11 each sapling, we measured the basal diameter, the diameter at breast height (dbh), the height,
12 the length of the main vertical stem and the lengths of the five last shoots of the main axis. This
13 measurement was conducted using *a posteriori* recognition of morphological markers (i.e. bud
14 scars) persisting several years (Nicolini, 2000). A disk was taken at 10 cm height from each
15 harvested tree. Growth increments were measured with the Windendro™ (Régent Instruments
16 Inc.) measuring system. We used the average radial growth over the last 3 years for the radial
17 growth variable (G) and the average length growth of the main axis over the last 3 years for the
18 length growth variable (LG). The ring of the year (2002) was excluded because growth had not
19 ceased at the time of measurement.

20 To assess the light available for each sapling, we took a fish-eye photograph at a height
21 corresponding to two-thirds of the sapling height during the summer after harvest. Digital
22 photographs were made with a digital plant canopy imager (CI-110; CID, inc). We calculated
23 an index of whole year light availability using Winphot™ software (Winphot version 5.0,
24 Steege, 1997). The index was computed by calculating the mean annual photosynthetic photon
25 flux density (PPFD) above and below the canopy (including diffuse light), to estimate the
26 percentage of above canopy irradiance transmitted below the canopy.

Mortality

For the mortality-growth model we used the modification (Wyckoff and Clark, 2000, 2002) of the method initially proposed by Kobe et al (1995). The method requires three types of data: (1) growth rates of living saplings, (2) growth rates of recently dead saplings, and (3) estimated annual mortality rates for both species. The sample used to determine the light-growth relationships was also used for the growth rates of living saplings. From the transect, we randomly harvested recently dead saplings for oak (n=54) and the whole population of recently dead beech saplings (n=51). The criterion for distinguishing recently dead trees from others was the twig suppleness. This criterion was consistent with our observations on saplings dead for less than two years in our permanent plots, and with Kobe et al. (1995). All recently dead saplings were subjected to dendrometric and growth measurements similar to those of living saplings. The mortality rate was first estimated from the transects within the forest. Then, it was estimated from the five permanent plots with four successive annual censuses (2000-2003).

Morphological and architectural traits

For a sub-sample (60 oak and 59 beech saplings) of live saplings we measured the biomass of leaves, trunk (main axis), and side branches. The dry mass was measured after oven drying for 116 h at 80°C. From these measurements, we derived the leaf-, trunk- and stem-mass fractions (LMF, TMF, and SMF, respectively, Table 1) of the aboveground biomass. For each sapling, we randomly selected 10 leaves to determine the Specific Leaf Area (SLA) following a standardized protocol (Garnier et al., 2001). Leaf blades were dried with tissue paper to remove any surface water, and immediately weighed to determine their saturated fresh mass. The area of the fresh leaf blade was determined with an area meter (WinFolia scanner Régent™, Quebec, Canada). Dry mass was measured after oven drying for 48 h at 60°C. Specific Leaf Area (SLA) was calculated from the ratio between area and dry mass of the leaf (Table 1). The SLA of a sapling was defined as the mean SLA of 10 leaves. We then calculated the leaf area ratio (LAR, Table 1) from the product of SLA and LMF.

On the whole saplings sample, we measured the 3-year length growth along the main axis and two lateral axes. We calculated the mean lateral length growth from the mean of the growth of these two axes. To analyse the plagiotropy of saplings we have calculated two indices. The PI index, which is an indicator of apical dominance, was computed from the ratio between growth of the main axis and the mean lateral length growth (Table 1). The decrease in apical dominance could give rise to a plagiotropic architecture by the development of large lateral branches. The HLR index, computed from the ratio between height and length of the main sapling stem, is a measure of the inclination of the main stem. Finally, we computed an index of investment in length growth (over 3 years) relative to radial growth (over 3 years) from the ratio between these two measurements (LRGR index, Table 1). Investment in length growth is determinant for competition for light.

Statistical Analysis

Radial growth as a function of light and soil depth

We used nonlinear regression analysis to quantify growth in relation to light availability. The maximum likelihood method was applied in model fitting.

Michaelis-Menten functions are commonly used for modelling tree growth (Pacala et al., 1994; Wright et al., 1998; Finzi and Canham, 2000; Lin et al., 2002). The model of growth as a function of light availability is:

$$[1] \quad G = r \times P(L) + \varepsilon$$

where G is the radial growth of an individual with radius r and light level L and,

$$[2] \quad P(L) = \frac{aL}{\frac{a}{s} + L}$$

$P(L)$ is the Michaelis-Menten effect of light on growth. a and s are easily and biologically interpretable respectively as asymptotic relative growth rate (a) and the slope at zero light (s). Large a values indicate a rapid growth at high light availability and large s values indicate that a small increase of light availability at low light level leads to a large increase in growth.

1 The error term is:

2 [3]
$$\varepsilon \sim N\left(0, h[r \times P(L)]^z\right)$$

3 The growth rate is assumed to be normally distributed about the mean $r \times P(L)$ with variance
4 $h(r \times P(L))^z$, where h and z are estimated parameters. The variance is given by the power of the
5 predicted mean because of heteroscedasticity (See Pacala et al., 1994).

6 We estimated α , s , h and z with a maximum likelihood method using a nonlinear
7 minimization algorithm (nlminb with Splus 2000™ software). We do not report the maximum
8 likelihood estimates of h and z because they were not relevant to the discussion of the study.
9 95% confidence intervals for the parameter estimates and for the prediction function were
10 obtained by bootstrapping (500 resampling iterations with replacement) (Hilborn and Mangel,
11 1997). We tested the significance of the effect of light in the radial growth model with a
12 likelihood ratio test by comparing the growth model (eq. 1) with $P(L)$ as in eq. 2 and the growth
13 model with $P(L)=1$.

14 We analysed length growth using the same method with the average length growth LG
15 instead of G and total length of the main axis (LTOT) instead of radius r in equation eq. 1.

16 Mortality as a function of growth

17 We used methods developed by Wyckoff and Clark (2000) for modelling mortality as a
18 function of growth. This is an alternative method to the original method developed by Kobe et
19 al. (1995), which fits the model by using mortality and growth information on already dead
20 saplings. This method combines Bayesian estimation of the overall mortality rate of the
21 population (θ) and measurements of the growth of recently dead saplings and live saplings (i.e.
22 the growth g_i of sapling i). We chose a parametric method to allow comparison between species
23 (method B in Wyckoff and Clark, 2000). This method scales the numbers of live and dead
24 saplings in accordance with the estimate of overall mortality rate before estimating a growth-
25 mortality function ($p(d|g_i)$ probability of death d conditioned on growth g_i). $p(d|g_i)$ is based on a
26 Weibull distribution:

1 [4]
$$p(d|g_i) = \exp\left[-\left(\frac{g_i}{b}\right)^c\right]$$

2 Here, b and c are fitted parameters and g_i the growth of sapling i . We estimated the
3 parameters using the likelihood:

4 [5]
$$\begin{aligned} L(G|b, c) &= \prod_{i=1}^D p(d|g_i, \beta) \times \prod_{i=1}^{A'} [1 - p(d|g_i, \beta)] \\ &= \prod_{i=1}^D \exp\left[-\left(\frac{g_i}{b}\right)^c\right] \times \prod_{i=1}^{A'} \left(1 - \exp\left[-\left(\frac{g_i}{b}\right)^c\right]\right) \end{aligned}$$

5 G represents the data set with the contribution of dead and living saplings weighted in
6 accordance with the estimated overall mortality rate θ (*i.e.* D dead saplings and A' living
7 saplings). A resampling procedure was used to weight the data set. Each resampled data set
8 includes a sample of dead saplings of size equal to the number of measured dead saplings (D)
9 and a sample of living saplings of size:

10 [6]
$$A' = D \frac{1 - \theta}{\theta}$$

11 with θ the Bayesian estimate of the overall mortality rate

12 To estimate the overall mortality rate θ , we combined stem count data from the transect and
13 the five permanent plots data. For this purpose, we used the Bayesian method developed by
14 Wyckoff and Clark (2000). The prior density of θ is specified as a beta density.

15 [7]
$$f(\theta) = \frac{\theta^{N_0-1} (1-\theta)^{N_0-D_0-1}}{B(N_0, N_0 - D_0)}$$

16 where $B()$ is the beta function, and D_0 and N_0 are prior estimates of dead and total saplings.

17 This density of θ is sequentially updated with additional data sets (for more information see
18 Wyckoff and Clark 2000).

19 The Maximum Likelihood estimate is the mean of Maximum Likelihood estimates across
20 resamplings. The parameter estimates are respectively the mean Maximum Likelihood

parameter estimates for each resampling. 95% confidence intervals for the parameter estimates and for the predicted function were obtained by bootstrapping (500 iterations). The mortality-growth model was tested against the null hypothesis of no growth effect using the likelihood ratio test. The likelihood of the null model taken over the same weighted sample size is:

$$[8] \quad L(G_N|\theta) = \theta^D (1-\theta)^A$$

Mortality as a function of light

By combining eq. 1 and eq. 4, we calculated a probability of mortality as a function of light. Confidence intervals of this function were estimated by a bootstrap approach. For each bootstrap resample: 1) we resampled the growth-light data set, and the growth data set of dead and live saplings with the weighting procedure described above, 2) we estimated the parameters of the growth-light model and the growth-mortality model from these data sets, 3) with these parameters we calculated the probability of mortality as a function of light. We estimated the 95% confidence intervals of the probability of mortality as a function of light from the 2.5 and 97.5% quantiles of all functions estimated during the bootstrap.

10-year survival probability

To explore the relative performance of both species as a function of light level, we computed the probability of surviving 10 years for a sapling of 8 years with a radius of 5 mm. For each of the ten years we calculated the growth according to the light and the radius of the previous year. And based on these results, we calculated the probability of mortality for each year. The probability of surviving for 10 years is given by:

$$[9] \quad \prod_{k=1}^{10} (1 - p(\text{dead year}_k, L))$$

where $p(\text{dead year}_k, L)$ is the probability of mortality in year k at light level L .

Responses of morphological traits to light

The response of morphological traits to variation in light availability was investigated for each species using linear models. For SLA, PI and LRGR we used species, light and their interaction as explicative variables, as in the following equation:

$$[10] \quad VAR = \alpha_0 \times SP + \alpha_1 \times \log(Light) + \alpha_2 \times \log(Light) * SP + \alpha_3 + \varepsilon$$

where *VAR* is SLA, PI, HLR, or LRGR (response variable), *SP* is the species, and *Light* the available light, and α_0 to α_5 the coefficients of the variables and the intercept, and ε the random error term. We tested the effect of each explicative variable and interaction with error type III.

For LMF, TMF, SMF, and LAR, we conducted the analysis with the total sapling biomass as a co-variable. We included this co-variable, in order to avoid confusion between ontogenetic responses and plastic responses to light of morphological plant traits (Coleman et al., 1994; Gedroc et al., 1996; Poorter, 1999). The interaction between species and biomass was included in the analysis, since ontogenetic trajectories may differ between species. We test an effect of each explicative variable and interaction with error type III with the following regression equation:

$$[11] \quad VAR = \delta_0 \times SP + \delta_1 \times Bioma + \delta_2 \times SP * Bioma + \delta_3 \times \log(Light) + \delta_4 \times \log(Light) * SP + \delta_5 + \varepsilon$$

For each linear model analysis we checked normality of the residuals and homoscedasticity. LAR, LI, and LRGR were log-transformed because of heteroscedasticity.

Results

Radial growth as a function of light

For both beech and oak, light availability explained more than half of the variation in radial growth (Fig. 1a, and P-value Table 2). Beech had a 12-fold higher slope of growth response at low light (*s*) than oak (Table 2, Fig. 1a), and a greater asymptotic growth rate at high light (*a*)

1 (Table 2). These interspecific differences greatly exceed the large confidence intervals of each
2 estimate (Table 2).

3 **Length growth as a function of light**

4 For both beech and oak, length growth was significantly related to light availability (Fig. 1b,
5 and P-value Table 2). Light availability explained less of the variation in length growth for oak
6 than for beech. Beech had a 6-fold higher slope of growth response at low light (*s*) than oak
7 (Table 2, Fig. 1b), and a greater asymptotic growth rate at high light (*a*) (Table 2). These
8 interspecific differences greatly exceed the large confidence intervals of each estimate (Table
9 2).

10 **Mortality as a function of growth**

11 For both species the average radial growth over the past 3 years was about 1.5-fold higher
12 for live saplings than for dead saplings (Table 3). Annual mortality rates were higher for oak
13 than for beech (Table 4). For both species, the probability of mortality was significantly
14 correlated with growth rate, according to likelihood ratio tests using a null model of mortality,
15 independent of growth (Fig. 2, Table 4). Bootstrapped 95% confidence intervals for mortality
16 parameters *b* and *c* differed between the two species (Table 4). These intervals overlapped only
17 at high growth rates (Fig. 2).

18 **Mortality as a function of light**

19 By combining the growth-light model and the mortality-growth model, we obtained a model
20 of mortality as a function of light. At low light (5% of relative irradiance) and at high light
21 (100% of relative irradiance) the probability of mortality decreased as sapling radius increased
22 (Fig 3a and 3b). For both species, the annual probability of mortality decreased as light
23 increased (Fig. 3c), with a higher risk for oak than for beech whatever the light level (Fig. 3c).
24 However, the difference in the annual probability of mortality between oak and beech was
25 highest at low light level (i.e. <10% of relative irradiance) (Fig. 3c). The 10-year survival
26 probability of beech strongly increased between 0 to 5% of irradiance, then was high and

1 almost constant from low to full light (5 - 100%), whereas oak had a low probability of survival
2 at low light and a slow increase with increasing light regime (Fig. 3d).

3 **Response of morphological traits to light**

4 The allocation traits LMF, TMF, were significantly different between beech and oak (Table
5 5), and varied significantly with light (Table 5). The LMF value decreased more rapidly with
6 light for oak than for beech (Fig. 4b and test of species-light interaction Table 5). The
7 variability of LAR was high (Fig. 4c). LAR responded significantly to light (Table 5), with a
8 significant difference between beech and oak (Table 5) since it increased for beech whereas it
9 decreased for oak (Fig. 4c). Only LMF and LAR showed a significant variation with
10 aboveground biomass (Table 5). SLA increased significantly faster at low light for beech than
11 for oak (Table 5, Fig. 4a), and values were always higher for beech (Fig. 4a). The first
12 plagiotropy index (PI), related to apical dominance, showed neither a response to light, nor to
13 species (Table 5). The second index (HLR), related to main axis inclination, increased with
14 light for beech ($p < 0.001$; F-test), whereas it had no significant variation for oak ($p = 0.418$; F-
15 test). The allocation to length growth versus radial growth (Length radial growth ratio: LRGR)
16 increased significantly with light for beech ($p = 0.003$; F-test; Fig. 4d) and it had no significant
17 variation for oak ($p = 0.885$; F-test).

18 **Discussion**

19 **Growth as a function of light**

20 The growth (in radius or in length) of oak and beech saplings in the pine understorey on the
21 Causse area is correlated with light availability. As observed in previous studies (Pacala et al.,
22 1994; Wright et al., 1998; Finzi and Canham, 2000; Lin, 2002) the more shade-tolerant species
23 (i.e. beech) has the greatest growth (in radius and in length) response to an increase in light at
24 low light level while the less shade-tolerant species (i.e. oak) has a weaker response. The high
25 growth potential of European beech at low light has been shown in numerous studies (Newbold
26 and Goldsmith, 1981; Madsen, 1994; Collet et al., 2001; Ammer, 2003). The higher growth in

1 height and in length at high light of European beech than oak, is in contradiction with studies of
2 North American species (Pacala et al., 1994; Lin 2002), for which the growth ranking between
3 beech and oak was inverse between low and high light. This result is determinant for forest
4 dynamics because beech has a growth advantage over oak at all light levels. Nevertheless, we
5 noticed that beech saplings were very rare relative to oak saplings in open areas along the
6 transect where light levels were high, and were restricted to particular micro-habitats, in or near
7 shrubs. This rarity could result of the high mortality rate of beech at the seedling stage in
8 grassland due to grass competition (Coll et al., 2003; Kunstler et al., submitted), whereas oak
9 seedlings are able to establish in such habitats (Rousset & Lepart, 1999).

10 The large differences of growth in shade between beech and oak can be explained by their
11 strategies for light capture and use. These strategies consist of adaptations in physiological and
12 morphological traits at leaf level (Reich et al., 1997; 1998) and at plant level (Givnish, 1988;
13 Beaudet and Messier, 1998; Messier et al., 1999). Our data demonstrate that for both species
14 SLA increases when light decreases, thus fitting with a classical and general trend (e.g.
15 Björkman, 1981; for Downy oak Rousset and Lepart, 2000 and European beech Roy et al.,
16 1986; Welander and Ottosson, 1997; Van Hees and Clercx, 2003). Beech, the more shade-
17 tolerant species, has a higher plasticity of SLA in relation to light than oak, in accordance with
18 previous studies (Abrams and Kubiske, 1990; Chen et al, 1996). This difference in plasticity
19 results in an opposite variation of LAR with light. LAR, which is considered to be the main
20 determinant of growth at low light (Poorter, 1999; Messier and Nikinmaa, 2000), decreases
21 with shade in oak, and increases in beech (as already shown, Grubb et al., 1996). LMF
22 decreases with shade for both species, contradicting the established allocation paradigm, which
23 states that LMF should increase with shade (Waring, 1987, review Givnish, 1988; e.g. for
24 *Fagus sylvatica*, Grubb et al., 1996; for *Fagus grandifolia* Messier and Nikinmaa, 2000). Since
25 many leaves in shade were infected with powdery mildew (personal observations), we assume
26 that the decrease of LMF with shade results mainly from fungal parasitism. The more shade
27 tolerant species (beech) exhibits a higher acclimation of the crown architecture to low light

1 level (as shown in previous studies Millet et al., 1999) with a more plagiotropic architecture
2 permitting a better light capture. This is not due to a decrease of apical dominance, but to the
3 inclination of the main stem as observed in *Fagus grandifolia* (Millet et al., 1998). Oak did not
4 show such plasticity.

5 These results explain the higher growth at low light in beech than in oak, and are in
6 accordance with recent studies (Millet et al., 1999; Valladares et al., 2002) stating that shade
7 tolerant species have a high morphological and architectural plasticity.

8 **Specific variability of mortality**

9 The annual mortality rates differed greatly between beech and oak (1 and 8%, respectively).
10 According to our model, beech is more tolerant to slow growth than oak. These results are
11 consistent with data from North American temperate forests (Kobe et al., 1995; Wyckoff and
12 Clark, 2002). Our model of mortality as a function of light integrates the growth tolerance to
13 low light and the mortality tolerance to slow growth. This model clearly indicates lower
14 mortality at low light in beech than in oak (in accordance with the results of Kobe et al., 1995
15 for oaks and *Fagus grandifolia*). This interspecific variation in mortality gives rise to
16 considerable differences between oak and beech in the probability of an 8-year-old sapling
17 surviving 10 years at different light levels. At low light level, beech saplings could establish on
18 a long-term basis in the understorey, whereas oak could not.

19 There is a poor understanding of the functional strategies underlying high survival at low
20 light levels (Messier et al., 1999). These strategies could be of two kinds: (i) the maintenance of
21 a pool of reserves sufficient to enable recovery from stress and damage (Kobe & Coates, 1997;
22 Canham et al., 1999) or (ii) the maintenance of a positive carbon balance (Givnish, 1988). Point
23 (i) has not been investigated in this study and there are no data in the literature about reserves in
24 beech and oak seedlings. Point (ii) could be achieved either by increasing carbon input, which
25 is closely related to strategies maximising growth at low light (see previous paragraph), or by
26 decreasing carbon output. Maintenance and construction costs increase with plant height
27 because higher plants have a higher proportion of non-photosynthetic tissues (Givnish, 1988).

1 This is why King (1990) and Messier et al (1999) predicted that for each species and for each
2 light level, there is a maximum height allowing a positive carbon balance. The ability of beech
3 to decrease the allocation to growth in height relative to the allocation to radial growth when
4 light decreases could thus be interpreted as a strategy for maintaining height below a lethal
5 threshold. In contrast, oak maintains a high growth in height relative to radial growth in shade.
6 In habitats such as shrub cover, where light availability increases sharply with tree height, this
7 could be a strategy to rapidly escape from shade (Henry and Aarssen, 1997). This strategy
8 would be disadvantageous in habitats such as forests where light increases slowly with tree
9 height.

10 However, the theory of maximum sustainable height is in contradiction with the general
11 trend of a decrease of probability of mortality with increasing sapling diameter (Harcombe,
12 1987; Lorimer et al., 2001). This trend is also present in our mortality model, but it is directly
13 the result of the form of the mathematical model (growth increases linearly with diameter and
14 probability of mortality decreases with growth). The discrepancy between these two theories is
15 problematic. We have to keep in mind that the theory of maximum sustainable height is based
16 only on the carbon balance, whereas the mortality in deep shade is not the simple result of
17 carbon starvation, but could be the result of external stress (pathogens, herbivory, etc.) on a
18 sapling without sufficient vigour or reserves to enable recovery of vital attributes (Pederson,
19 1998). In particular increase in diameter is likely to be correlated with an increase in reserves.
20 At the same time, increase in diameter is linked to biomass increase and thus a higher
21 proportion of non-photosynthetic tissues.

22 **Implications for forest dynamics and niche partitioning**

23 Our data indicate that beech should play a predominant part in forest dynamics on the
24 Causses owing to its efficient regeneration and its capacity to persist in shade under a pine
25 canopy. Oak regeneration is very low under pine and would be restricted to gaps providing high
26 light levels. This contradicts the classical conception predicting the replacement of pine stands
27 by downy oak on the Causses (Dupias, 1966). In addition, beech has a better growth and

1 survival than oak at a high light regime. This is not in agreement with the ‘mortality-growth
2 trade-off’ (Pacala et al., 1996; Rees et al., 2001) or with the “growth-growth trade-off”
3 explaining the niche partitioning between European beech and Downy oak. Niche partitioning
4 does not result only from strategies related to light at the sapling stage but also from other
5 processes (Nakashizuka, 2001). Loehle (2000) proposed that the strategy space should be
6 defined by seed dispersal strategies, shade tolerance strategies, maximum longevity strategies,
7 and response to disturbance strategies. No strong differences in seed dispersal strategies or
8 maximum longevity are likely to exist between beech and oak. On the other hand, the sprouting
9 strategy is extremely important for species persistence in disturbed environments (Bond &
10 Midgley, 2001). The fact that oak resprouts much better than beech at the adult stage (Espelta et
11 al., 2003) could explain its current predominance as wood cutting has been frequent since the
12 Neolithic (Vernet, 1990; Delcourt and Delcourt, 1991). Oak has another advantage in grazed
13 areas at the seedling stage. Oak seedlings are able to establish in presence of grass competition
14 (Rousset & Lepart, 2000) whereas beech seedlings are not (Coll et al, 2003; Kunstler et al,
15 submitted). On this basis, we therefore propose that in highly disturbed and drought stressed
16 sub-Mediterranean landscapes (Zavala et al., 2000), shade tolerance strategies may be
17 insufficient for understanding niche partitioning and succession of tree species. Further
18 investigations on seedling tolerance to disturbance and grass competition may help in
19 understanding forest dynamics at the landscape scale.

20 **Acknowledgments**

21 We thank Peter Wyckoff for statistical help. We thank David Coomes and Christof Bigler for
22 helpful suggestions. We thank Bernard Prévosto for helpful suggestions and field assistance,
23 and Fabrice Landré for field assistance. This work was completed as a part of research project
24 of the French Ministry of Agriculture, FNADT, Convention No. 0413-2002 “Gestion durable
25 des boisements naturels feuillus en moyenne montagne: comprendre et favoriser le retour du
26 chêne et du hêtre”.

References

- Abrams, M.D. and Kubiske, M.E. (1990) Leaf Structural Characteristics of 31 Hardwood and Conifer Tree Species in Central Wisconsin: Influence of Light Regime and Shade-Tolerance rank. *For. Ecol. Manage.*, **31**, 245-253.
- Ammer, C. (2003) Growth and biomass partitioning of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. seedlings in response to shading and small changes in the R/FR-ratio of radiation. *Ann. For. Sci.*, **60**, 163-171.
- Bazzaz, F.A. (1979) The physiological ecology of plant succession. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **10**, 351-371.
- Bazzaz, F.A. (1996) *Plants in Changing Environments. Linking physiological, population, and community ecology.* Cambridge Univ. Press.
- Beaudet, M. and Messier, C. (1998) Growth and morphological responses of yellow birch, sugar maple, and beech seedlings growing under a natural light gradient. *Can. J. For. Res.*, **28**, 1007-1015.
- Bigler, C. and Bugmann, H. (2003) Growth-dependent tree mortality models based on tree rings. *Can. J. For. Res.*, **33**, 210-221.
- Bigler, C., and Bugmann, H. (2004) Assessing the performance of theoretical and empirical tree mortality models using tree-ring series of Norway spruce. *Ecol. Model.*, **174**, 225-239.
- Björkman, O. (1981). Responses to different quantum flux densities. In *Physiological Plant Ecology I* (eds O.I. Langel, P.S. Nobel, C.B. Osmond and H. Liegler). Springer-Verlag, Berlin.
- Bloor, J.M.G. and Grubb, P.J. (2003) Growth and mortality in high and low light: trends among 15 shade-tolerant tropical rain forest tree species. *J. Ecol.*, **91**, 77-85.
- Bond, W.J. & Midgley, J.J. (2001) Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends Ecol. Evol.*, **16**, 45-51.
- Bormann, F.H. and Likens, G.E. (1979) *Pattern and process in a forested ecosystem.* Springer-Verlag, New York.

- 1 Canham, C.D. (1988) Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy
2 gaps. *Ecology*, **69**, 786-795.
- 3 Canham, C.D. (1989) Different responses to gap among shade-tolerant tree species. *Ecology*, **70**,
4 548-550.
- 5 Canham, C.D., Kobe, R.K., Latty, E.F., and Chazdon, R.L. (1999) Interspecific and intraspecific
6 variation in tree seedling survival: effects of allocation to roots versus carbohydrate reserves.
7 *Oecologia*, **121**, 1-11.
- 8 Chen, H.Y.H., Klinka, K., & Kayahara, G.J. (1996) Effects of light on growth, crown
9 architecture, and specific leaf area for naturally established *Pinus contorta* var *latifolia* and
10 *Pseudotsuga menziesii* var *glauca* saplings. *Can. J. For. Res.*, **26**, 1149-1157.
- 11 Claveau, Y., Messier, C., Comeau, P.G., & Coates, K.D. (2002) Growth and crown
12 morphological responses of boreal conifer seedlings and saplings with contrasting shade
13 tolerance to a gradient of light and height. *Can. J. For. Res.*, **32**, 458-468.
- 14 Coleman, J.S., McConnaughay, K.D.M., and Ackerly, D.D. (1994) Interpreting Phenotypic
15 Variation in Plants. *Trends Ecol. Evol.*, **9**, 187-191.
- 16 Coll, L., Balandier, P., Picon-Cochard, C., Prévosto, B., and Curt, T. (2003) Competition for
17 water between beech seedling and surrounding vegetation differing in light availability and
18 vegetation composition. *Ann. For. Sci.*, in press.
- 19 Collet, C., Lanter, O., and Pardos, M. (2001) Effects of canopy opening on height and diameter
20 growth in naturally regenerated beech seedlings. *Ann. For. Sci.*, **58**, 127-134.
- 21 Debain, S. (2003) L'expansion de *Pinus sylvestris* et de *Pinus nigra* sur le Causse Méjean:
22 paramètres démographiques et interactions biotiques. Thèse. Ecole National Supérieure
23 Agronomique de Montpellier, Montpellier.
- 24 Delcourt, H.R. and Delcourt, P.A. (1991) Quaternary Ecology. A paleoecological perspective.
25 Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- 26 Dupias, G. (1966) Carte de la végétation de Rodez. CNRS, Toulouse.

- 1 Espelta, J.M., Retana, J., and Habrouk, A. (2003) Resprouting patterns after fire and response to
2 stool cleaning of two coexisting Mediterranean oaks with contrasting leaf habits on two
3 different sites. *For. Ecol. Manage.*, **179**, 401-414.
- 4 Finzi, A. and Canham, C.D. (2000) Sapling growth in response to light and nitrogen availability
5 in a southern New England forest. *For. Ecol. Manage.*, **131**, 153-165.
- 6 Garnier, E., Shipley, B., and Roumet, C. (2001) A standardized protocol for the determination of
7 specific leaf area and leaf dry matter content. *Funct. Ecol.*, **15**, 688-695.
- 8 Gedroc, J.J., McConnaughay, K.D.M., and Coleman, J.S. (1996) Plasticity in root shoot
9 partitioning: Optimal, ontogenetic, or both? *Funct. Ecol.*, **10**, 44-50.
- 10 Givnish, T.J. (1988) Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Aust. J. Plant.*
11 *Physiol.*, **15**, 63-93.
- 12 Grubb, P.J., Lee, W.G., Kollmann, J., and Wilson, J.B. (1996) Interaction of irradiance and soil
13 nutrient supply on growth of seedling of ten European tall-shrub species and *Fagus sylvatica*. *J.*
14 *Ecol.*, **84**, 827-840.
- 15 Harcombe, P.A. (1987) Tree Life Tables. *BioScience*, **37**, 557-568.
- 16 Henry, H.A.L. and Aarssen, L.W. (1997) On the relationship between shade tolerance and shade
17 avoidance strategies in woodland plants. *Oikos*, **80**, 575-582.
- 18 Hilborn, R. and Mangel, M. (1997) The ecological detective. Confronting models with data.
19 Princeton University Press.
- 20 King, D.A. (1990) The adaptive significance of tree height. *Am. Nat.*, **135**, 809-828.
- 21 Kobe, R.K. (1996) Intraspecific variation in sapling mortality and growth predicts geographic
22 variation in forest composition. *Ecol. Monogr.*, **66**, 181-201.
- 23 Kobe, R.K. (1997) Carbohydrate allocation to storage as basis of interspecific variation in sapling
24 survivorship and growth. *Oikos*, **80**, 226-233.
- 25 Kobe, R.K. and Coates, K.D. (1997) Models of sapling mortality as a function of growth to
26 characterize interspecific variation in shade tolerance of eight tree species of northwestern
27 British Columbia. *Can. J. For. Res.*, **27**, 227-236.

- 1 Kobe, R.K., Pacala, S., Silander, J.J.A., and Canham, C.D. (1995) Juvenile tree survivorship as a
2 component of shade tolerance. *Ecol. Appl.*, **5**, 517-532.
- 3 Lin, J., Harcombe, P.A., Fulton, M.R., and Hall, R.W. (2002) Sapling growth and survivorship as
4 a function of light in a mesic forest of southeast Texas, USA. *Oecologia*, **132**, 428-435.
- 5 Loehle, C. (2000) Strategy space and the disturbance spectrum: A life-history model for tree
6 species coexistence. *Am. Nat.*, **156**, 14-33.
- 7 Lorimer, C.G., Dahir, S.E., & Nordheim, E.V. (2001) Tree mortality rates and longevity in
8 mature and old-growth hemlock-hardwood forests. *J. Ecol.*, **89**, 960-971.
- 9 Madsen, P. (1994) Growth and survival of *Fagus sylvatica* seedlings in relation to light intensity
10 and soil water content. *Scand. J. For. Res.*, **9**, 316-322.
- 11 Marsteau, C. and Agrech, G. (1995). Typologie des stations forestières des Grands Causses.
12 Cemagref, Clermont-Ferrand.
- 13 Messier, C., Doucet, R., Ruel, J.C., Claveau, Y., Kelly, C., and Lechowicz, M.J. (1999)
14 Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. *Can. J. For.*
15 *Res.*, **29**, 812-823.
- 16 Messier, C. and Nikinmaa, E. (2000) Effects of light availability and sapling size on the growth,
17 biomass allocation, and crown morphology of understory sugar maple, yellow birch, and beech.
18 *Ecoscience*, **7**, 345-356.
- 19 Millet, J., Bouchard, A., & Edelin, C. (1998) Plagiotropic architectural development of four tree
20 species of the temperate forest. *Can. J. For. Res.*, **76**, 2100-2118.
- 21 Millet, J., Bouchard, A., & Edelin, C. (1999) Relationship between architecture and successional
22 status of trees in the temperate deciduous forest. *Ecoscience*, **6**, 187-203.
- 23 Nakashizuka, T. (2001) Species coexistence in temperate mixed deciduous forests. *Trends Ecol.*
24 *Evol.*, **16**, 205-210.
- 25 Newbold, A.J. and Goldsmith, F.B. (1981) The regeneration of oak and beech: a literature
26 review. *Discussion paper in conservation*, **33**, 1-111.

- 1 Nicolini, E. (2000) Nouvelles observations sur la morphologie des unités de croissance du hêtre
2 (Fagus sylvatica L.). Symétrie des pousses, reflet de la vigueur des arbres. Can. J. Bot., 78, 77-
3 87.
- 4 Pacala, S., Canham, C.D., Saponara, J., Silander, J.J.A., Kobe, R.K., and Ribbens, E. (1996)
5 Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. Ecol.
6 Monogr., 66, 1-43.
- 7 Pacala, S., Canham, C.D., Silander, J.J.A., and Kobe, R.K. (1994) Sapling growths as a function
8 of resources in a north temperate forest. Can. J. For. Res., 24, 2175-2183.
- 9 Pacala, S.W., Canham, C.D., and Silander, J.A. (1993) Forest Models Defined by Field-
10 Measurements .1. The Design of a Northeastern Forest Simulator. Can. J. For. Res., 23, 1980-
11 1988.
- 12 Pederson, B. (1998) Modelling tree mortality in response to short- and long-term environmental
13 stresses. Ecol. Model., 105, 347-351.
- 14 Poorter, H. (1999) Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative
15 importance of morphological and physiological traits. Funct. Ecol., 13, 396-410.
- 16 Rees, M., Condit, R., Crawley, M., Pacala, S., and Tilman, D. (2001) Long-term studies of
17 vegetation dynamics. Science, 293, 650-655.
- 18 Reich, P.B., Tjoelker, M.G., Walters, M.B., Vanderklein, D.W., and Buschena, C. (1998) Close
19 association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of
20 nine boreal tree species grown in high and low light. Funct. Ecol., 12, 327-338.
- 21 Reich, P.B., Walters, M.B., and Ellsworth, D.S. (1997) From tropics to tundra: Global
22 convergence in plant functioning. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 94, 13730-13734.
- 23 Rousset, O. and Lepart, J. (1999) Shrub facilitation of *Quercus humilis* (downy oak) dynamics on
24 calcareous grasslands. J. Veg. Sci., 10, 493-502.
- 25 Rousset, O. and Lepart, J. (2000) Positive and negative interactions at different life stage of a
26 colonizing species. J. Ecol., 88, 401-412.

- 1 Roy, J., Thiebaut, B., and Watson, M.A. (1986) Physiological and anatomical consequences of
2 morphogenetic polymorphism: leaf response to light intensity in young beech trees. In
3 *Naturalia Monspeliensia - Colloque international sur l'arbre*, pp. 431-449.
- 4 Shugart, H.H. (1984) *A Theory of Forest Dynamics. The ecological implications of forest*
5 *succession models*. Springer-Verlag, New York.
- 6 Steege, H.t. (1997) WHINPHOT, a Windows 3.1 programme to analyse vegetation indices, light
7 and light quality from hemispherical photographs. *Tropenbos-Guyana Reports*, **97**, 1-52.
- 8 Tessier du Cros, E. and Le Tacon, F. (1981) *Le Hêtre Paris*. Institut national de la recherche
9 agronomique-Département des recherches forestières.
- 10 Tilman, D. (1990) Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and
11 succession. *Oikos*, **58**, 3-15.
- 12 Tutin, T.G., Burges, N.A., Chater, A.O., Edmondson, J.R., Heywood, V.H., Moore, D.M.,
13 Valentine, D.H., Walters, S.M., and Webb, D.A. (1964-1993) *Flora Europaea*. Cambridge
14 University Press, Cambridge.
- 15 Valladares, F., Chico, J.M., Aranda, I., Balaguer, L., Dizengremel, P., Manrique, E., and Dreyer,
16 E. (2002) The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is
17 linked to a greater physiological plasticity. *Trees-Struct. Funct.*, **16**, 395-403.
- 18 Van Hees, A.F.M. and Clerkx, A. (2003) Shading and root-shoot relations in saplings of silver
19 birch, pedunculate oak and beech. *For. Ecol. Manage.*, **176**, 439-448.
- 20 Vernet, J.L. (1990). Man and vegetation in the Mediterranean area during the last 20,000 years.
21 In *Biological Invasion in Europe and the Mediterranean Bassin* (eds F. Di Castri, A.J. Hansen
22 and M. Debussche). Kluwer.
- 23 Walters, M.B., Kruger, E.L., and Reich, P.B. (1993) Growth, biomass distribution and CO₂
24 exchange of northern hardwood seedlings in high and low light: relationships with successional
25 status and shade tolerance. *Oecologia*, **94**, 7-17.

- 1 Walters, M.B. and Reich, P.B. (1999) Low-light carbon balance and shade tolerance in the
2 seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ.
3 New. Phytol. **143**, 143-154.
- 4 Waring, R.H. (1987) Characteristics of trees predisposed to die. *BioScience*, **37**, 569-574.
- 5 Welander, N.T. and Ottosson, B. (1997) Influence of photosynthetic photon flux density on
6 growth and transpiration in seedlings of *Fagus sylvatica*. *Tree. Physiol.*, **17**, 133-140.
- 7 Wright, E.F., Coates, K.D., Canham, C.D., and Bartemucci, P. (1998) Species variability in
8 growth response to light across climatic regions in northwestern British Columbia. *Can. J. For.*
9 *Res.*, **28**, 871-886.
- 10 Wyckoff, P.H. and Clark, J.S. (2000) Predicting tree mortality from diameter growth: a
11 comparison of maximum likelihood and Bayesian approaches. *Can. J. For. Res.*, **30**, 156-167.
- 12 Wyckoff, P.H. and Clark, J.S. (2002) The relationship between growth and mortality for seven
13 co-occurring tree species in the southern Appalachian Mountains. *J. Ecol.*, **90**, 604-615.
- 14 Zavala, M.A., Espelta, J.M., and Retana, J. (2000) Constraints and trade-offs in Mediterranean
15 plant communities: The case of holm oak-Aleppo pine forests. *Bot. Rev.*, **66**, 119-149.
- 16
17

1
2
3

Variables	Traits	Units
Leaf mass fraction (leaf dry mass/total aboveground dry mass)	LMF	g/g
Trunk mass fraction (trunk dry mass/total aboveground dry mass)	TMF	g/g
Stem mass fraction (Stem dry mass/total aboveground dry mass)	SMF	g/g
Leaf area ratio (total leaf area/total seedling dry mass)	LAR	cm ² /g
Specific leaf area	SLA	cm ² /g
Plagiotropy index (main stem length growth/ lateral stem length growth)	PI	cm/cm
Height to length ratio (height/length)	HLR	cm/cm
Length to radial growth ratio (length growth/radial growth)	LRGR	cm/mm

15
16
17
18

Table 1 Plant variables derived for morphological analysis. Trait abbreviations and units are shown.

Species	N	Size range (mm)	a (95% CI)	s (95% CI)	R ²	P-value
Radial growth						
<i>Quercus pubescens</i>	81	6.1-61.0	0.066 (0.052-0.085)	0.006 (0.003-0.015)	0.55	<0.001
<i>Fagus sylvatica</i>	85	7.0-48.1	0.091 (0.081-0.102)	0.072 (0.038-0.122)	0.53	<0.001
Length growth (cm)						
<i>Quercus pubescens</i>	79	47-530	0.042 (0.036-0.050)	0.004 (0.003-0.005)	0.16	<0.001
<i>Fagus sylvatica</i>	85	40-495	0.114 (0.103-0.131)	0.027 (0.018-0.042)	0.36	<0.001

Table 2. Parameter values for the Michaelis-Menten radial growth model and length growth as a function of light. N is the sample size. Size is the stem diameter at the base of the sapling in mm or stem length in cm. Estimates of the growth models parameters, a and s for oak and beech (refer to eqn 2). a and s are indices of high-light growth and low-light growth, respectively. Confidence intervals (CI) are in brackets. Confidence intervals were constructed using bootstrapping (500 resampling iterations with replacement). P-value indicates the significance of the growth model.

Species	N live trees	3-year average radial growth rate (mm yr ⁻¹)	N dead trees	3-year average radial growth rate (mm yr ⁻¹)	Slowest growth rate 3-year average (mm yr ⁻¹)
<i>Quercus p.</i>	81	0.228	46	0.153	0.134
<i>Fagus s.</i>	85	0.332	47	0.208	0.122

Table 3 Summary of sapling radial growth data for oak and beech. The 3-year average radial growth rate is the mean radial increment over the last three years. The slowest growth rate 3-year is the slowest growth rate in the data set.

Species	b (95% CI)	c (95% CI)	Negative log likelihood	P-value	Annual mortality rate (95% CI)
<i>Quercus pubescens</i>	0.050 (0.005 -0.105)	0.449 (0.211-0.710)	152.4	<0.001	0.080 (0.068-0.093)
<i>Fagus sylvatica</i>	0.020 (0.002-0.046)	0.424 (0.264-0.592)	221.5	<0.001	0.01 (0.011-0.025)

Table 4 Parameter estimates (b and c) of the Weibull growth mortality functions (eqn 7). Values are means with confidence intervals (CI) in brackets. 95% confidence intervals (CI) were constructed using bootstrapping. Negative log likelihood of the model and P-value of the significance test of the model. The estimated annual mortality rate was estimated using a Bayesian approach (see Statistical analysis).

Traits	SP	Light	Bioma	SP*Light	Bioma*SP
LMF	<0.001	<0.001	0.017	0.014	0.422
TMF	0.001	<0.001	0.123	0.184	0.843
SMF	0.209	0.681	0.751	0.957	0.370
LAR	<0.001	0.005	0.039	<0.001	0.786
SLA	<0.001	<0.001		<0.001	
PI	0.061	0.537		0.496	
HLR	0.004	0.119		0.007	
LRGR	0.370	0.013		0.047	

Table 5 Plant trait responses to light. Probability of F test of an effect of species (SP), light (Light), aboveground biomass of the sapling (Bioma), of a species-light (SP*Light) interaction, and of a species-biomass (SP*Bioma) interaction.

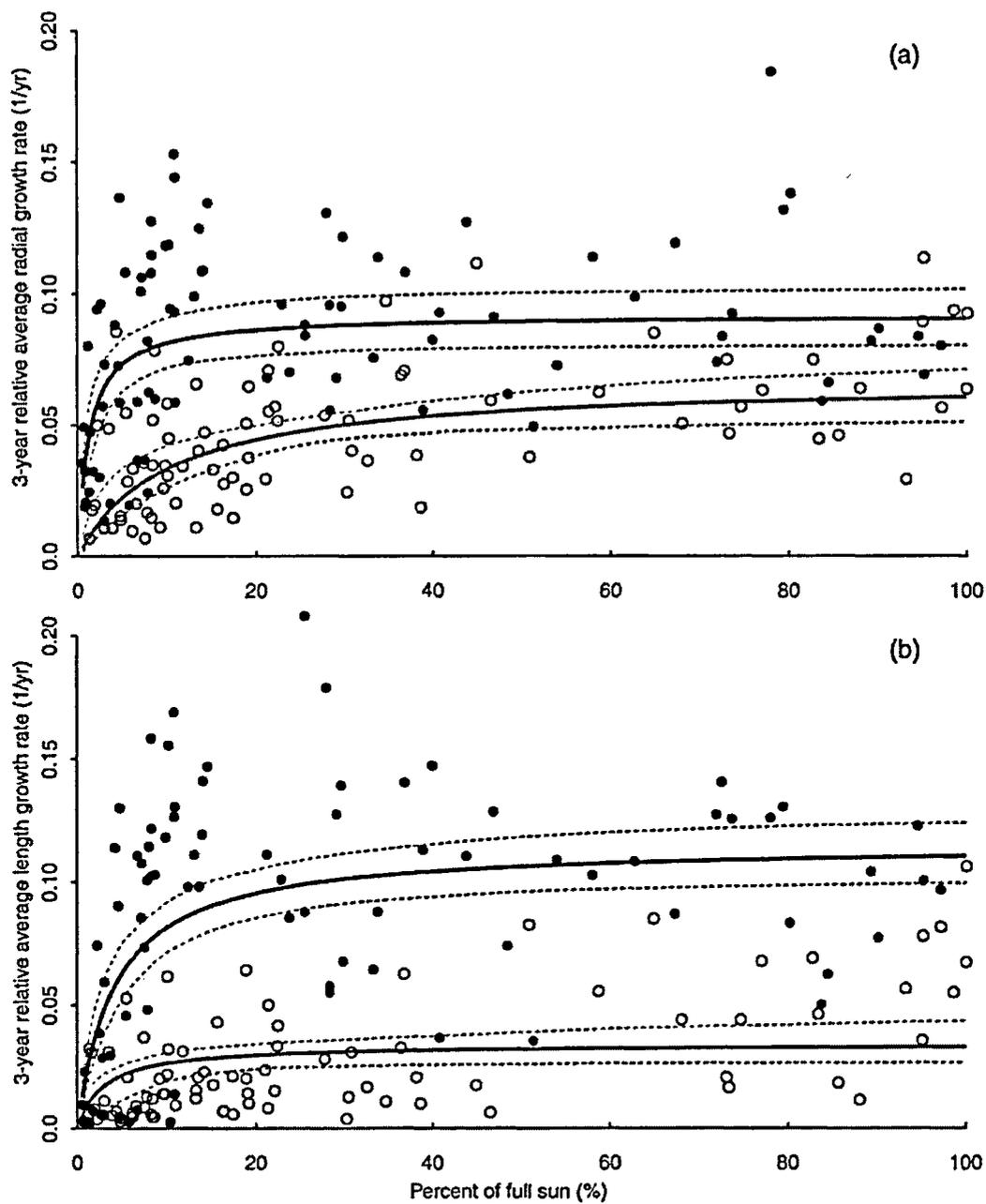
Figure captions

Fig. 1 (a) Relative 3-year average radial growth rate (1/year) versus percent of full sun for beech (solid circle) and oak (open circle). Relative 3-year average radial growth rate was the 3-year average radial growth (mm) divided by the basal radius (mm). Solid lines are fitted functions for beech (black line) and oak (grey line). Dashed lines are bootstrapped 95% confidence intervals (CI) for beech (black) and oak (grey). **(b)** Relative 3-year average length growth rate (1/year) versus percent of full sun for beech (solid circle) and oak (open circle). The relative 3-year average length growth rate is the 3-year average length growth (cm) divided by the length of the sapling (cm). Lines represent the estimated model with same convention as in (a).

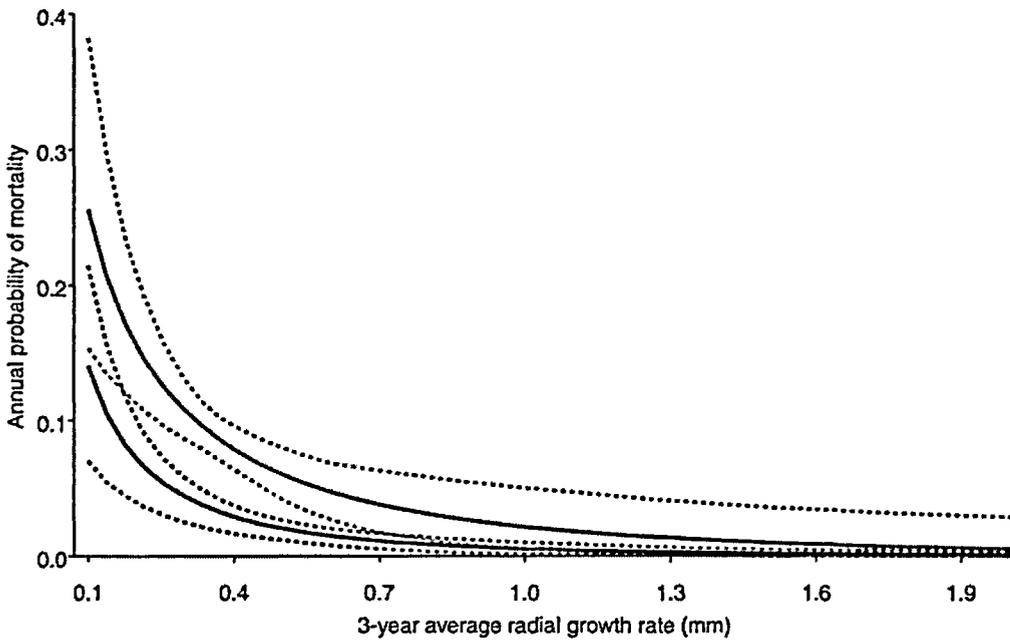
Fig. 2 Fitted mortality functions for beech (solid black line) and oak (solid grey line) and bootstrapped 95% confidence intervals (CI) for beech (dashed black lines) and oak (dashed grey lines).

Fig. 3 (a) Annual probability of mortality as a function of sapling radius (mm) at 5% of full sun and bootstrapped 95% confidence intervals for beech (solid black line and CI dashed black lines) and for oak (solid grey line and CI dashed grey lines) **(b)** Annual probability of mortality as a function of sapling radius (mm) at 100% of full sun and bootstrapped 95% confidence intervals for beech (same symbols as in (a)) and for oak (same symbols as in (a)) **(c)** Annual probability of mortality as a function of percent of full sun for a sapling of 9 mm in radius (the mean radius of saplings sampled) and bootstrapped 95% confidence intervals for beech (same symbols as in (a)) and for oak (same symbols as in (a)). **(d)** Probability of surviving 10 years for 8-year old seedling as a function of percent of full sun.

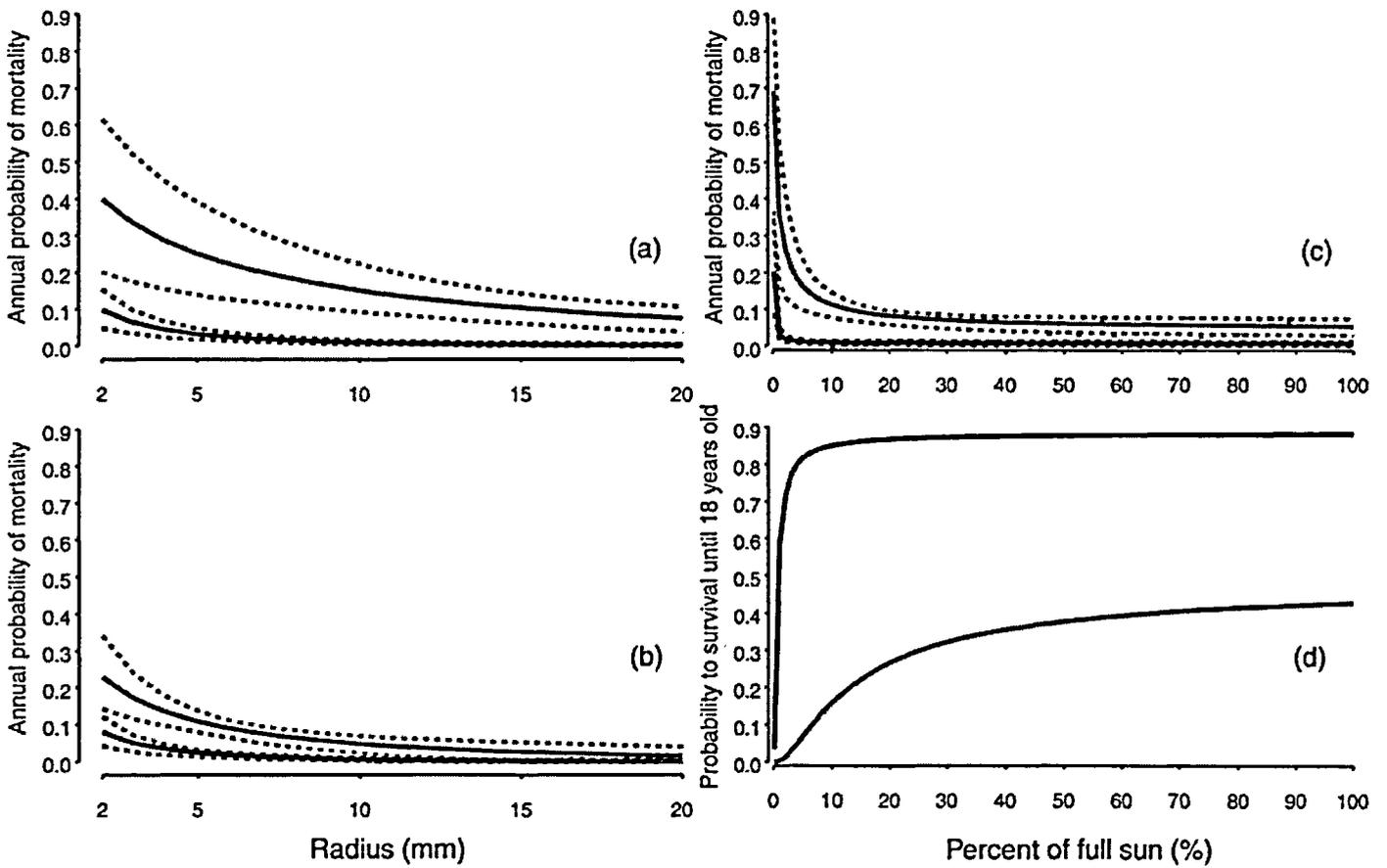
1
2 **Fig. 4 (a)** Specific Leaf Area (SLA) versus percent of full sun for beech (solid circle) and oak (open
3 circle) and fitted curve (beech: black solid line; oak: grey solid line). **(b)** Leaf Mass Fraction (LMF)
4 versus percent of full sun for beech (solid circle) and oak (open circle) and fitted curve (beech: black
5 solid line; oak: grey solid line). **(c)** Leaf Area Ratio (LAR) versus percent of full sun for beech (solid
6 circle) and oak (open circle) and fitted curve (beech: black solid line; oak: grey solid line). **(d)**
7 Length Radial Growth Ratio (LRGR) versus percent of full sun for beech (solid circle) and oak (open
8 circle) and fitted curve (beech: black solid line; oak: grey solid line). **(e)** Height to length ratio (HLR)
9 versus percent of full sun for beech (solid circle) and oak (open circle) and fitted curve (beech: black
10 solid line; oak: grey solid line).



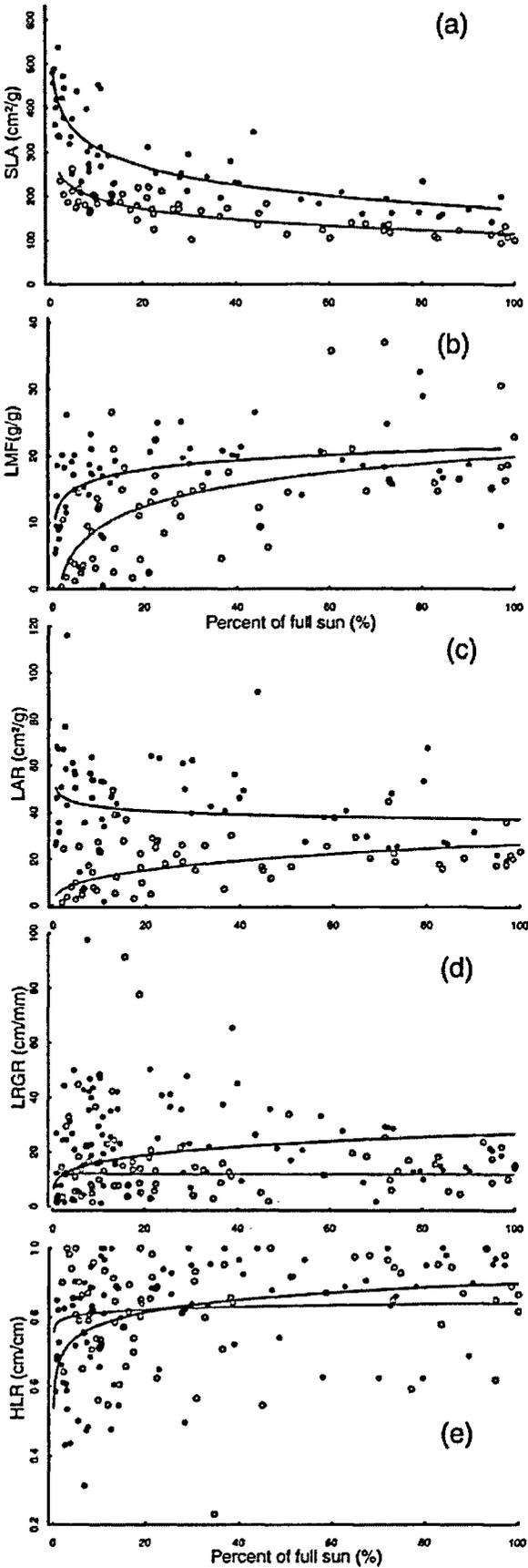
1
2 Fig. 1



1
2 **Fig. 2**
3



4 **Fig. 3**
5
6



1
2 Fig. 4
3

Annexe 2.1

Exploring the relative importance of indirect facilitation
and competition for tree species colonization of sub-
Mediterranean grasslands.

Kunstler, G., Curt, T., Bouchaud, M., Lepar, J.

Soumis

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18

Exploring the relative importance of indirect facilitation and competition for tree species colonization of sub- Mediterranean grasslands

Georges Kunstler^{a,b}, Thomas Curt^a, Monique Bouchaud^a, Jacques Lepart^b

^a Cemagref – U.R. DFCF, Ecologie Appliquée des Milieux Boisés, 24, av. des Landais, BP 50085,
63172 Aubière Cedex, France.

^b Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS UMR 5175, 1919 route de Mende, 34293
Montpellier Cedex 5, France.

Correspondence: Georges Kunstler (Tel: +33-4-67-61-33-05 Fax: +33-4-67-41-21-38 E-mail:
kunstler@cefe.cnrs-mop.fr)

Running headline: Indirect facilitation and Competition

1 Abstract

2 1 In areas with a high level of water stress and herbivore disturbance,
3 facilitation by shrubs is critical for tree seedling establishment. In this study we quantified
4 the importance of this process for the colonization of grasslands by *Fagus sylvatica* and
5 *Quercus pubescens*. In this study we conducted field experiments on the positive role of
6 shrubs on seedling emergence and survival, in relation to potential negative effects of
7 shading and the presence of herbs. The effects of shade and herbs on allocation and root
8 morphology were analyzed in a semi-controlled experiment.

9 2 The establishment of both tree species was facilitated by shrubs, but the
10 processes underlying this facilitation differed between species. Shrubs indirectly facilitate
11 *Fagus sylvatica* survival through a limitation on herb competition. In contrast, in *Quercus*
12 *pubescens* facilitation is direct and no impact of herb competition was detected. These
13 differences reflect variation in the tolerance of herb competition by seedlings of the two
14 species.

15 3 The tolerance of herb competition by *Quercus pubescens* seedlings allows a
16 wider window of regeneration among shrubs and some regeneration events in grasslands at
17 low grazing intensity. In contrast, for *Fagus sylvatica*, the window of regeneration among
18 shrubs is narrow; regeneration is zero in grassland. We have shown that high tolerance of
19 herb competition by oak seedlings mainly results from the avoidance of root competition.

20 4 In grasslands with a high level of drought stress and almost obligatory shrub
21 facilitation for tree seedling regeneration, the tolerance of herb competition may alter the
22 precise role of facilitation in the colonization process.

23
24 **Key words:** allocation, *Fagus sylvatica*, growth, herbs competition, indirect facilitation,
25 mortality, *Quercus pubescens*; root morphology

26

1 INTRODUCTION

2 Competitive interactions have long been considered to be the major force driving plant
3 community dynamics (Harper, 1977; Connell, 1983; Begon et al., 1986). However, in the last
4 decade, the importance of facilitative processes for plant community structure and dynamics
5 has become recognized (Wootton, 1994; Callaway, 1995; Bruno et al., 2003). Facilitative
6 processes are particularly important for seedling establishment (Li & Wilson, 1998), because
7 of the often high mortality rate during this critical stage of the regeneration niche (Grubb,
8 1977, Harper, 1977; Clark et al., 1999). For example, in Mediterranean and sub-
9 Mediterranean areas, where water stress and grazing impose a severe constraint on seedling
10 establishment, shrubs are a frequent facilitator of seedling regeneration (Callaway &
11 D'Antonio, 1991; Rousset & Lepart, 1999, 2000; Castro et al., 2004). Previous studies have
12 shown that shrubs may have a direct facilitation effect on tree seedling establishment, by
13 providing protection against herbivores (Rousset & Lepart, 2000) or extreme temperatures, by
14 reducing water loss and photo-inhibition, or by increasing soil nutrients (Callaway, 1995;
15 Castro et al., 2004).

16 Through competition and facilitation are apparently opposite, Levine (1999) has
17 shown that facilitation could occur as an indirect effect resulting from competitive process
18 between three interacting species: a competitive species A limits the competitive effect of a
19 species C over a target species B (Fig. 1). The importance of such indirect facilitation for
20 plant community dynamics has been rarely analysed. In grassland, herb competition with tree
21 seedlings is very strong (Davis et al., 1998; Peltzer & Köchy, 2001; Jurena & Archer, 2003)
22 and shrubs, in limiting herbs competition by shading, could be determinant for the
23 establishment of tree seedlings. In these cases, facilitation of tree regeneration by shrubs
24 would result from an indirect facilitation effect. The outcome of competitive and indirect
25 facilitative effects of shrubs on tree seedlings is a function of their shade tolerance and their
26 tolerance to herb competition. Many studies have analyzed shade tolerance of seedlings, but,

1 although herb competition is determinant in grasslands (Walters & Reich, 1997; Sack &
2 Grubb, 2002), few studies have simultaneously analyzed the variation in shade tolerance and
3 herbs competition in young tree seedlings. During the establishment phase, seedling roots face
4 dense and highly competitive herb roots in the uppermost soil layers (Scholes & Archer,
5 1997; Jurena & Archer, 2003). The root morphology of seedlings may thus be determinant for
6 herb competition tolerance. In particular, deep root penetration could allow seedlings to
7 escape from herb competition (Pallardy & Rhoads, 1993; Jurena & Archer, 2003).

8 In the sub-Mediterranean limestone grasslands in southern France, *Quercus pubescens*
9 (downy oak) and *Fagus sylvatica* (European beech) play critical roles in the mid- and late-
10 succession stages of forest dynamics. The two species differ clearly in their shade tolerance
11 and tolerance of herb competition (Newbold & Goldsmith, 1981; Harmer, 1996; Löf, 2000;
12 Valladares et al., 2002; Van Hees & Clerkx, 2003). Previous studies (Rousset & Lepart, 1999,
13 2000) have shown that downy oak abundantly establishes in grasslands with scattered shrubs.
14 Oak regenerates principally under unpalatable shrubs (*Buxus sempervirens* L. and *Juniperus*
15 *communis* L.) due to their protective effect against herbivores (Rousset & Lepart, 2000).
16 Beech, a highly shade tolerant species, has the same pattern of establishment among shrubs
17 (Dolezal et al., 2004), but at a lower frequency.

18 In this study, we test the following hypotheses: (i) the pattern of seedling regeneration
19 by oaks and beech shows a higher emergence or survival under shrubs, (ii) the two species
20 have different regeneration windows due to differences in their ability to establish under the
21 canopy or in the periphery of shrubs, mainly because of differences in tolerance of herb
22 competition, (iii) shrubs have an indirect facilitative effect by limiting herb competition, (iv)
23 the root morphology of oak seedlings allows them to avoid herb competition to a greater
24 extent than beech seedlings.

25

1 **Materials & Methods**

2 This article is based on three complementary experiments: experiment A analyses seed
3 germination, seedling survival and growth under the shrub canopy, in the periphery of shrubs
4 and in grasslands. Experiment B analyses seed germination, seedling survival and growth
5 with simulated shade and herb removal treatments. Experiment C was conducted in semi-
6 controlled conditions (in pots), to analyze seedling growth rate, allocation of biomass, leaf
7 morphology and root morphology and architecture with simulated shade and herb
8 competition. Experiment A was conducted in the years 2003-2004 with seeds collected
9 locally, whereas experiments B and C were conducted in 2002-2003, with seeds collected by
10 the National Forest Service in calcareous areas of southern France at similar altitudes.

11 **Study Species**

12 Downy oak and European beech are both long-lived and large deciduous trees with
13 maximum heights of 20 m and 35 m respectively in the study area (Tessier du Cros & Le
14 Tacon, 1981). Beech is a medio-European shade tolerant species, which can tolerate shallow
15 soils but is more frequent on moist sites, whereas Downy oak is more thermophilic and is
16 frequent on dry sites (Ellenberg, 1988). Oak acorns and beechnuts reach maturity in autumn
17 and germinate in the following spring. The seeds of both species are dispersed by jays
18 (*Garrulus glandarius*) as has been proven by Bossema (1979) and also by rodents such as
19 *Apodemus sylvaticus* (Nilsson, 1985; Rousset & Lepart, 1999).

20 **Field experiment A**

21 **Study site**

22 The experiment was conducted on the Causse du Larzac, a 1000-km² area of limestone
23 plateau in the south of the Massif Central, France. The altitude of the study site (N 43°54.759;
24 E 3°15.604) is 807 m and the mean annual rainfall at the study site over the last 30 years is
25 1241 mm. The highest rainfalls occur in autumn (398 mm from September to November) and

1 winter (369 mm from December to February), whereas the summer is dry (180 mm from June
2 to August on average in the last 30 years) (Meteo France). Mean annual temperatures range
3 from 8 to 10°C. The number of days with frost varies from 60 to 80 days per year and the
4 growing season is approximately 150 days (Marsteau & Agrech, 1995). 2003 was an
5 extremely dry year, with only 34 mm rainfall in summer. The experimental site is a fenced 21
6 ha plot, grazed every 2 years by sheep. The chalk grasslands have a 20% shrub cover (*Buxus*
7 and *Juniperus*).

8 **Sowing**

9 Sowing took place in March 2003. Seeds were inserted into a hole formed by pressing
10 a round wood bar to a depth of 2.5 cm and were covered with soil from the site to simulate
11 dispersal by rodents or birds (Johnson & Adkisson, 1985; Kollmann & Schill, 1996).
12 Immediately after sowing, seeds were watered.

13 **Experimental design**

14 Oak acorns and beechnuts were either planted near shrub canopy or under shrub
15 canopy or in the center of large areas of grassland. Seven *Buxus* and seven *Juniperus* shrubs
16 of a height between 1 m and 1.5 m were chosen at random over the experimental area. Twenty
17 seeds were sown under the shrub canopy (*Buxus* and *Juniperus* canopy treatment) in two lines
18 of ten seeds spaced at 10 cm intervals for each species. For each species one line was
19 protected against rodents by a 25 cm high wire cage (13 x 13 mm mesh) fixed at soil level.
20 The two other lines of seeds were left unprotected. Twenty seeds of each species were sown
21 using the same protocol in the periphery of *Buxus* and *Juniperus* shrubs (i.e. periphery
22 treatment). Sowed lines were established parallel to the periphery of the shrub canopy (with
23 protected and unprotected lines). Seven large areas of grassland (i.e. grassland treatment)
24 were randomly selected in the same experimental area. In the center of each grassland area,
25 twenty seeds of each species were sown using the same protocol (with protected and
26 unprotected lines).

1 **Measurements**

2 All seeds were individually checked every two months from May to November in
3 2003. On each date, seedling emergence and dead or missing seedlings were recorded.
4 Mortality was attributed to drought stress if plants were intact but had withered organs and to
5 predation in plants whose shoot had been cut. We measured the seedling height and basal
6 diameter three times in 2003. At the end of the experiments, we measured the herbs biomass
7 in 0.3-m² square plots in grasslands, under the shrub canopy, and near shrubs. In summer
8 2003, we measured the light intensity in grassland plots, under shrub canopy and near shrubs
9 for experiment A at 10 cm height by fish-eye photography. Photographs were made with a
10 digital plant canopy imager (CI-110, CIDTM Inc.). We calculated the percentage of above
11 canopy irradiance transmitted below the canopy using WinphotTM software (Winphot version
12 5.0, (Steege, 1997)). In June 2003 the soil water content (SWC) was measured in grassland
13 plots, under shrub canopy and near shrubs. SWC was measured with a TDR probe (TRIME-
14 FM3, IMKO, Ettlingen, Germany). Measurements were made at two locations in each plot (or
15 shrubs) in the top 0-16 cm with a 3-rods TDR probe. The mean of the measurements in two
16 different directions at each location was used for subsequent analysis.

17 **Field experiment B**

18 **Study site**

19 The study site was the same as for experiment A. In the first year (2002) the annual
20 rainfall was 1234 mm, near the mean of seasonal rainfall over the last 30 years and annual
21 temperatures were near the mean and annual temperatures over the last 30 years (Meteo
22 France).

23 **Sowing**

24 Sowing took place in March 2002 using the same protocol as in experiment A.

1 Experiment design

2 A 2 x 2 factorial field experiment involving shade and herbs competition was
3 conducted in two growing seasons (2002 to 2003) in a large area of grasslands in the
4 experimental site. A homogenous area of 180 m² (30 m x 6 m) was enclosed against sheep.
5 The area was divided into six blocks, with four 1 m² square plots separated by 1 m wide
6 buffer zones. Each of the 24 plots was protected against rodent grazing by a cage of chicken
7 wire, 50 cm high. In each plot, a total of 50 oak acorns and 50 beechnuts were sown in 10
8 lines of 10 seeds with 10 cm spacing between plants.

9 Herbs competition treatment

10 The naturally growing herbs (composed of grass, forbs and small woody
11 chamaephyte) were left intact (herb treatment) in two plots randomly chosen in each block. In
12 two other plots all vegetation was removed (no-herb treatment) before the beginning of the
13 experiment by spraying once with Roundup®, a broad-spectrum chemical herbicide.
14 Spontaneous vegetation was hand-weeded during the experiment. Plants were removed to 20
15 cm beyond the perimeter of the plots, in order to limit horizontal root competition.

16 Irradiance treatment

17 Two irradiance treatments were applied: full light (light treatment) or shade (shade
18 treatment). For the shade treatment a square of shade cloth was wrapped around the chicken
19 wire. Photosynthetically active radiation (PAR) was measured under each shaded plot, with a
20 ceptometer (AccuPAR™, DecagonDevices Inc.). The measurements gave 18% of relative
21 irradiance. The red:far-red ratio was measured under the shade filter (0.805 standard error of
22 the mean 0.024). The mesh of the shade cloth allowed the rain to pass easily. The shade
23 treatment was applied to one randomly chosen plot with the herb treatment and one randomly
24 chosen plot with the no-herb treatment.

25 Measurements

1 All seeds or seedlings were individually checked every two months from May to
2 November in 2002 and 2003 using the same protocol as in experiment A. We measured
3 seedling height and basal diameter three times a year in 2002 and 2003. At the end of the
4 experiments, we measured the herbs biomass in a 0.3 m² square in the center of each plot in
5 experiment B. In June 2003 the soil water content (SWC) was measured in the center of each
6 plot using the same protocol as in experiment A.

7 **Semi-controlled experiment (C)**

8 The experiment was conducted at the CEFÉ/CNRS experimental campus at
9 Montpellier, France. The climate is Mediterranean-humid. The average annual precipitation is
10 857 mm and is concentrated mainly during autumn and winter. The average minimum
11 temperature of the coldest month is 1.6°C in January, while the average maximum
12 temperature of the hottest month is 29.1°C in July.

13 **Design**

14 The pots (480 pots) (30 cm, 5 liters) used in the experiments were filled with sterilized
15 soil, to within 5 cm of the rims. As in experiment B this experiment had two herbs
16 competition treatments (no-herbs or competition with *Bromus erectus* L., the dominant
17 species in the grasslands in the field study area) and two light irradiance treatments (full light
18 or shade).

19 Herb competition treatment

20 240 pots were left without herbs and during the experiment all spontaneous herb
21 growth was removed. In February 2002, 15 ml of *Bromus erectus* (L.) seed was sown in the
22 surface of 240 remaining pots. All the pots were placed in a greenhouse and were watered
23 regularly. The herbs was cut to a height of 10 cm before seed sowing. The competitive effect
24 of herbs could be strong during the germination phase, tree seeds were therefore sown directly
25 in pots instead of using transplanted young seedlings. However to take into account the
26 possible low germination rate, four seeds were sown in each pot in March 2002, and the

1 positions of each seed in the pot were recorded. Before sowing, the wet mass of each seed
2 was measured. The seeds were sown at a depth of 2.5 cm. 120 pots with herbs and 120 pots
3 without herbs were randomly selected to be sown with beechnuts or acorns. After the first
4 seedlings had germinated, pots were placed outdoors and randomized into the two irradiance
5 treatments and in five blocks.

6 Irradiance treatment

7 As in the field experiment, two irradiance treatments were applied: full light or shade.
8 For the shade treatment a square of shade cloth (the same as used in the field experiments)
9 was wrapped around a square-cage (90 cm high and 180 cm wide). Five blocks were set out
10 with 48 pots for each species (24 with herbs and 24 without), 12 pots with herb and 12 pots
11 without herb were randomly selected for each species and were placed under a shade cloth in
12 each block. After the first pair of leaves or photosynthetic cotyledons was fully expanded, one
13 seedling was randomly selected in each pot and the remaining seedlings were pulled out. For
14 beech in the herb plus light treatment we kept all the seedlings because of the very low
15 germination rate (i.e. two pots with two seedlings out of a total of 10 seedlings in the
16 treatment), but the poor growth of seedlings in this treatment prevented any inter-seedlings
17 competition. Because of the very low germination rate of beech in all treatments, the sample
18 size was reduced to 20 pots in each treatment randomly selected in the five blocks. Pots were
19 watered twice a week with the same quantity of water throughout the summer.

20 **Measurements**

21 Final harvest

22 At the end of August 2002 all seedlings were harvested and the stems, leaves and roots
23 were separated. The roots were cleaned of soil with a bucket root washer (Delta-T SCAN
24 User Manual (Delta-T)). The seedling roots were carefully separated from the herbs roots.
25 One leaf without serious herbivore or pathogen damage was selected from each seedling. This
26 leaf and the roots were stored in a cool and wet environment until measurements.

1 Leaf and root measurements

2 The specific leaf area (SLA, definition Table I) was measured using a standardised
3 protocol (Garnier et al., 2001). The area of the fresh blade was determined with an area meter
4 (WinFolia scanner Régent™, Quebec, Canada). The dry weight was measured after oven
5 drying for 48 h at 60°C. The final biomass was defined as the biomass of the seedling
6 excluding any remaining acorns or beechnuts. The root system morphology and architecture
7 was assessed using the WinRHIZO™ image analysis software V 5.0A (Regent Instruments,
8 Quebec, Canada). The total seedling root system was used to determine the total root length,
9 number of tips, length of roots for each root diameter class (0.5 mm wide) and mean root
10 diameter. From these measurements we derived roots traits: total specific root length
11 (SRLtot), mean root diameter (Mean Diam), relative length of coarse roots (diameter > 2.5
12 mm) (RLCR). Definitions of these traits are given in Table 1. The dry weights of the stem, the
13 roots and the leaves were measured after oven drying for 48 h at 60°C. From these
14 measurements, we derived the leaf-, stem-, and root-mass fraction (respectively LMF, SMF,
15 and RMF Table 1) of the total seedling biomass.

16 **Statistical analysis**

17 All statistical analyses were conducted with Splus 2000™ software.

18 Field experiment

19 We analyzed the effect of species, habitats and interactions on seedling emergence,
20 and survival with a generalized linear model (GLM) in experiment A. The effects of shade
21 and herb were analyzed with the same methods in experiment B. In these experiments one
22 particular value of one categorical variable unambiguously predicted the output, given that
23 beech experienced a total mortality in the grassland treatment in experiment A and light plus
24 herb treatment in experiment B. This gave rise to a false estimation of the parameters. We
25 used a solution to this problem for logistic regression by means of the penalized maximum
26 likelihood estimation (Firth, 1993) proposed by Heinz and Schemper (Heinz & Schemper,

1 2002) (library logistf for Splus). Multiple-comparisons were computed between the estimate
 2 of each treatment by Tukey methods (Splus 2000), using the variance-covariance matrix
 3 estimated by the model.

4 The effects of treatments on soil water content (SWC), light and herbs biomass (in
 5 experiment A and B) were analyzed with analysis of variance. We checked normality and
 6 homoscedasticity on the plot of residuals. Multiple-comparisons were computed between the
 7 estimate of each levels by Tukey methods (Splus 2000).

8 We quantified the intensity of interactions between the herbs cover and seedlings for
 9 emergence, and survival in experiment B. The calculation of relative competition intensity
 10 (RCI) was based on a method proposed by Wilson and Keddy (Wilson & Keddy, 1986) and
 11 modified by Markham and Chanway (Markham & Chanway, 1996). In each block and in the
 12 two shade treatments, we calculated the relative competition intensity of herb (RCI_{herbs}) for
 13 (R) germination rate or survival as below:

$$14 \text{ RCI}_{\text{herb}} = (\text{R}_{\text{no herb plot}} - \text{R}_{\text{herb plot}}) / \max(\text{R}_{\text{no herb plot}}, \text{R}_{\text{herb plot}})$$

15 As proposed by Pages (Pages et al., 2003), to measure the effect of artificial shade on
 16 seedlings we calculated the relative competition intensity of shade (RCI_{shade}) for the
 17 germination rate (R) or survival as below:

$$18 \text{ RCI}_{\text{shade}} = (\text{R}_{\text{light plot}} - \text{R}_{\text{shade plot}}) / \max(\text{R}_{\text{light plot}}, \text{R}_{\text{shade plot}})$$

19 RCI ranges from +1 to -1. Positive numbers indicate the presence of competition and
 20 negative numbers indicate facilitation. A facilitation effect of shade only with herbs (RCI_{shade}
 21 negative with herbs only) and a competition effect of herb (RCI_{herb} positive) indicated an
 22 indirect herb-mediated effect of shade. We analyzed the difference of the mean of RCI from
 23 zero with a Wilcoxon rank sum test.

24 The effects of treatments in experiment C on final biomass, allocation, and
 25 morphological traits of seedlings were analyzed with an analysis of variance with species,

1 herbs, shade and all interactions as explicative variables. We checked normality and
2 homoscedasticity on plot of the residuals.

3 **Results**

4 **Experiment A**

5 Emergence and survival

6 No seeds without protection emerged, thus preventing any analysis on the effect of
7 predation by rodents. Emergence rates were variable in shrubs and grassland but most
8 variation in emergence rate was not statistically significant (Fig. 2a). Values were higher in
9 grassland (Fig. 2a) than under *Buxus* (canopy or periphery) for oak (Fig. 2a). Oak had higher
10 survival rates than beech under shrubs (not significant under *Juniperus* canopy) (Fig. 2b). Oak
11 survival was significantly higher under shrubs (canopy or periphery) than in grassland,
12 whereas beech survived significantly more only under *Juniperus* canopy than in grassland and
13 shrub periphery (Fig. 2b). Both species had a low survival in grassland: values were zero for
14 beech while it was 8% for oak.

15 Effect of shrubs

16 The Soil Water Content (SWC) was higher in the center of *Buxus* canopy than at the
17 periphery of *Juniperus* (Fig. 3a). SWC was very variable in grassland, and intermediate
18 between *Buxus* and *Juniperus* (Fig. 3a). SWC decreased from the center of *Buxus* canopy to
19 the periphery of *Juniperus*, grasslands having an intermediate SWC (Fig. 3b). The only
20 significant differences were between the two extremes (Fig. 3b). Irradiance was significantly
21 higher at the periphery of *Buxus* than in *Juniperus* (Fig. 3b). The herbs biomass was
22 significantly lower under shrub canopy than in shrub periphery and in grasslands (Fig. 3c).
23 Herbs biomass was almost zero under *Buxus*, and significantly lower than under *Juniperus*
24 canopy (Fig. 3c).

25 **Experiment B**

1 Emergence and survival

2 Emergence was higher for beech than for oak, except in light with no herb (Fig. 4a,
3 Table 2). There was a significant effect of shade on emergence rate (Table 2). The emergence
4 rate was significantly higher with herb for both species except for oak in light (Fig. 4a, Table
5 2). For both species, higher emergence rates occurred under shade with herb (Fig. 4a). In
6 contrast to the emergence rate, the survival rate was higher for oak than for beech (Table 2).
7 Survival was higher on bare soil in light for oak and in shade for beech (Fig. 4b, Table 2).
8 Beech survival was zero in light with herb whereas it was greater than 20% under shade with
9 herb.

10 Competitive and facilitative effect

11 Herb and shade facilitated emergence for both species (Fig. 5a and b). Facilitation by
12 shade was always significant, except for oak without herb (Fig. 5a). Facilitation by herb was
13 significant at full light for beech and under shade for oak (Fig. 5b).

14 Herb had a significant competitive effect on survival for both species in light, but only
15 for beech under shade (Fig. 5c). Shade had a significant facilitative effect on survival for
16 beech with herb (Fig. 5d).

17 Effect of treatments

18 The SWC was significantly lower in light with herbs than in other treatments (Fig. 6a).
19 The herbs biomass was significantly lower in shade than in light (Fig. 6b).

20 **Experiment C**

21 Final Biomass

22 Oak had a significantly higher final biomass than beech (Fig. 6a, Table 3). Herbs had a
23 significant negative effect on final biomass (Table 3), except for oak in shade (Fig. 7a). Shade
24 had a significant negative effect on final biomass (Table 3).

1 Allocation

2 The Leaf mass fraction (LMF) was higher for oak than for beech (Fig. 7b, Table 3).
3 For beech LMF did not significantly change between treatments (Fig. 7b). Shade had a
4 significant positive effect on LMF for oak with herbs (Fig. 7b). For beech RMF did not
5 significantly change between treatments (Fig. 7c), whereas oak's RMF was significantly
6 higher in light with herbs than in other treatments (Fig. 7c). Beech had a significantly (Table
7 III) higher LAR than oak.

8 Leaf and root morphology

9 Beech had a significantly higher SLA than oak (Table 3). For both species, SLA
10 increased significantly under shade, especially in beech (species-shade interaction, Table 3).
11 Beech SLA was higher with grass. SRLtot was significantly higher for beech than for oak
12 (Fig. 7d, Table 3). For oak, SRLtot was significantly lower in light with herbs than in all other
13 treatments (Fig. 7d). The relative length of coarse (>2.5 mm) roots (RLCR) was significantly
14 higher for oak than for beech (Fig. 7e, Table 3). For oak, RLCR was significantly higher in
15 light with herbs than in light without herbs (Fig. 7e).

16 **Discussion**

17 In our experimental investigation of oak and beech seedling regeneration we have
18 revealed the existence of subtle differences among tree species in the relative importance of
19 facilitation and competition for their colonization of semi-arid grassland communities. These
20 differences corroborate previous studies on the patterns of distribution and persistence of
21 these tree species. We discuss how this experimental identification of the factors explaining a
22 higher recruitment of oak and beech seedlings under shrubs, including traits which may
23 improve tolerance of competition, provides insights into the nature of tree species
24 colonization dynamics in semi-arid grasslands.

25

1 **Importance of shrubs for seedling establishment**

2 A primary result of this study concerns the survival rate which varied considerably
3 among habitats for both species. The shrub canopy is the only microsite where beech survival
4 is possible. Oak has a better survival rate than beech under shrub canopy and survives also in
5 shrub periphery at high rate and in grassland at low rate. The between-years variation of
6 survival rate of oak in grassland is high. Its relatively important survival during the year 2002
7 confirms the results of Rousset and Lepart (2000). In 2003 this survival is on the contrary
8 very low which could be explained by the severe spring and summer drought experience in
9 that year.

10 The emergence rate varied considerably, and habitats explained little of this variability
11 excepting the higher rate of emergence in shaded conditions with herbs present for both
12 species in 2002. The marked differences between 2002 and 2003 could be related to
13 meteorological conditions. The generally high rates of emergence and its between-year
14 variation, suggests that emergence is unlikely to represent a severe constraint on long term
15 dynamics of oak and beech colonization.

16 The occurrence of regeneration events for oak in the shrub periphery and in grassland
17 (albeit at low frequency) compared to a zero regeneration for beech in these conditions could
18 be extremely important for the long-term forest dynamics. In summary, shrub canopy is the
19 only microsite of beech regeneration and the principal microsite of oak regeneration. This in
20 agreement with studies showing that the regeneration of beech (Dolezal et al, 2004) and oak
21 (Rousset & Lepart, 1999) are spatially aggregated with shrubs.

22 **Herb competition and indirect facilitation**

23 The pattern of high mortality of oak and beech in grassland can be explained by the
24 high competitiveness of herbs in full light as shown by relative competition intensity index
25 (RCI). Given that soil water content was very low in grassland and that most seedlings died
26 during summer (data not shown), herb competition must be related to water consumption. The

1 high survival rate of beech in full light without herbs is in contradiction with the hypothesis of
2 a limitation of its dynamics in open area by light inhibition (Valldares et al, 2002).

3 Previous study has shown that the positive effect of shrubs may be related to herbivore
4 defence (Rousset & Lepart, 2000). In this study this effect was excluded by an artificial
5 protection. A direct facilitative effect of shade could neither explained the positive effect of
6 shrubs, given that RCI of shade is not significantly different of zero in absence of herbs. In
7 their presence, shade has a positive effect on survival for beech. This denotes an indirect
8 facilitative effect: the shade of shrub canopy in limiting the biomass of highly competitive
9 herbs could facilitate indirectly beech survival. For oak on the contrary there was no indirect
10 facilitative effect of shade. This difference has to be related to a higher tolerance to herb
11 competition and drought stress of oak than beech (Cochard et al., 1992; 1999; Harmer, 1996).

12 Indirect effects have been largely ignored in the literature, however a few studies have
13 begun to show that they may be of critical importance for forest tree species colonization
14 dynamics. Li & Wilson, (1998) and Siemann & Rogers, (2003) have shown that the canopy of
15 tree in grassland facilitate indirectly the survival or growth of woody seedlings. For beech,
16 Pages et al. (Pages & Michalet, 2003; Pages et al., 2003) have shown an additive negative
17 effect of shade rather than indirect facilitation on beech regeneration in the French Alps. The
18 contradiction between their study and ours could result from differences in competitive ability
19 or in the shade-tolerance of herbs between the two sites. Indeed, it is likely that the herbs
20 species of the forest floor are less competitive and more shade tolerant than grassland herbs.
21 Other explanations are also possible, e.g. the effect of the higher water stress observed in sub-
22 Mediterranean low mountains.

23 **Seedling morphology and herbs competition**

24 Differences in herb tolerance between these species is likely to result from differences
25 in functional traits. Root morphology and allocation to growth are expected to be determinant
26 for herbs competition tolerance of seedlings in water stress conditions (Schmull & Thomas,

1 2000). Oak seedlings are characterized by a very low specific root length, and a large
2 allocation to tap roots having a large diameter and a long length. The development of a large
3 taproot in small and young seedlings is made possible by the high nutrient supply of large oak
4 seeds (Frost & Rydin, 1997). In full light, oak seedlings also have a higher investment in root
5 biomass in the presence of herbs than in their absence. Root morphology and biomass
6 allocation, which allows oak to escape herbs competition in the upper soil layers (Lucot et al.,
7 1995) are linked to drought avoidance (Pallardy & Rhoads, 1993; Harmer, 1996). Conversely,
8 beech has densely branched roots and a small taproot and has no biomass allocation plasticity.
9 The beech root strategy explains the lower efficiency of beech in the face of herbs
10 competition. However, this strategy of beech could be efficient for maximizing the nitrogen
11 supply in forest, given that nitrogen is concentrated in the superficial soil layer (Sobrado,
12 1991; Lamont, 2003).

13 **Implications of shrub facilitation and herb competition for niche partitioning**

14 The higher survival under shrubs of oak than beech and its ability to regenerate at a
15 low rate in grassland, compared to beech which appears to be excluded from such situations,
16 provide a clear insight into the mechanisms underlying differences in the dynamics of the two
17 species in mid-successional (grassland invaded by shrubs) communities. Differences between
18 mid and late successional species are generally attributed to differences in shade tolerance
19 (Bormann and Likens, 1979; Shugart, 1984; Pacala et al., 1994). Indeed, at the sapling stage,
20 beech and oak differ in their shade-tolerance (Kunstler et al., submitted). Oak has a lower
21 growth in shade (Rousset & Lepart 2000) and a low survival (Kunstler et al., submitted).
22 However, these traits associated with the regeneration niche are likely to vary from one life-
23 stage to another (Nakashizuka, 2001). We show here, that at the seedlings stage, there are no
24 significant difference in shade tolerance between both species, but marked differences in herb
25 competition tolerance. This finding may be critical for forest dynamics, because in mid-
26 successional habitats herbs occur at high density, even under shrubs (Jurena & Archer,

1 2003). We conclude that although tolerance of herb competition at the seedling stage has been
 2 rarely taken into account in analyses of forest dynamics, it may explain important differences
 3 in the dynamics of mid- and late-successional species.

4 **Acknowledgments**

5 We thank John D. Thompson for helpful comments on a earlier version of the manuscript. We
 6 thank Georg Heinz, Harry Southworth, Roger Pradel and Olivier Gimenez for statistical help.
 7 We thank Bernard Prevosto, Fabrice Landré, Christian Colin and René Jouvie for field
 8 assistance. This work was completed as a part of research project of the French Ministry of
 9 Agriculture, FNADT, Convention No. 0413-2002 “Gestion durable des boisements naturels
 10 feuillus en moyenne montagne: comprendre et favoriser le retour du chêne et du hêtre”.

11 **References**

- 12 Begon, M., Harper, J.L., & Townsend, C.R. (1986) Ecology. Individuals, Populations and
 13 communities Blackwell, Oxford.
- 14 Bormann, F.H. & Likens, G.E. (1979) Pattern and process in a forested ecosystem Springer-
 15 Verlag, New York.
- 16 Bossema, I. (1979) Jays and Oaks: an eco-ethological study of a symbiosis. *Behaviour*, **70**, 1-
 17 117.
- 18 Bruno, J.F., Stachowicz, J.J., & Bertness, M.D. (2003) Inclusion of facilitation into ecological
 19 theory. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 119-125.
- 20 Callaway, R.M. & D'Antonio, C.M. (1991) Shrub facilitation of coast live oak establishment
 21 in central California. *Madrono*, **38**, 158-169.
- 22 Callaway, R.M. (1995) Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, **61**, 306-
 23 349.
- 24 Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., & Gómez, J.M. (2004) Seedling establishment of a boreal
 25 tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of
 26 being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal of Ecology*, **92**, 266-277.
- 27 Clark, J.S., Beckage, B., Camill, P., Cleveland, B., HilleRisLambers, J., Lichter, J.,
 28 McLachlan, J., Mohan, J., & Wyckoff, P. (1999) Interpreting recruitment limitation in
 29 forest. *American Journal of Botany*, **86**, 1-16.

- 1 Cochard, H., Bréda, N., Granier, A., & Aussenac, G. (1992) Vulnerability to air embolism of
2 three European oak species (*Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Q pubescens* Willd, *Q robur*
3 L). *Annals of Forest Science*, **49**, 225-233.
- 4 Cochard, H., Lemoine, D., & Dreyer, E. (1999) The effects of acclimation to sunlight on the
5 xylem vulnerability to embolism in *Fagus sylvatica* L. *Plant, Cell and Environment*, **22**,
6 101-108.
- 7 Connell, J.H. (1983) On the prevalence and relative importance of interspecific competition:
8 evidence from field experiments. *The American Naturalist*, **122**, 661-696.
- 9 Davis, M.A., Wrage, K.J., & Reich, P.B. (1998) Competition between tree seedlings and
10 herbaceous vegetation: support for a theory of resource supply and demand. *Journal of*
11 *Ecology*, **86**, 652-661.
- 12 Delta-T, A. Delta-T Scan Root Analysis System user manual, Cambridge.
- 13 Dolezal, J., Stastna, P., Hara, T., & Srutek, M. (2004) Neighbourhood interactions and
14 environmental factors influencing old-pasture succession in the Central Pyrenees.
15 *Journal of Vegetation Science*, **15**, 101-108.
- 16 Ellenberg, H. (1986) *Vegetation ecology of central Europe* Cambridge University Press,
17 Cambridge.
- 18 Firth, D. (1993) Bias reduction of maximum likelihood estimates. *Biometrika*, **80**, 27-38.
- 19 Frost, I. & Rydin, H. (1997) Effects of competition, grazing and cotyledon nutrient supply on
20 growth of *Quercus robur* seedlings. *Oikos*, **79**, 53-58.
- 21 Garnier, E., Shipley, B., & Roumet, C. (2001) A standardized protocol for the determination
22 of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, **15**, 688-695.
- 23 Grubb, P.J. (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance
24 of the regeneration niche. *Biological Review*, **52**, 107-145.
- 25 Harmer, R. (1996) Growth of seedling tree root-systems in competition with grasses. *Aspects*
26 *of Applied Biology*, **44**, 47-54.
- 27 Harper, J.L. (1977) *Population Biology of Plants* Academic Press, London.
- 28 Heinz, G. & Schemper, M. (2002) A solution to the problem of separation in logistic
29 regression. *Statistics in Medicine*, **21**, 2409-2419.
- 30 Johnson, W.C. & Adkisson, C.S. (1985) Dispersal of Beech Nuts by Blue Jays in a
31 Fragmented Landscapes. *The American Midland Naturalist*, **113**, 319-324.
- 32 Jurena, P.N. & Archer, S. (2003) Woody plant establishment and spatial heterogeneity in
33 grasslands. *Ecology*, **84**, 907-919.

- 1 Kollmann, J. & Schill, H.-P. (1996) Spatial patterns of dispersal, seed predation and
 2 germination during colonization of abandoned grassland by *Quercus petraea* and
 3 *Corylus avellana*. *Vegetatio*, **125**, 193-205.
- 4 Lamont, B.B. (2003) Structure, ecology and physiology of root cluster - a review. *Plant and*
 5 *Soil*, **24**, 1-19.
- 6 Levine, J. (1999) Indirect facilitation: evidence and predictions from a riparian community.
 7 *Ecology*, **80**, 1762-1769.
- 8 Li, X. & Wilson, S.D. (1998) Facilitation among woody plants establishing in an old field.
 9 *Ecology*, **79**, 2694-2705.
- 10 Löf, M. (2000) Establishment and growth in seedlings of *Fagus sylvatica* and *Quercus robur*:
 11 influence of interference from herbaceous vegetation. *Canadian Journal of Forest*
 12 *Research*, **30**, 855-864.
- 13 Lucot, E., Badot, P.M., & Bruckert, S. (1995) Influence of Soil Humidity and Roots
 14 Distribution on Xylem Water Potential in Low-Altitude Oak (*Quercus Sp*) Planting.
 15 *Annales Des Sciences Forestieres*, **52**, 173-182.
- 16 Markham, J.H. & Chanway, C.P. (1996) Measuring plant neighbour effects. *Functional*
 17 *Ecology*, **10**, 548-549.
- 18 Marsteau, C. & Agrech, G. (1995). Typologie des stations forestières des Grands Causses.
 19 Cemagref, Clermont-Ferrand.
- 20 Nakashizuka, T. (2001) Species coexistence in temperate mixed deciduous forests. *Trends in*
 21 *Ecology & Evolution*, **16**, 205-210.
- 22 Meteo France. Model AURHELY, données sur le département de l'Aveyron.
- 23 Newbold, A.J. & Goldsmith, F.B. (1981) The regeneration of oak and beech: a literature
 24 review. *Discussion paper in conservation*, **33**, 1-111.
- 25 Nilsson, S.G. (1985) Ecological and evolutionary interactions between reproduction of beech
 26 *Fagus sylvatica* and seed eating animals. *Oikos*, **44**, 157-164.
- 27 Pacala, S., Canham, C.D., Silander, J.J.A., & Kobe, R.K. (1994) Sapling growths as a
 28 function of resources in a north temperate forest. *Canadian Journal of Forest Research*,
 29 **24**, 2175-2183.
- 30 Pages, J.P. & Michalet, R. (2003) A test of the indirect facilitation model in a temperate
 31 hardwood forest of the northern French Alps. *Journal of Ecology*, **91**, 932-940.
- 32 Pages, J.P., Pache, G., Joud, D., Magnan, N., & Michalet, R. (2003) Direct and indirect
 33 effects of shade on four forest tree seedlings in the French Alps. *Ecology*, **84**, 2741-
 34 2750.

- 1 Pallardy, S.G. & Rhoads, J.L. (1993) Morphological Adaptations to Drought in Seedlings of
2 Deciduous Angiosperms. *Canadian Journal of Forest Research*, **23**, 1766-1774.
- 3 Peltzer, D.A. & Köchy, M. (2001) Competitive effects of grasses and woody plants in mixed-
4 grass prairie. *Journal of Ecology*, **89**, 519-527.
- 5 Rousset, O. & Lepart, J. (1999) Shrub facilitation of *Quercus humilis* (downy oak) dynamics
6 on calcareous grasslands. *Journal of Vegetation Science*, **10**, 493-502.
- 7 Rousset, O. & Lepart, J. (2000) Positive and negative interactions at different life stage of a
8 colonizing species. *Journal of Ecology*, **88**, 401-412.
- 9 Sack, L. & Grubb, P.J. (2002) The combined impacts of deep shade and drought on the
10 growth and biomass allocation of shade-tolerant woody seedlings. *Oecologia*, **131**, 175-
11 185.
- 12 Schnull, M. & Thomas, F.M. (2000) Morphological and physiological reactions of young
13 deciduous trees (*Quercus robur* L., *Q. petraea* [Matt.] Liebl., *Fagus sylvatica* L.) to
14 waterlogging. *Plant and Soil*, **225**, 227-242.
- 15 Scholes, R.J. & Archer, S. (1997) Tree-grass interactions in savannas. *Annual Review of*
16 *Ecology and Systematics*, **28**, 517-544.
- 17 Shugart, H.H. (1984) *A Theory of Forest Dynamics. The ecological implications of forest*
18 *succession models* Springer-Verlag, New York.
- 19 Siemann, E. & Rogers, W.E. (2003) Changes in light and nitrogen availability under pioneer
20 trees may indirectly facilitate tree invasions of grasslands. *Journal of Ecology*, **91**, 923-
21 931.
- 22 Sobrado, M.A. (1991) Cost-benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical
23 dry forest species. *Functional Ecology*, **5**, 608-616.
- 24 Steege, H.t. (1997) WHINPHOT, a Windows 3.1 programme to analyse vegetation indices,
25 light and light quality from hemispherical photographs. *Tropenbos-Guyana Reports*, **97**,
26 1-52.
- 27 Tessier du Cros, E. & Le Tacon, F. (1981) *Le Hêtre Paris : Institut national de la recherche*
28 *agronomique-Département des recherches forestières*.
- 29 Valladares, F., Chico, J.M., Aranda, I., Balaguer, L., Dizengremel, P., Manrique, E., &
30 Dreyer, E. (2002) The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over
31 *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. *Trees-Structure and*
32 *Function*, **16**, 395-403.
- 33 Van Hees, A.F.M. & Clerkx, A. (2003) Shading and root-shoot relations in saplings of silver
34 birch, pedunculate oak and beech. *Forest Ecology and Management*, **176**, 439-448.

1 Walters, M.B. & Reich, P.B. (1997) Growth of *Acer saccharum* seedlings in deeply shaded
2 understories of northern Wisconsin: Effects of nitrogen and water availability. *Canadian*
3 *Journal of Forest Research*, **27**, 237-247.

4 Wilson, S.D. & Keddy, P.A. (1986) Measuring diffuse competition along an environmental
5 gradient: results from a shoreline plant community. *The American Naturalist*, **127**, 862-
6 869.

7 Wootton, J.T. (1994) The nature and consequences of indirect effects in ecological
8 communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **25**, 443-466.

9
10

1 **Table 1** Final Biomass, allocation and morphological variables derived from experiment C.
 2 Definition, abbreviations and units are shown for each variable.
 3

Variables	Abbreviation	Units
Final Biomass without seed	FB	g
Leaf mass fraction (leaf dry mass/total dry mass)	LMF	g/g
Stem mass fraction (stem dry mass/total dry mass)	SMF	g/g
Root mass fraction (Roots dry mass/total dry mass)	RMF	g/g
Specific leaf area	SLA	cm ² /g
Leaf area ratio (total leaf area/total seedling dry mass)	LAR	cm ² /g
Total specific root length (total root length/ total root dry mass)	SRLtot	cm/g
Mean root diameter	Mean Diam	mm
Relative length of coarse roots (Root diam > 2.5 mm length/ total length)	RLCR	cm/cm

4
5

1
2
3
4
5
6

Table 2 Results of the logistic regression with penalized likelihood estimation, for emergence rate, and survival rate in experiment B. Degree of freedom (df) and p-value of the χ^2 test for each explicative variable are shown.

Response variable	Emergence rate		Survival rate
	df	P-value	P-value
Species (Sp)	1	0.0002	0.0000
Herbs	1	0.0000	0.0000
Shade (Shad)	1	0.0056	0.0000
Sp x Herbs	1	0.5286	0.0061
Sp x Shad	1	0.1290	0.0159
Herbs x Shad	1	0.0021	0.2957
Sp x Herbs x Shad	1	0.0002	0.0000

7
8
9

1
 2 **Table 3** Results of analysis of variance of derived variables of final biomass, allocation, and
 3 morphology in experiment C (definition in Table I). Some variables were subject to log
 4 transformation to meet normality and homoscedasticity; this transformation is indicated after
 5 the abbreviation of the variables by log. P values of the F-test for each variable are shown.
 6

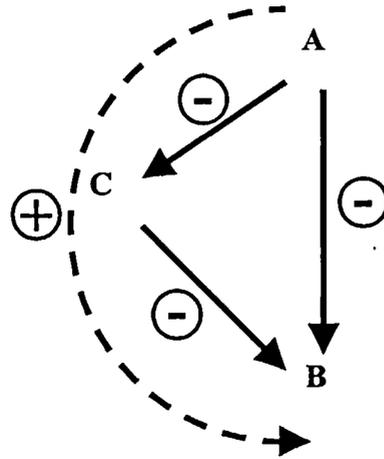
	Sp	Herbs	Sha	Sp x Herbs	Sp x Sha	Her x Sha	Sp x Herbs x Sha
<u>Growth</u>							
FB	0.0000	0.0000	0.0238	0.0173	0.8119	0.9749	0.5536
<u>Allocation</u>							
LMF	0.0001	0.0002	0.0001	0.0090	0.6863	0.0700	0.9271
SMF	0.0000	0.0111	0.0766	0.3986	0.0411	0.1734	0.1304
RMF	0.9466	0.3469	0.0001	0.0032	0.4103	0.6179	0.2324
LFRF	0.0000	0.4508	0.1801	0.6742	0.7778	0.8047	0.0890
LAR	0.0000	0.0000	0.0000	0.9482	0.6101	0.5086	0.1404
<u>Morphology</u>							
SLA	0.0000	0.0000	0.0000	0.0001	0.0062	0.0915	0.2321
SRLtot	0.0000	0.0021	0.0020	0.0023	0.9352	0.0027	0.7900
Mean Diam	0.0000	0.2894	0.0742	0.0003	0.4561	0.0093	0.6070
RLCR	0.0000	0.0111	0.2012	0.0002	0.8488	0.1426	0.1416

7

8

9

1 **Figure 1.** Interaction between three competing species, and the indirect facilitative effect of A
2 on B, through the negative effect on C. Solid line: direct effect, dashed line: indirect effect.
3 Adapted from Levine (1999).

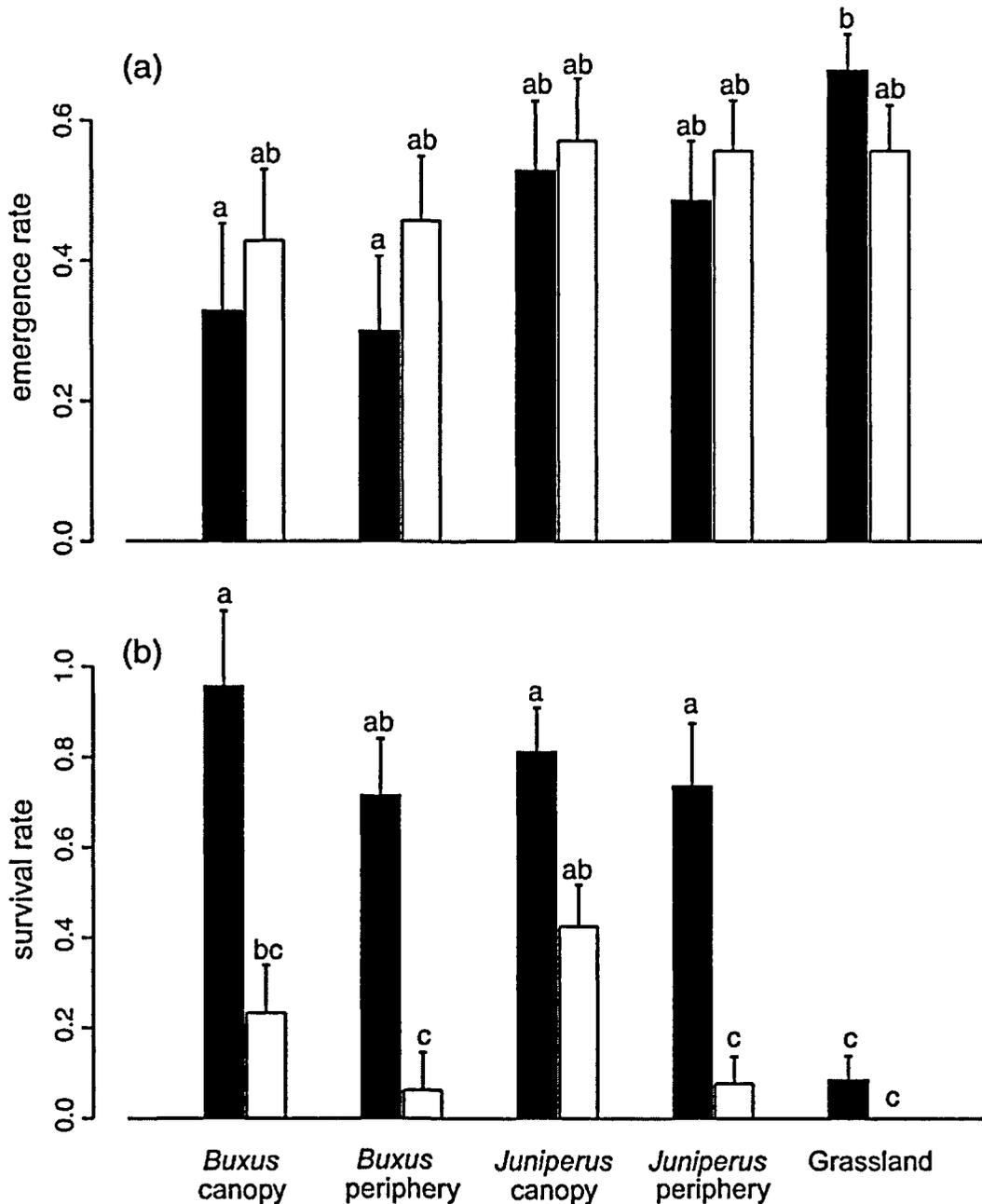


4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21

1
2
3
4
5
6
7

Experiment A

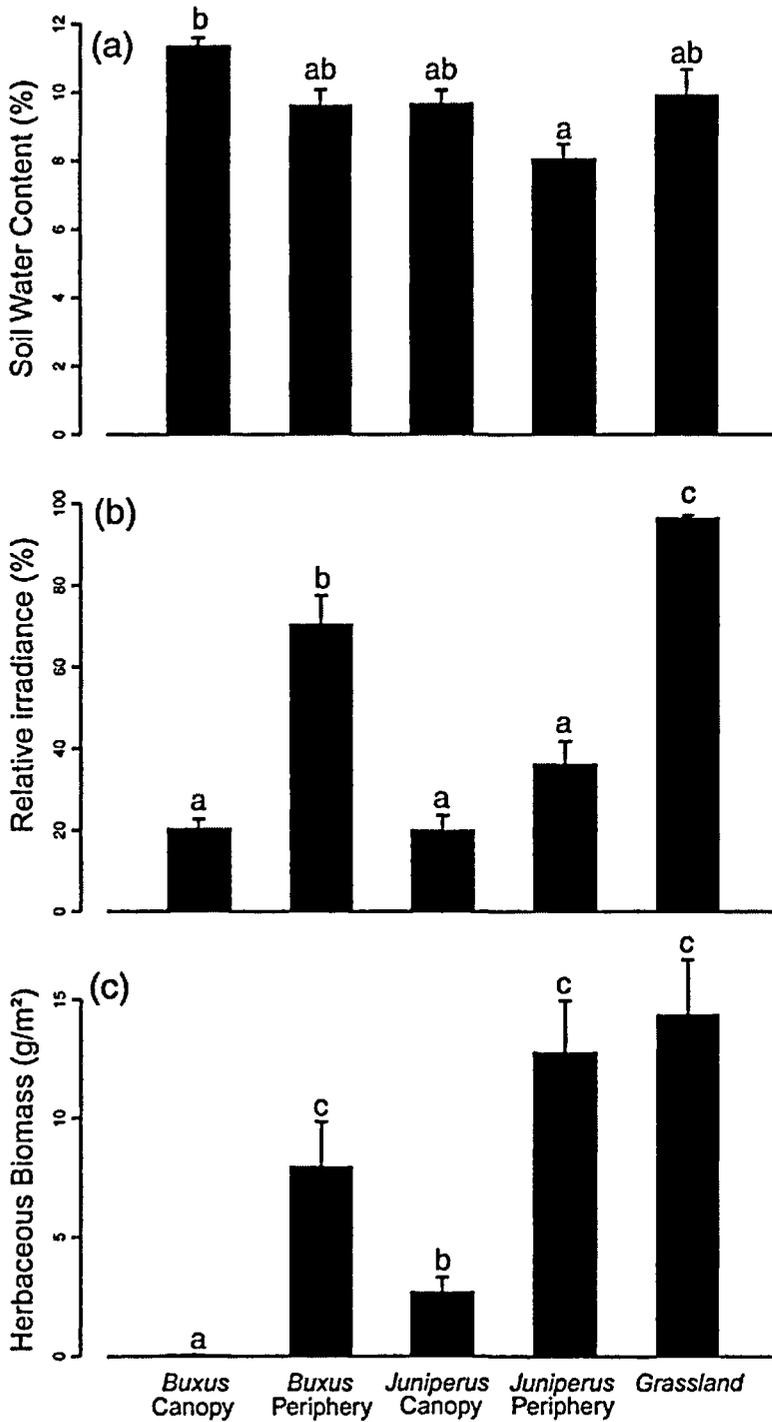
Figure 2: Mean emergence rate (a) and mean survival rate (b) of oak (black bar) and beech (white bar), in *Buxus*, *Juniperus* (under canopy and in periphery of canopy) and in grassland, in experiment A. Error bars are the standard errors on the mean for each rate. Different letters represent significantly different groups based on a Tukey multi-comparison.



8
9
10
11
12
13
14

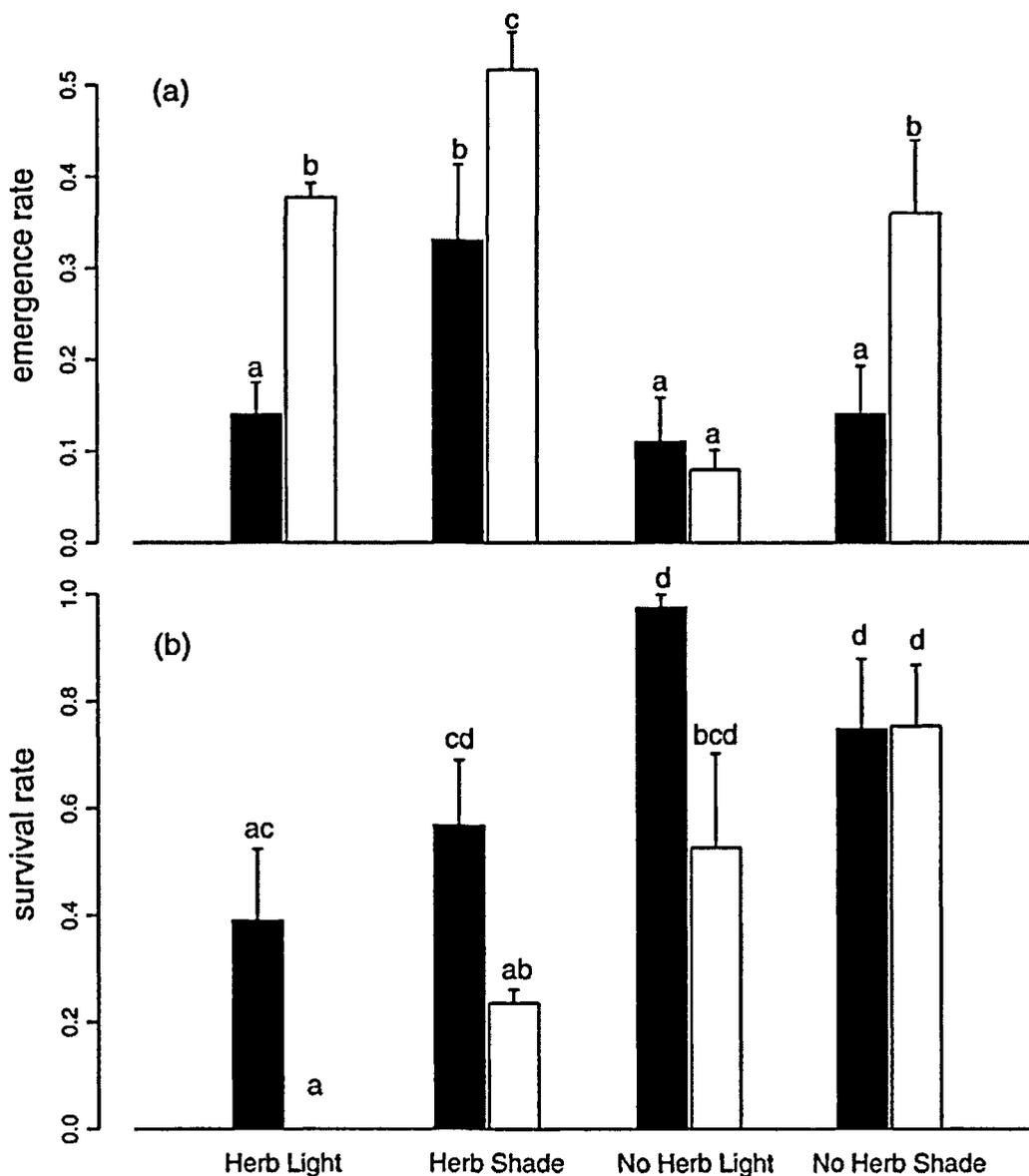
1
2
3
4
5
6
7

Figure 3: Mean soil water content (as percentage) (a), mean relative irradiance (b) and mean herbs biomass (c) in *Buxus*, *Juniperus* (under canopy and in periphery of canopy) and in grassland, in experiment A. Error bar are standard error on the mean for each rate. Different letters represent significantly different groups based on a Tukey multi-comparison.



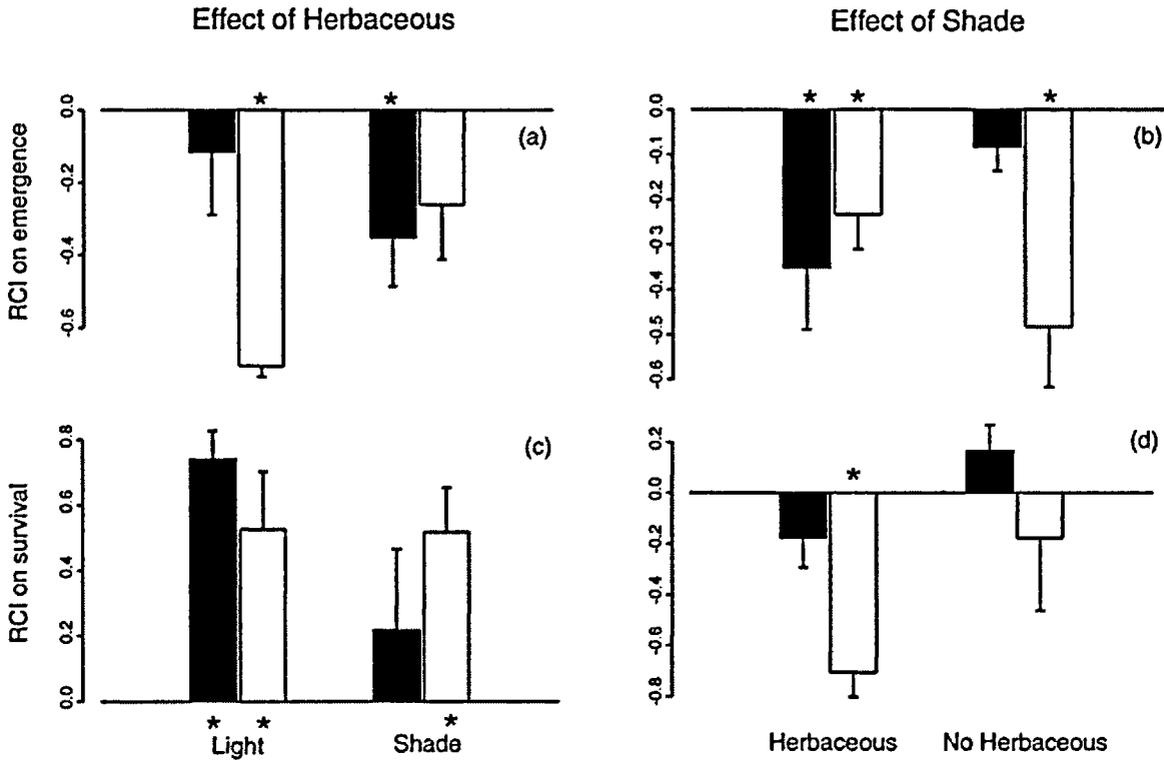
8
9
10

1 **Figure 4:** Mean emergence rate (a), and mean survival rate (b) of oak (black bar) and beech (white bar), in four treatments of experiment B (herb light, herb shade, no-herb light and no-herb shade). Error bars are the standard errors on the mean for each rate. Different letters represent significantly different groups based on a Tukey multi-comparison.



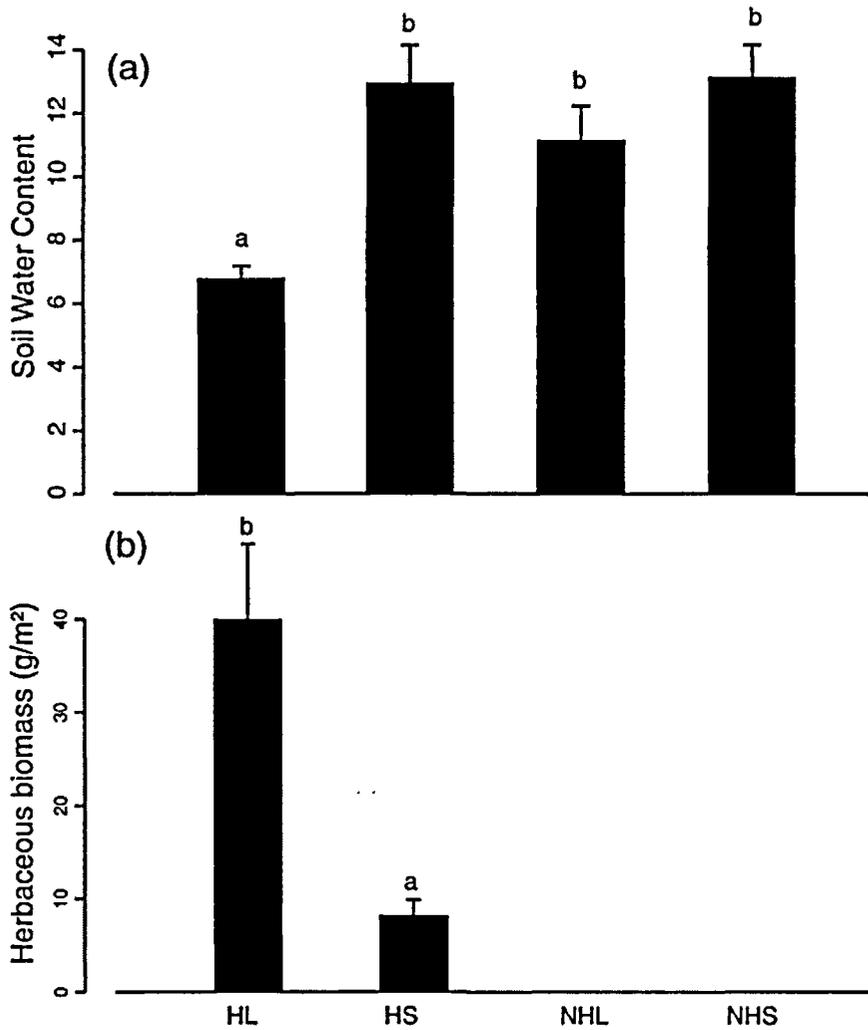
5
6
7
8

1 **Figure 5:** Relative competition intensity of herbs (RCI herb) for emergence (a), and survival
 2 (c), in light and in shade, and relative competition intensity of shade (RCI shad) for
 3 emergence (b), and survival (d), with herb or without herb for oak (black bar) and beech
 4 (white bar). Error bars are the standard errors on the mean for each rate. Stars indicate a
 5 significant difference with 0 based on a Wilcoxon rank sum test.
 6



7
8
9
10
11
12
13
14

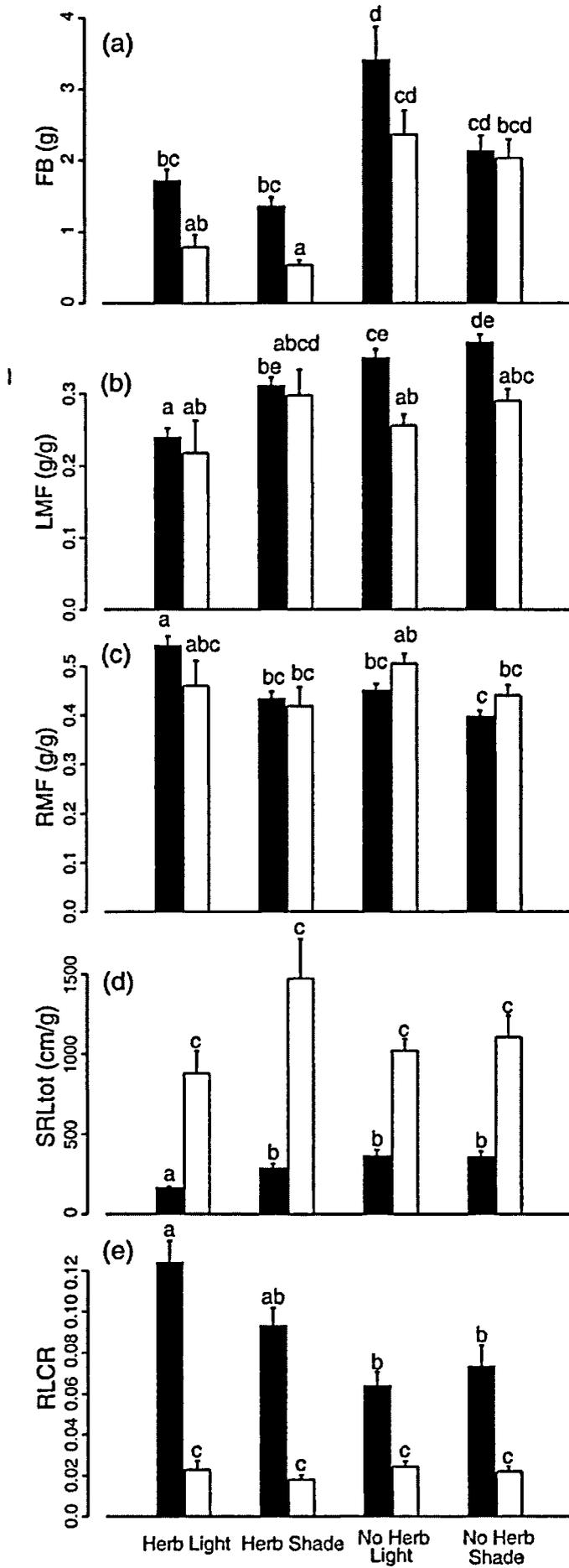
1 **Figure 6:** Mean soil water content (as percentage) (a), and mean herbs biomass (b), in the
 2 four treatments of experiment B (herb light, herb shade, no-herb light and no-herb shade).
 3 Error bars are the standard errors on the mean for each rate. Different letters represent
 4 significantly different groups based on a Tukey multi-comparison.
 5



6
 7
 8
 9
 10
 11

1
2
3
4
5
6
7
8
9

Figure 7: Means of final biomass (FB) (a), leaf mass fraction (LMF) (b), root mass fraction (RMF) (c), specific root length (SRL_{tot}) (d), and percentage of allocation in root length to roots with a diameter of greater than 2.5 mm (RLCR) (e) for oak (black bar) and beech (white bar), in the four treatments of experiment B (herb light, herb shade, no-herb light and no-herb shade). Error bars are the standard errors on the mean for each rate. Different letters represent significantly different groups based on a Tukey multi-comparison. No data for beech in the herbs light because no surviving seedlings.



Annexe 3.1

Dispersal and shrub facilitation in tree recruitment in sub-Mediterranean grasslands.

Kunstler, G., Chadœuf, J., Klein, E., Curt, T., Bouchaud, M., Lepart, J.

Version Préliminaire

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20

Dispersal and shrub facilitation in tree recruitment in sub-Mediterranean grasslands

Georges Kunstler^{a,b}, Joël Chadœuf^c, Etienne Klein^c, Thomas Curt^a,
Monique Bouchaud^a, Jacques Lepart^b

^a Cemagref – U.R. DFCF, Ecologie Appliquée des Milieux Boisés, 24, av. des Landais, BP
50085, 63172 Aubière Cedex, France.

^b Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS UMR 5175, 1919 route de Mende, 34293
Montpellier Cedex 5, France.

^c INRA, Unité de Biométrie, Domaine St-Paul, site Agroparc, 84 914 Avignon Cedex 9, France.

Correspondence: Georges Kunstler (Tel: +33-4-67-61-33-05 Fax: +33-4-67-41-21-38 E-mail:
kunstler@cefe.cnrs-mop.fr)

Running headline:

1

2 **Abstract**

3

4

5 **Key words:** dispersal, facilitation, *Fagus sylvatica*, *Quercus pubescens*, recruitment,

6 safe site

7

1 Introduction

2 In the past 150 years, an increase of woody plant abundance in grasslands and
3 savannas has been reported worldwide (Van Auken, 2000). This invasion of shrubs and trees
4 in open areas is considered as an important threat to biodiversity (Lambin et al., 2001). If
5 trees invasion in grassland and open areas is at large scale driven by land use change such as
6 change in grazing practices (Richardson & Bond, 1991), invasion rate is highly variable
7 through landscape and from a species to an other. This variability, which remains poorly
8 understood, results of the interplay of the factors controlling the abundance of seeds and those
9 controlling establishment success. The abundance of seeds is function of the interplay
10 between the specific dispersal pattern and sexually mature trees density, production and
11 location within the site. Studies (Clark et al., 2003; Higgins & Richardson, 1999) have
12 generally emphasized the importance of dispersal, because of the rarity of trees seeders in the
13 first colonization stage. Variation in the establishment success of trees could result from
14 variation in the proportion of microhabitats in which seed and seedling survival is high (*i.e.*
15 safe-site, defined here in a broader sense than Harper (1977) original definition which was
16 limited to seed survival and germination) or from variation in perturbation intensity or
17 frequency (mainly grazing regime in grassland).

18 Study of tree invasion has been largely centred on pioneer species (Debain, 2003;
19 Richardson & Bond, 1991) refs) and has emphasized the importance of dispersal, because
20 these species are relatively tolerant to the competition of the vegetation present in grassland.
21 If pioneer species account for the largest part of woody species colonization in grassland, mid
22 and late successional species participated also but to a lesser degree to tree colonization
23 (Rousset & Lepar, 1999). These species are usually considered as more sensitive to grassland
24 vegetation competition and to grazing perturbation. Thus the rate of invasion of these species
25 are likely to be extremely sensible to establishment conditions. These species are usually

1 animal dispersed, thus rare events of long distance dispersal could occur as a result of animal
2 behaviour.

3 In mountains of the periphery of the Mediterranean basin, landscapes have been
4 deeply disturbed by human activity since the Neolithic (Delcourt & Delcourt, 1991; Vernet,
5 1990). Woodland dynamics were strongly limited by the intensive exploitation of wood for
6 fuel until the abandonment of farmland and drastic changes in agropastoral practices from the
7 middle of the 19th century to the end of the 20th century (Lepart & Debussche, 1992; Marty et
8 al., 2003). These changes in disturbance regime entailed considerable invasion of grassland
9 by shrubs and trees (Barbero et al., 1990; Dérioz, 1994; Marty et al., 2003; Quézel & Medail,
10 2003). Pioneer and stress-tolerant species such as *Pinus* accounted for the largest part of
11 natural forest colonization (Debain, 2003; Retana et al., 2002), but mid- and late-successional
12 species such as *Quercus humilis* (Downy oak) (Rousset & Lepart, 2000) and *Fagus sylvatica*
13 (European beech) (Kunstler, in press) participated to a lesser degree to forest expansion. Both
14 *Quercus pubescens* and *Fagus sylvatica* are synzoochorous animal-dispersed species.
15 Effective dispersal by rodents such as *Apodemus sylvaticus* is known to lead to short-distance
16 dispersal (Nilsson, 1985; Rousset & Lepart, 1999), whereas dispersal by jays (*Garrulus*
17 *glandarius*) has been shown to possibly give rise to long distance dispersal events (Bossema,
18 1979; Johnson & Thompson, 1989). The dispersal patterns by these species could be complex
19 and result in directional dispersion towards a particular habitat type (Gomez, 2003; Kunstler,
20 in press), which could be determinant for the colonization dynamics. For both species, the
21 success of establishment in grassland with scattered shrubs is relatively low in comparison
22 with *Pinus*. Previous studies (Rousset & Lepart, 1999, 2000; Kunstler, submitted) have shown
23 that downy oak establishes at a higher rate than beech in grasslands with scattered shrubs.
24 Both species regenerates quasi obligatory under unpalatable shrubs (*Buxus sempervirens* L.
25 and *Juniperus communis* L.), which provides efficient protection against herbivores (Rousset

1 & Lepart, 2000; Dolezal et al., 2004). Shrubs are safe sites for the regeneration of both tree
2 species; *Buxus* and *Juniperus* differ in their herbivory's defences and in the light transmitted
3 under their canopy. For the highly shade-tolerant beech, regeneration is much lower in
4 calcareous grasslands owing to a lower tolerance to herbaceous competition (Kunstler,
5 submitted). The survival outside shrubs in grassland is null for beech and quasi null for oak
6 when grazing is present. Thus the colonization process of these two species in open areas is
7 likely to be constrained by safe site limitation, in interplay with dispersal limitation resulting
8 from animal dispersion (Clark & Ji, 1995). Furthermore, recruitment limitation is
9 hypothesized to vary over time given that seed sources or shrub density (i.e., safe sites) are
10 likely to change as a result of their own dynamics.

11 Studies analysing the interplay of dispersal processes and safe site density and
12 localisation are rare (see HilleRisLambers & Clark, 2003), principally because of
13 methodological difficulties. Inverse modelling represents a powerful methodology for
14 estimating dispersal in the case of overlapping seed shadows (Ribbens et al., 1994; Clark et
15 al., 1998; Clark et al., 1999). This approach uses the spatial distribution of seed or seedling
16 and adult trees to estimate the seed dispersal kernel. The seed distribution on the area is
17 considered as the summed contribution from each tree. The probability of a tree to be the
18 source of a given seed is a function of its fecundity, its distance to the seed and the dispersal
19 kernel. Studies based on seed distribution are irrelevant for animal-dispersed tree species
20 given that seeds dispersed by animals could not be trapped in seed traps. We have thus
21 decided to use the seedlings distribution, to analyse the dispersion by animals. This implies
22 that seeds-seedlings survival will be include in the analysis.

23 In this study, we analysed jointly the spatial distribution of oak and beech seedlings up
24 to 20-years of age in relation to that of sexually mature trees of both species, and shrubs. We
25 described the change of shrubs density and the density and fecundity of sexually matures trees

1 using three aerial photographs sets over the 20-years period. Using inverse modelling
2 approaches, we tested the following hypotheses on three representative sites: (i) oak has better
3 ability than beech to disperse and to recruit in grasslands, (ii) variation in the interplay of
4 dispersal and safe site limitation for recruitment limitation between species and in time in the
5 three sites. (iii) *Juniperus* and *Buxus* shrubs differ in intensity of facilitative effect for the
6 establishment of tree seedlings.

7

1 **Materials and Methods**

2 *Study area, sampling and field data*

3 The study area is situated on the Causse du Larzac, a 1000-km² limestone plateau in
4 the north of the Mediterranean basin, France. The altitude of the plateau varies from 750 to
5 900 m a.s.l., and the mean annual rainfall at the study site varies from 1000 to 1400 mm. The
6 highest rainfall occurs in autumn (300 to 500 mm from September to November) and winter
7 (300 to 500 mm from December to February), whereas the summer is very dry (<200 mm
8 from June to August) (Marsteau & Agrech, 1995). The mean annual temperature ranges from
9 8 to 10°C. The number of days with frost varies from 60 to 80 days per year and the growing
10 season is approximately 150 days (Marsteau & Agrech, 1995). Downy oak (*Quercus*
11 *pubescens*) and European beech (*Fagus sylvatica*) are both long-lived and large deciduous
12 trees with maximum heights of 20 m and 35 m, respectively in the study area (Tessier du Cros
13 & Le Tacon, 1981). Plant nomenclature is according to (Tutin et al., 1964-1993).

14 Data were collected in summer 2003 at three sites, located in grasslands encroached by
15 adult beech and oak trees. The three contiguous sites were representative of the Causse
16 grasslands and had similar site characteristics. Site dimension ranged from 1,56 to 2,88 ha
17 (Table 1). The herbaceous vegetation is dominated by *Bromus erectus* and numerous shrubs
18 are scattered in the grasslands. Two species of shrubs are present: *Buxus sempervirens* L. and
19 *Juniperus communis* L. In each site a central plot was delimited (Table 1) to map the
20 sexually-mature trees (*Quercus*, *Fagus*) and shrubs (*Buxus*, *Juniperus*). To avoid edge effects,
21 sexually-mature trees were mapped in a buffer zone of 50 meters around the central plot. The
22 mapping of trees and shrubs were based on aerial photographs of 2002 (for more precision
23 about the photographs see next section). Canopy of each seeder trees and shrubs were
24 digitalised and numbered on the photographs using ARCVIEW 3.2 GIS, and the species of
25 trees and shrubs was recorded on the field. For each tree we checked the sexual maturity in

1 the field by noting the presence of seeds or scars of seeds. Trees not sexually matures were
2 excluded of the map.

3 We recorded the number of seedlings present under the canopy of each shrub. For
4 each seedling, we measured the basal diameter, angle of the base of the seedling to horizontal,
5 height, length of the main stem, and horizontal distance of the based of the seedling to the
6 edge of the canopy and to the centre of the shrub. The age of seedlings was measured as the
7 number of annual shoot growth units. This was achieved through *a posteriori* recognition of
8 bud scars which persist several years, resulting from the rhythmic activity of the primary
9 meristems (Nicolini, 2000; Nicolini et al., 2000). Seedlings likely to result from resprouting
10 or with an age exceeding 20 years were excluded. We measured the 3 years height growth on
11 a random sub-sample of the seedlings.

12 *Aerials photographs and canopy area*

13 In order to map shrubs and sexually mature trees and to measure the area of their canopy we
14 used aerial photographs (provided by the National Forest Inventory). Given that we include
15 seedling up to 20 years old in our studies, it is likely that the area of shrubs and trees have
16 changed between their present sizes and their sizes at period of seedlings establishment. To
17 take into account this variability we have used aerial photographs at three different dates,
18 2002 corresponds to the present vegetation, 1992 corresponds to the middle of the 20-years
19 period and 1981 to the beginning. The photographs were scanned at high resolution, a pixel
20 correspond tso a square of 50 cm on the floor in the field. The 2002 aerial photograph was
21 orthorectified using the ENVI 3. software, with a digital terrain model resampled at size of 50
22 cm (from an original DTM at 20 m). Given that plots are small and flat, we georeferenced the
23 photographs of the two other dates using small shrubs as reference points with a second
24 degree polynomial transformation, without orthorectification. Canopy of shrubs and trees
25 were digitalised on each photographs[TC1]. Each tree or shrub was assigned the same number

1 at each time period. The area of each canopy was estimated using ARCVIEW 3.2. The spatial
2 localisation of shrubs and trees was calculated as the barycentre of the canopy polygon with
3 ARCVIEW 3.2. For each tree and shrub canopy area was measured in 2002, in 1992, and in
4 1981. Based on these three measurements we estimated a linear model of growth of canopy
5 area for each individual with a linear model (using procedure lm in S-Plus). For each
6 individual a slope and an intercept are estimated.

7 [1]
$$Canopy\ Area_i = \mu_i \times time + \varpi_i + \varepsilon_i$$

8 where time is in years with zero corresponding to 1981, canopy area of individual i (either
9 shrub or tree), μ_i and ϖ_i are estimated parameters for each individual and ε_i is the error term
10 (assumed to be normally distributed centred on zero with constant variance). Using this
11 equation we have predicted the canopy area of either trees or shrubs for the mean time of each
12 5-year intervals used in the recruitments models. When the predicted area of a shrub was less
13 than zero, this shrub was considered as not established and was excluded of the data set. We
14 decided that the minimal size for a tree to be considered sexually mature is the minimal size
15 of the tree digitalised on the 2002 photographs over the three sites (*i.e.* 8 m²).

16

17 ***Recruitments models***

18 The age of seedlings ranges from 1 to 20 years. To take into account the variability of
19 the fecundity in time and the effect of mortality on seedlings, we have decided to divide the
20 seedlings data in four 5-years age classes. We used the index t to either refer to age class or to
21 the time step corresponding to the establishment of seedlings of this age class.

22 For each 5-years age class t , we assume that each seedling is randomly distributed in
23 shrubs around its parent tree independently from other seedlings. The probability for a
24 seedling of the age class t produced by a tree i to reach a shrub s is given by the dispersal
25 kernel k and the area A_{st} of the shrub s at the time step t by the following relationship:

1 [2]
$$k(\|d_{si}\|) \times A_{st} \times \alpha_f$$

2 with d_{is} is the distance between tree i and shrub s , and α_f a parameter for the effect of species
 3 of shrubs. To compare the quality as safe site of the two shrubs species α_f is fixed to 1 for
 4 *Juniperus* (thus $\alpha_j=1$) and for *Buxus* α_b is estimated in the interval 0 to + Inf.

5 Any tree has a mean number of produced seedlings γ (sum up fecundity of the tree and
 6 early survival of seeds and seedlings). We assume that number of seedlings of the age class t
 7 produced by a tree i is related to its canopy area C_{it} at time step t . We assume that all parent
 8 trees distribute their seedlings independently from each other. The number of seedlings of the
 9 age class t in shrubs s has therefore a Poisson distribution whose average μ_{st} is:

10 [3]
$$\mu_{st} = \left(\sum_{i=1}^I \gamma(C_{it}) \times k(\|d_{si}\|) \right) \times A_{st} \times \alpha_f$$

11 where I is the number of parent trees, and with $\gamma(C_{it})$ the fecundity function of crown area
 12 (remind include the mortality).

13 According to the Poisson distribution, the likelihood of model with parameters θ , for
 14 data of the four age classes is given by:

15 [4]
$$L(\mu, \theta) = \prod_{t=1}^4 \prod_{s=1}^S e^{-\mu_{st}} \frac{\mu_{st}^{N_{st}}}{N_{st}!}$$

16 We have tested two different definition of the fecundity function. γ is either a linear
 17 function of the crown area (eq. 5) or a power function of the crown area (eq. 6) (as proposed
 18 by (Ribbens et al., 1994)).

19 [5]
$$\gamma(C_i) = \gamma \times C_i$$

1 [6] $\gamma(C_i) = \gamma \times (C_i)^\beta$

2 γ and β tended to be correlated to each other, thus to avoid estimation problems we tested for
 3 β all integers between 1 and 4. We found that β values of 1 tend to produce models with the
 4 highest likelihood. We set β to 1 (corresponding to equation 4) for all the analysis.

5 We have tested two different dispersal kernels of the exponential family, the exponential
 6 kernel and the Gaussian kernel:

7 [7] $k(d_{si}) = \frac{c}{2\pi d_0} e^{-\left(\frac{d_{si}}{d_0}\right)^c}$ where, d_0 is a fitted parameter

8 corresponding to the root mean square dispersal distance, $c=1$ for exponential kernel and $c=2$
 9 for Gaussian kernel. More complex and flexible kernel has been proposed in the literature
 10 (Clark et al., 1999), however the aim of this study is not to estimate the best dispersal model,
 11 but to compare the importance of dispersal limitation and safe site limitation in limiting
 12 recruitment for the two species. We found that c values of 2 tend to produce models with the
 13 highest likelihood. We set c to 2 for all the analysis.

14 The different concurrent models were compared using AIC (eq. 8) criteria (Burnham
 15 & Anderson, 2002).

16 [8] $AICc = -2 * \log(\text{maximized likelihood}) + 2 * K$

17 Where K is the number of parameters. 95% confidence interval were obtained from
 18 500 bootstrapped maximum likelihood estimates (Hilborn & Mangel, 1997).

19 ***Source, dispersal and safe-site limitation***

20 Seedling recruitment limitation in any location could either occur as a result of lack of
 21 mature trees, because of poor dispersal to the location, or because of lack of safe site in the
 22 location. Here we have considered recruitment limitation at the local scale (1-m²) as the

1 probability that no seedling establishes in 1-m² patch as (Clark et al., 1998). To estimate each
 2 of these three different types of limitation, we constructed three indexes. The first index
 3 analyses the limitation by source limitation. Assuming global dispersal in the study area
 4 completely cover with the best safe site the probability that in any 1-m² patch at least one
 5 seedling establishes is given by :

$$6 \quad R_{source} = 1 - e^{-\bar{\mu}}$$

7 where

$$8 \quad \bar{\mu} = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \hat{\mu}_j$$

9 is the average seedlings density, with $\hat{\mu}_j$ is the expected seedling number in patch j
 10 according to estimated parameters and equation 3 with 100% cover of the best safe site in the
 11 patch, and m is the number of 1-m² patch in the study area.

$$12 \quad \text{Source limitation} = 1 - R_{source}$$

13 The second index analyse dispersal limitation. Assuming estimated dispersal kernel
 14 and seed source location and fecundity in the study area completely cover with the best safe
 15 site the probability that in any 1-m² patch at least one seedling establish is given by :

$$16 \quad R_{dispersal} = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m 1 - e^{-\hat{\mu}_j}$$

17 Thus we defined dispersal limitation as:

$$18 \quad \text{Dispersal limitation} = 1 - \frac{R_{dispersal}}{R_{source}}$$

1 The third index analyses safe site limitation. Assuming estimated dispersal kernel and
 2 seed source location and fecundity in the study area with observed spatial density and spatial
 3 distribution of safe site the probability that in any 1-m² patch at least one seedling establish is
 4 given by :

$$5 \quad R_{safe\ site} = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m 1 - e^{-\hat{\mu}'_j}$$

6 where $\hat{\mu}'_j$ is the expected seedling number in patch j according to estimated
 7 parameters and equation 3 with observed cover of safe site in the patch.

8 Thus we defined safe site limitation as:

$$9 \quad \text{Safe site limitation} = 1 - \frac{R_{safe\ site}}{R_{dispersal}}$$

10 The three recruitment limitation index (source, dispersal or safe site limitation) range
 11 between 0 and 1. A value closed to 1 indicated a high limitation of the recruitment by the
 12 process and a value closed to 0 indicated a low limitation.

13 In order to analyse the part of the recruitment limitation that is explained by the model
 14 we compute a relative probability that in any 1-m² patch at least one seedling is observed
 15 established using the number of seedling established in each shrub, by :

$$16 \quad R_{observed} = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m 1 - e^{-\mu_j}$$

17 where μ_j is the observed seedling number in patch j measured as the mean density of
 18 seedling in a 1-m² patch according to the density of seedlings in each shrub.

1 Results

2 *Density of seed sources and safe sites*

3 In the central plot, open grassland represented most of the area (between 80 and 95 %,
4 Table I) and shrubs canopy cover was very low (between 1 and 2.4% for *Buxus*, and between
5 1 and 4% for *Juniperus*). *Buxus* is more represented than *Juniperus* in site 1 (Table I). The
6 analysis of aerial photographs clearly shows that *Juniperus* is the vegetation cover that
7 increased the more rapidly over time, while *Buxus* has a much lower dynamic of expansion
8 (Table I). The increase of canopy area of sexually mature trees is slower than for shrubs,
9 but in most sites oak has a greater increase than beech (Table I). Figure 1 shows the
10 spatial distribution of *Buxus* and *Juniperus* shrubs and of oak and beech sexually mature trees
11 in the three sites. Shrubs are mostly scattered, but some are aligned. The mean area of *Buxus*
12 and *Juniperus* shrubs in the three sites varied between 6-m and 10-m in the three sites. Tree
13 seeders are grouped into clumps or linearly distributed.

14 The estimation of shrubs and tree canopy area with a linear model of canopy area in
15 function of time give to standard by unit of m² are represented in Table II. According to table
16 II the error on the estimation of the area is more important for shrubs than for tree. The
17 density of seedlings in a shrub showed that seedlings of both species were more frequent
18 under *Juniperus* than under *Buxus* shrubs (Table III). The density of oak seedlings are higher
19 than beech seedlings density in sites 2 and 3 (Table III).

20 *Fecundity and dispersal parameters estimates*

21 We estimated a species-specific recruitment model with different fecundity parameters
22 for each site and age class, in addition in each sites a specific shrub (*Buxus*) effect parameters
23 was fitted. Dispersal parameters were remained identical for all sites, age classes. The
24 estimated fecundity parameters (representing production of seedlings thus including
25 mortality) showed that oak had a higher production of seedlings by canopy area of seeder tree

1 than beech (Table IV). There is little overlapping of the bootstrapped confidence interval of
2 these parameters between beech and oak. The fecundity parameters varied among sites (Table
3 IV) with overlapping bootstrapped confidence intervals. The model indicated that fecundity
4 tended to increase with time, with a maximum fecundity in the 5-10-years age class (Table
5 IV). There is a large overlapping of bootstrapped confidence interval from one age class to an
6 other (Table IV).

7 The dispersal parameters inferred a longer dispersal for oak than for beech (Table IV).
8 This important dispersion combined with a important fecundity predicted an important
9 probability of dispersion up to 60 m of mature tree for oak (Figure 2). For beech as the
10 fecundity and dispersal parameters are smaller than for oak, the dispersion is more limited to
11 short distance (Figure 2). According to bootstrapped confidence interval of the curve the
12 estimate of both species overlap excepted at a distance of 80 m in *Juniperus*. Bootstrapped
13 confidence interval the dispersal parameters of beech and oak did overlap, but the upper limit
14 of the confidence interval of oak is clearly higher than for beech (Table IV).

15 The specific shrub parameter effect shows that *Buxus* is two-fold less suitable for
16 seedlings establishment than *Juniperus* for both species in most sites (α_B is smaller than 1,
17 remind that the parameter is fixed to 1 for *Juniperus* Table IV). For oak, the upper limit of the
18 confidence interval of the parameter α_B is very high (Table IV). However, there is an
19 exception in site 1 for beech, where the establishment is better in *Buxus* than in *Juniperus*
20 (remind the parameter is fixed to 1 for *Juniperus*). In site 3 the confidence interval of α_B for
21 beech includes 1, so there is no clear differences of establishment between *Buxus* and
22 *Juniperus*.

23 The plot of predicted number of seedlings against observed number in each shrub
24 shows that a great part of the variability of establishment is not explained by the model

1 (Figure 3). The relationship between prediction and observation has low value of R^2 (for oak
2 $R^2 = 0.2405$; and for beech $R^2 = 0.2067$).

3

4 ***Recruitment limitation***

5 According to the index of recruitment limitation, seed source limitation was very
6 strong and increasing with age classes (Figure 4). Conversely, dispersal limitation on
7 recruitment was very low for both species, and tended to decrease with increasing age classes
8 (Figure 4). Safe site limitation was very strong and increased with age for both species
9 (Figure 4). The average probability that at least one seedling establishes in any 1-m²-patch of
10 the central plot ($R_{safe\ site}$) correlated very well with the observed seedlings number ($R_{observed}$)
11 for each site and each age class (Figure 5).

12 **Discussion**

13 In this study we have analysed the interaction between recruitment limitation by seed
14 availability and recruitment limitation by safe site availability with the change of mature tree
15 density and safe site density over 20 years, with aerial photographs. This provided insight on
16 the factors limiting tree species invasion in grasslands in the long term.

17 ***Estimation of fecundity and dispersal parameters***

18 Estimation of seedlings production by unit of area of sexually mature tree canopy
19 showed that oak produced more viable seedlings than beech within the study area. The
20 parameter estimate sum up seed production and seeds-seedlings survival, thus interspecific
21 variability of fecundity parameters could either result of differences in seed production or in
22 seed-seedling survival. A previous study about seedling germination and survival in
23 grasslands and shrubs has shown that oak has a clear advantage over beech during the first
24 years (Kunstler, submitted). Few data are available to quantify seed production for these two
25 species. A long term study of seed production has stated that oak produced seed more

1 frequently than beech (important seed crops occur at 2 to 5 years interval for oak and at 2 to 8
2 years interval for beech) (Kantorowicz, 2000). This could explain the higher oak seedling
3 production for 5 years age classes in our data. Estimation of fecundity parameters by inverse
4 modelling methods in North American forests had showed that oaks had a middle seed
5 production in comparison to the coexisting species (Clark et al., 1998; Clark et al., 1999).
6 According to Ribbens (1994) *Fagus grandifolia* has a higher production of seedlings than
7 *Quercus alba* and *Quercus rubra*. In our study area, the more frequent seed production joint
8 with higher survival of seeds and seedlings for oak comparatively to beech could explain the
9 differences in fecundity parameters.

10 The fecundity parameter decreased from site 1 to site 3. Such between-site variability
11 of fecundity parameters has been reported in previous studies (Clark et al., 1998). A higher
12 contribution of trees not included in the study plot or in the buffer area to the production of
13 seedlings dispersed in the central area, could explained the higher fecundity parameter
14 estimates in sites 1 and 2. Change in the site condition such as soil quality could also explain
15 variation of mature tree seed production and variation of seedlings survival, however the soil
16 are very similar between the three sites, thus this factor is not very important here.
17 Differences in grazing intensity by sheep flock by changing seedling's survival (also in
18 shrubs) could be very important to explain differences in the fecundity parameters between
19 sites. In particular grazing intensity is likely to have been lower in site 1 than in sites 2 and 3
20 in the last 20 years. Fecundity parameters estimations were also highly variable between age
21 classes. This variability is clearly related to the inclusion of the cumulative mortality in the
22 fecundity parameters, explaining a lower estimate for age classes of older seedlings. But the
23 parameters is for both species and for three sites maximum in the age class 5-10 years. The
24 very high variability of seed production in time of both species could explain also the
25 variation in the fecundity parameters even for 5-years age class.

1 Oak has an advantage over beech for potential seed availability, as oak has a longer
2 mean square dispersal distance than beech. Our estimates of the mean dispersal distance of
3 oak and beech are higher than that for northern American species (Clark et al., 1998;
4 HilleRisLambers & Clark, 2003; Ribbens et al., 1994). According to the estimation of
5 Ribbens (Ribbens et al., 1994) beech has a slightly longer mean dispersal distance than Red
6 and White oak. Sagnard (2001) in study of dispersion of European beech based on seed trap
7 found a clearly lower mean distance of dispersal (i.e. half of the seed are dispersed at less than
8 4m of parent tree). The high estimates for both species strongly suggest that animal dispersion
9 is involved in the dispersal process because barochory alone could not explain such
10 dispersion. Variability of the mean dispersal distance between species and between studies
11 has to be analysed taking into account which animals participate to the dispersion. For beech
12 and for oak main, the dispersal agent are mainly rodents (such *Apodemus sylvaticus*) (Nielsen,
13 1977; Nilsson, 1985; Jensen, 1985; Jensen & Nielsen, 1986) and jay (*Garrulus glandarius*)
14 (Bossema, 1979; Gomez, 2003). However the relative importance of these two agents is not
15 clear within our study area. Jays may disperse seeds over long distance (for European jay
16 (Gomez, 2003; Kunstler in press) and for Blue jay (Johnson & Adkisson, 1985; Johnson et al.,
17 1997; Johnson & Thompson, 1989)). Jay caches seeds principally in forested area or in forest
18 gaps (Bossema, 1979), towards forest patches, and in shrubby grasslands of Mediterranean
19 landscapes (Gomez, 2003). Jay has a clear preference for oak seeds in comparisons with
20 beechnuts (Nilsson, 1985). This could give rise to more often long distance dispersal event for
21 oak than for beech. Rodents are very abundant in grassland with shrubs (Butet, 1986; Orsini,
22 1979), but they disperse seeds over smaller distance than jay (in forest up to 30 meters (Iida,
23 1996; Jensen, 1985; Jensen & Nielsen, 1986; Nilsson, 1985)). Rodents are thus likely to be
24 less important for dispersal than jay. As far as we know rodents preference between oak and

1 beech seeds is not described in the literature. The dispersal kernel of oak and beech are the
2 sum of the dispersion by these two agents.

3 *Safe site effect and shrubs dynamics*

4 Shrubs are the only microsites where regeneration takes place in the study area owing to
5 an efficient protective effect of unpalatable shrubs against sheep grazing. Seedling
6 recruitment is almost nil in open grasslands as oak and almost beech suffer intense
7 competition from the herbaceous vegetation. Estimates from the model are in agreement with
8 mean number of seedlings per m² area observed in the two shrub species.

9 *Juniperus* is the most suitable microhabitat for both species in most sites, possibly as
10 its canopy offers a higher light availability than *Buxus* (Rousset & Lepart, 2000)(Kunstler,
11 submitted). The higher light availability under *Juniperus* entails a higher height growth for
12 oak seedlings (Rousset & Lepart, 2000) and could favour a higher survival. A previous study
13 (Kunstler, submitted) of first year seedling survival of oak and beech has shown no
14 differences of survival between these two species of shrubs, however the differences could
15 appear at a later stage. The higher oak seedling survival under the thorny *Juniperus* could also
16 result from a more efficient protective effect against sheep grazing, while the non-thorny
17 unpalatable *Buxus* would be less efficient. In site 1, establishment of beech is equivalent in
18 *Buxus* and in *Juniperus* shrubs. *Buxus* shrubs are older and more frequent in site 1 than in the
19 other sites. In site 1 grazing is likely to have been low, since a long time, and this could have
20 allowed the spread of *Buxus* since a long time, explaining the occurrence of old shrubs.
21 Senescent *Buxus* shrubs had a more open canopy than young ones, allowing a higher light
22 transmission under the canopy. This could enhance seedlings survival.

23 The two shrub species exhibited clear differences in their population dynamics. The
24 increase of *Juniperus* canopy area was faster than that of *Buxus*. The bird-dispersed and
25 pioneer *Juniperus* is likely to have a higher colonization dynamics into extensively-grazed

1 habitats, whereas the ant-dispersed *Buxus* is usually restricted to rock outcrops, stone piles
2 and areas with low human disturbance (e.g. shrub clearing) (Rousset et al., 2004). The low
3 rate of establishment of oak and beech seedlings under *Buxus* canopy (in site 2 and 3) could
4 be related to the poor quality of site where this species is restricted.

5 Given its rapid expansion over the Causse and the high recruitment rates under its
6 canopy, *Juniperus* is clearly a key factor controlling the invasion dynamics of tree species in
7 grassland in the Mediterranean area.

8 ***Recruitment limitation***

9 According to the recruitment limitation index, the two processes that control the
10 regeneration of oak and beech in grasslands are the quantity of seedlings produced by
11 sexually-mature trees present in the site, and the presence of shrub safe sites, especially
12 *Juniperus*. The sexually mature trees are relatively rare in the three sites and the number of
13 seeds produced by an individual is small in comparison with wind-dispersed *taxa*. This
14 suggests a strong recruitment limitation by seed production. Seed survival is very low because
15 of high rate of predation (Kunstler, submitted) and parasitism of these highly nutritive seeds
16 (Frost & Rydin, 1997). Seeds of both species are highly parasited by fungus (personal
17 observation one seed collected and with or without fungicide treatment). In addition the
18 germination and the survival rate are extremely low in these habitats according to previous
19 study (Kunstler, submitted). The proportion of the total area covered by *Juniperus* shrubs is
20 very small, and thus constitute a main limitation to the possibility of recruitment. Thus the
21 dynamics of these shrubs could explained a great part of the variation in the invasion rate of
22 tree from site to site. The localisation of these shrubs relatively to mature trees is determinant
23 but has not been explicitly analysed in this study.

24 The dynamics of tree invasion in grassland is highly variable and results of the
25 interplay of seed production and safe site availability. Oak has a clear advantage over beech

1 for the establishment in these habitats because of higher survival (Kunstler, submitted). A
2 longer mean dispersal distance and a higher and more frequent seed production explained also
3 the higher rate of invasion of oak comparatively to beech. This dynamics of tree in open area
4 with scattered trees and shrubs could have been extremely important before human impact on
5 vegetation by tree cutting and sheep grazing (Olf et al., 1999). Vera (2000) proposed that
6 before human activity under a high pressure of large wild herbivore such open habitats were
7 frequent. The regeneration strategy of tree species could thus has been largely shaped by the
8 constraint of this habitat, in particularly oak regeneration strategy could be closely linked with
9 shrubs.

10

11 **References**

- 12 Barbero, M., Bonin, G., Loisel, R., & Quezel, P. (1990) Changes and disturbances of forest
13 ecosystems caused by human activities in the western part of the mediterranean basin.
14 *Vegetatio*, 87, 151-173.
- 15 Bossema, I. (1979) Jays and Oaks: an eco-ethological study of a symbiosis. *Behaviour*, 70, 1-
16 117.
- 17 Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) Model selection and multimodel inference: A
18 practical information-theoretic approach Springer-Verlag, New-York.
- 19 Butet, A. (1986) Régime alimentaire d'une population de mulots sylvestres (*Apodemus*
20 *sylvaticus* L.) dans une lande xéromésophile en cours de recolonization végétale. *Bull.*
21 *Ecol.*, 17, 21-37.
- 22 Clark, J.S. & Ji, Y. (1995) Fecundity and dispersal in plant populations: Implications for
23 structure and diversity. *Am. Nat.*, 146, 72-111.
- 24 Clark, J.S., Lewis, M., McLachlan, J.S., & HilleRisLambers, J. (2003) Estimating population
25 spread: What can we forecast and how well? *Ecology*, 84, 1979-1988.
- 26 Clark, J.S., Macklin, E., & Wood, L. (1998) Stages and spatial scales of recruitment limitation
27 in Southern Appalachian forest. *Ecological Monographs*, 68, 213-235.
- 28 Clark, J.S., Silman, M., Kern, R., Macklin, E., & HilleRisLambers, J. (1999) Seed dispersal
29 near and far: patterns across temperate and tropical forest. *Ecology*, 80, 1475-1494.
- 30 Debain, S. (2003) L'expansion de *Pinus sylvestris* et de *Pinus nigra* sur le Causse Méjean:
31 paramètres démographiques et interactions biotiques, Ecole National Supérieure
32 Agronomique de Montpellier, Montpellier.
- 33 Delcourt, H.R. & Delcourt, P.A. (1991) Quaternary Ecology. A paleoecological perspective
34 Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- 35 Dério, P. (1994). Friches et terres marginales en basse et moyenne montagne. Thèse, Univ.
36 Avignon.

- 1 Dolezal, J., St'astna, P., Hara, T., & Srutek, M. (2004) Neighbourhood interactions and
2 environmental factors influencing old-pasture succession in the Central Pyrenees.
3 *Journal of Vegetation Science*, 15, 101-108.
- 4 Frost, I. & Rydin, H. (1997) Effects of competition, grazing and cotyledon nutrient supply on
5 growth of *Quercus robur* seedlings. *Oikos*, 79, 53-58.
- 6 Gomez, J.M. (2003) Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus ilex* acorns by jays
7 in a heterogeneous landscape. *Ecography*, 26, 573-584.
- 8 Harper, J.L. (1977) *Population Biology of Plants* Academic Press, London.
- 9 Higgins, S.I. & Richardson, D.M. (1999) Predicting plant migration rates in a changing
10 world: the role of long-distance dispersal. *The American Naturalist*, 153, 464-475.
- 11 Hilborn, R. & Mangel, M. (1997) *The ecological detective. Confronting models with data*
12 Princeton University Press.
- 13 HilleRisLambers, J. & Clark, J.S. (2003) Effects of dispersal, shrubs, and density-dependent
14 mortality on seed and seedling distribution in temperate forest. *Can. J. For. Res.*, 33,
15 783-795.
- 16 Iida, S. (1996) Quantitative analysis of acorn transportation by rodents using magnetic
17 locator. *Vegetatio*, 124, 39-43.
- 18 Jensen, T.S. (1985) Seed-seed predator interactions of European beech, *Fagus sylvatica* and
19 forest rodents, *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. *Oikos*, 44, 149-156.
- 20 Jensen, T.S. & Nielsen, B.O. (1986) Rodents as seed dispersers in a heath-oak wood
21 succession. *Oecologia*, 70.
- 22 Johnson, W.C. & Adkisson, C.S. (1985) Dispersal of Beech Nuts by Blue Jays in a
23 Fragmented Landscapes. *The American Midland Naturalist*, 113, 319-324.
- 24 Johnson, W.C., Adkisson, C.S., Crow, T.R., & Dixon, M.D. (1997) Nut caching by blue jays
25 (*Cyanocitta cristata* L.): Implications for tree demography. *American Midland*
26 *Naturalist*, 138, 357-370.
- 27 Johnson, W.C. & Thompson, W. (1989) The role of blue jays (*Cyanocitta cristata* L.) in the
28 postglacial dispersal of fagaceous trees in eastern North America. *Journal of*
29 *Biogeography*, 16, 561-571.
- 30 Kantorowicz, W. (2000) Half a century of seed years in major tree species of Poland. *Silvae*
31 *Genetica*, 49, 245-249.
- 32 Lambin, E.F., Turner, B.L., Geist, H.J., Agbola, S.B., Angelsen, A., Bruce, J.W., Coomes,
33 O.T., Dirzo, R., Fischer, G., Folke, C., George, P.S., Homewood, K., Imbernon, J.,
34 Leemans, R., Li, X.B., Moran, E.F., Mortimore, M., Ramakrishnan, P.S., Richards, J.F.,
35 Skanes, H., Steffen, W., Stone, G.D., Svedin, U., Veldkamp, T.A., Vogel, C., & Xu, J.C.
36 (2001) The causes of land-use and land-cover change: moving beyond the myths. *Global*
37 *Environmental Change-Human and Policy Dimensions*, 11, 261-269.
- 38 Lepart, J. & Debussche, M. (1992). Human impact on landscape patterning: Mediterranean
39 examples. In *Landscape Boundaries. Consequences for biotic diversity and ecological*
40 *flows* (eds A.J. Hansen & F. Di Castri), pp. 76-105. Springer-Verlag, New York, Paris,
41 Berlin.
- 42 Marsteau, C. & Agrech, G. (1995). *Typologie des stations forestières des Grands Causses.*
43 Cemagref, Clermont-Ferrand.
- 44 Marty, P., Pélaquier, E., Jaudon, B., & Lepart, J. (2003). Spontaneous reforestation in a peri-
45 Mediterranean landscape: history of agricultural systems and dynamics of woody
46 species. In *Environmental dynamics and history in Mediterranean regions* (ed E.
47 Fouache). Elsevier, Paris.
- 48 Nicolini, E. (2000) Nouvelles observations sur la morphologie des unités de croissance du
49 hêtre (*Fagus sylvatica* L.). Symétrie des pousses, reflet de la vigueur des arbres. *Can. J.*
50 *Bot.*, 78, 77-87.

- 1 Nicolini, E., Barthélémy, D., & Heuret, P. (2000) Influence de la densité du couvert forestier
2 sur le développement architectural de jeunes chênes sessiles, *Quercus petraea* (Matt.)
3 Liebl. (Fagaceae), en régénération forestière. *Can. J. Bot.*, 78, 1-14.
- 4 Nielsen, B.O. (1977) Beech seeds as an ecosystem component. *Oikos*, 29, 268-274.
- 5 Nilsson, S.G. (1985) Ecological and evolutionary interactions between reproduction of beech
6 *Fagus sylvatica* and seed eating animals. *Oikos*, 44, 157-164.
- 7 Olf, H., Vera, F.W.M., Bokdam, J., Bakker, E.S., Gleichman, J.M., de Maeyer, K., & Smit,
8 R. (1999) Shifting mosaics in grazed woodlands driven by the alternation of plant
9 facilitation and competition. *Plant Biology*, 1, 127-137.
- 10 Orsini, P. (1979). Recherches sur les Rongeurs de quelques formations à chênes du midi de la
11 France. Ecole Pratique des Hautes Etudes, Montpellier.
- 12 Quézel, P. & Medail, F. (2003) Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen
13 Elsevier, Paris.
- 14 Retana, J., Espelta, J.M., Habrouk, A., Ordonez, J.L., & de Sola-Morales, F. (2002)
15 Regeneration patterns of three Mediterranean pines and forest changes after a large
16 wildfire in northeastern Spain. *Ecoscience*, 9, 89-97.
- 17 Ribbens, E., Silander, J.J.A., & Pacala, S. (1994) Seedling recruitment in forests: calibrating
18 models to predict patterns of tree seedling dispersion. *Ecology*, 75, 1794-1806.
- 19 Richardson, D.M. & Bond, W.J. (1991) Determinants of plant distribution: evidence from
20 pine invasions. *The American Naturalist*, 137, 639-668.
- 21 Rousset, O., Chadoeuf, J., Lepart, J., & Monestiez, P. (2004). Embroussaillement des
22 parcours : processus biologiques de la régénération du buis et patrons locaux de
23 répartition spatiale. In *Organisation spatiale des activités agricoles et processus*
24 *environnementaux* (eds P. Monestiez, S. Lardon & B. Seguin). INRA Editions, Paris.
- 25 Rousset, O. & Lepart, J. (1999) Shrub facilitation of *Quercus humilis* (downy oak) dynamics
26 on calcareous grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 10, 493-502.
- 27 Rousset, O. & Lepart, J. (2000) Positive and negative interactions at different life stage of a
28 colonizing species. *Journal of Ecology*, 88, 401-412.
- 29 Sagnard, F. (2001) Dynamique de recolonisation des pinèdes pionnières par la hêtraie-
30 sapinière : Etude de la structure des peuplements forestiers et de l'évolution génétique
31 des populations de *Spain pectiné* (*Abies alba* Mill.) sur le Mont Ventoux, Aix-Marseille
32 III, Aix-Marseille.
- 33 Tessier du Cros, E. & Le Tacon, F. (1981) *Le Hêtre Paris* : Institut national de la recherche
34 agronomique-Département des recherches forestières.
- 35 Tutin, T.G., Burges, N.A., Chater, A.O., Edmondson, J.R., Heywood, V.H., Moore, D.M.,
36 Valentine, D.H., Walters, S.M., & Webb, D.A. (1964-1993) *Flora Europaea* Cambridge
37 University Press, Cambridge.
- 38 Van Auken, O.W. (2000) Shrub invasions of North American semiarid grasslands. *Annual*
39 *Review of Ecology and Systematics*, 31, 197-215.
- 40 Vera, F.W.M. (2000) *Grazing ecology and forest history* CABI Publishing.
- 41 Vernet, J.L. (1990). Man and vegetation in the Mediterranean area during the last 20,000
42 years. In *Biological Invasion in Europe and the Mediterranean Basin* (eds F. Di Castri,
43 A.J. Hansen & M. Debussche). Kluwer.
- 44
- 45
- 46
- 47

Table I: Sites description, size and total area of the central plot, geographical location, number of shrubs, number of oak and beech seedlings in shrubs (under bracket in grassland), total cover area on the aerial photographs in 2002, 1992 and 1981 of *Buxus*, *Juniperus* shrubs and grassland in the central plot. Total cover area on the aerial photographs in 2002, 1992 and 1981 of canopy of sexually mature beech and oak trees in large plot (central plot and buffer zone).

Site	Size	Location	Nbr of shrubs	Nbr of oak seedling	Nbr of beech seedling	Total area (m ²)	Date of the aerial photo	<i>Buxus</i> area (m ²)	<i>Juniperus</i> area (m ²)	Grassland area (m ²)	Beech area (m ²)	Oak area (m ²)
1	125 x 125 m	X 524 135 Y 4 858 260	168	140 (2)	146 (0)	15625	2002	1377	578	13141	2494	946
		1992					1033	411	13798	1917	663	
		1981					729	271	14402	1400	450	
2	130 x 150 m	X 524 690 Y 4 858 130	132	185 (3)	95 (0)	19500	2002	517	766	17745	5524	2683
		1992					390	551	18057	5061	2389	
		1981					326	354	18486	4396	1771	
3	160 x 180 m	X 523 687 Y 4 859 909	199	247 (3)	26 (1)	28800	2002	452	876	23500	6560	8928
		1992					402	586	24537	5911	7216	
		1981					335	231	25698	5037	5923	

Table II: Standard error on the estimation of canopy area by surface unity (1-m²) for beech, oak and shrubs in the three sites.

Sites	Beech	oak	shrubs
1	0.06799	0.07814	0.1171
2	0.04608	0.05498	0.1953
3	0.06524	0.0754	0.1857

Table III: Mean *Fagus* and *Quercus* seedlings density (n.m⁻²) by age classes for Buxus and Juniperus shrubs in the three sites. Seedling density was computed as the number of seedlings of a given age class in all Buxus or Juniperus divided by the total area of these shrub species in the central plot.

		site 1		site 2		site 3	
		<i>Buxus</i>	<i>Juniperus</i>	<i>Buxus</i>	<i>Juniperus</i>	<i>Buxus</i>	<i>Juniperus</i>
<i>Fagus</i>	0-5 yrs	0.027	0.045	0.003	0.055	0.009	0.029
	5-10 yrs	0.028	0.039	0	0.156	0.003	0.021
	10-15 yrs	0.013	0.017	0	0.058	0	0
	15-20 yrs	0.006	0.002	0	0.003	0.003	0.012
<i>Quercus</i>	0-5 yrs	0.046	0.033	0.026	0.147	0.038	0.223
	5-10 yrs	0.025	0.034	0.029	0.242	0.059	0.258
	10-15 yrs	0.021	0.008	0.032	0.037	0.053	0.082
	15-20 yrs	0.002	0	0	0.02	0.003	0.009

Table IV: Parameters estimates of the dispersal model for beech and oak (for more information on the model see section statistical analysis). The model is estimated with the same dispersal parameter d_0 for all sites and different parameters for each sites for specific *Buxus* effect parameter α_B and for seedlings production par unit of tree canopy area (m^2) parameters γ . Different parameter γ had been estimated for each age classes. 95% confidence interval are provided for each parameters under bracket. AIC is provided for each model.

Species	Age	γ_1	γ_2	γ_3	α_{B1}	α_{B2}	α_{B3}	d_0	L	AIC
<i>Quercus</i>	0-5 yrs	6.6926 (4.20573 - 20.21801)	2.8229 (2.03609 - 7.19945)	1.1928 (0.91702 - 2.82575)						
	5-10 yrs	6.5845 (3.52177 - 23.82506)	5.6371 (3.61915 - 17.24752)	1.8743 (1.51648 - 4.27846)	0.3865 (0.232 - 0.687)	0.3841 (0.167 - 0.610)	0.2155 (0.092 - 0.571)	57.3 (45.71 - 254.39)	916.8	1865.6
	10-15 yrs	4.3814 (2.36666 - 15.02026)	1.8816 (1.07163 - 4.1721)	1.0821 (0.77758 - 2.92267)						
	15-20 yrs	0.5236 (0.00000 - 2.57788)	0.7497 (0.10937 - 2.38544)	0.1362 (0.04328 - 0.38291)						
<i>Fagus</i>	0-5 yrs	2.2425 (0.81386 - 2.80171)	0.9118 (0.44606 - 2.13541)	0.29 (0.12958 - 0.50443)						
	5-10 yrs	2.7718 (1.12574 - 3.53064)	3.1549 (2.07327 - 4.94675)	0.2262 (0.06083 - 0.41462)	1.073 (0.200 - 1.075)	0.022 (0 - 0.102)	0.266 (0.080 - 1.548)	48.1 (33.22 - 60.59)	521.2	1074.3
	10-15 yrs	1.7723 (0.58139 - 2.34137)	1.5553 (0.75591 - 3.2306)	0 (0.00000 - 0.00000)						
	15-20 yrs	0.738 (0.21463 - 1.1382)	0.1109 (0.00000 - 0.60824)	0.2706 (0.04791 - 0.50519)						

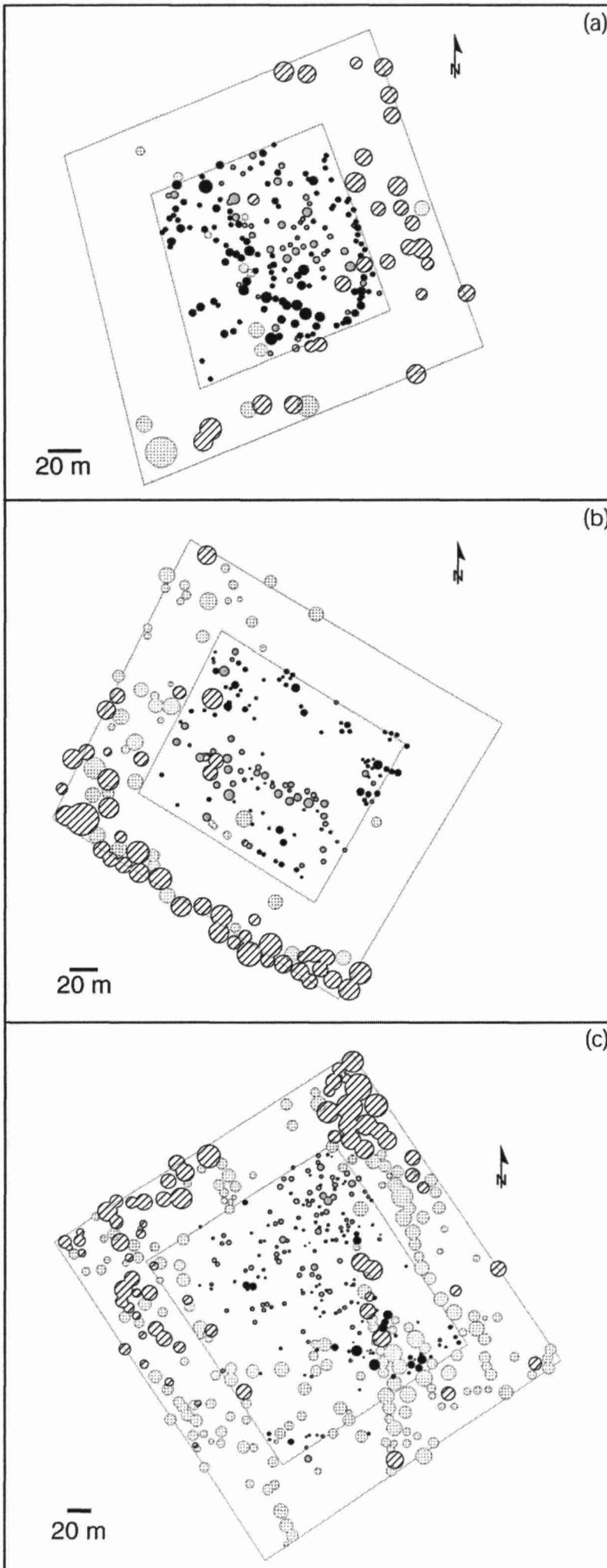


Figure 1: Map of the location of the *Buxus* (Back filled circle) and *Juniperus* (Grey filled circle) shrubs, the area of the circle is function of the shrub area. Sexually mature beech (circle with hachure) and oak (circle with dots) trees location, the size of the circle is function of the canopy area. The central plot and the buffer area are delimited by black line.

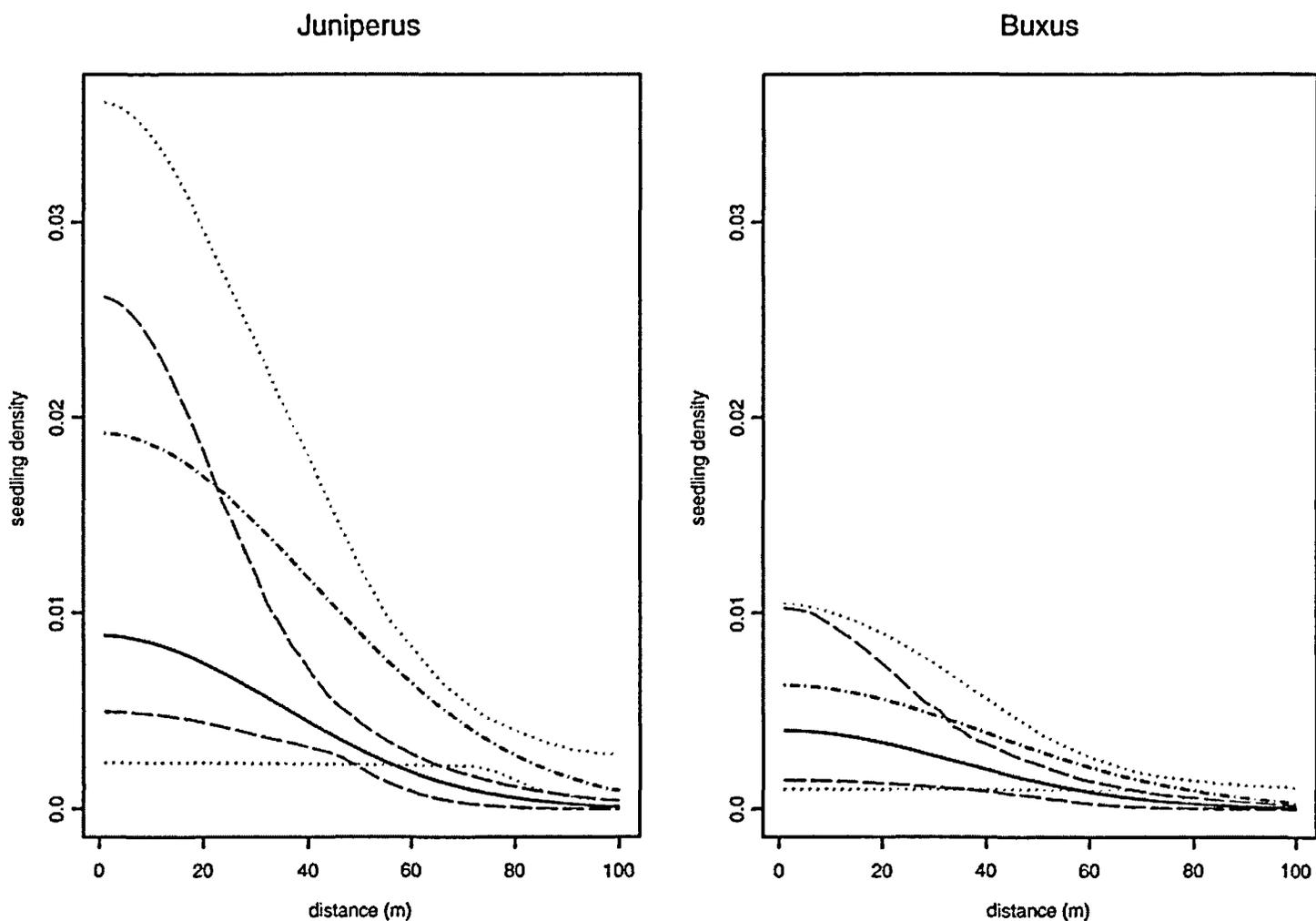


Figure 2: Fitted seedling density for a tree of 50 m² canopy in an area of 1 m² of *Juniperus* or *Buxus* in function of dispersal distance. Beech solid line, oak dashed line. The estimates were calculated with the mean parameters of specific *Buxus* effect α_B over the 3 sites and with the mean parameter of fecundity γ over the 3 sites for the age class 0-5 years and 5-10 years.

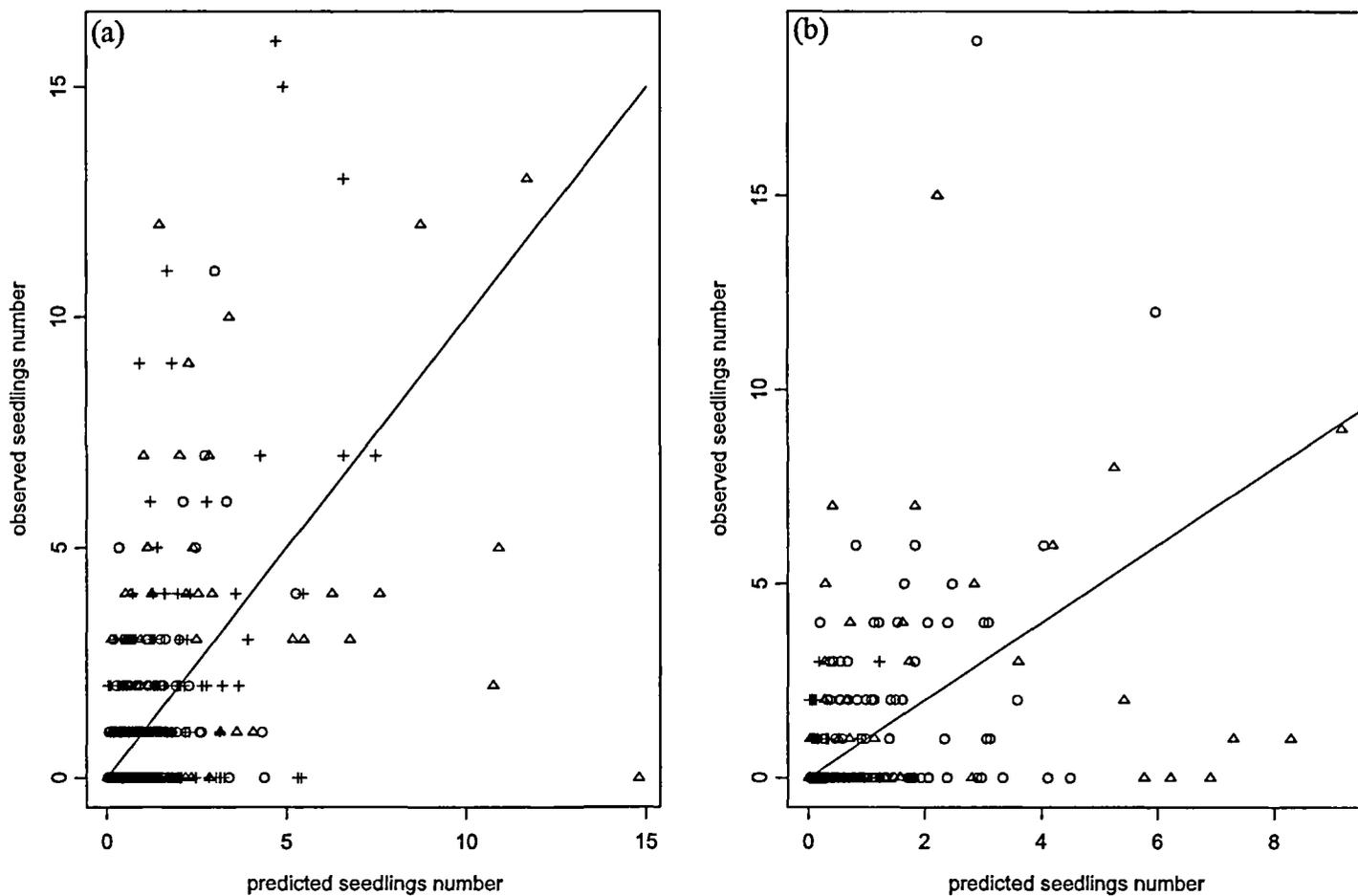


Figure 3: Relation between predicted oak (a) and beech (b) seedlings number in shrubs and observed seedlings number. Circle represented site 1, triangle site 2 and cross site 3.

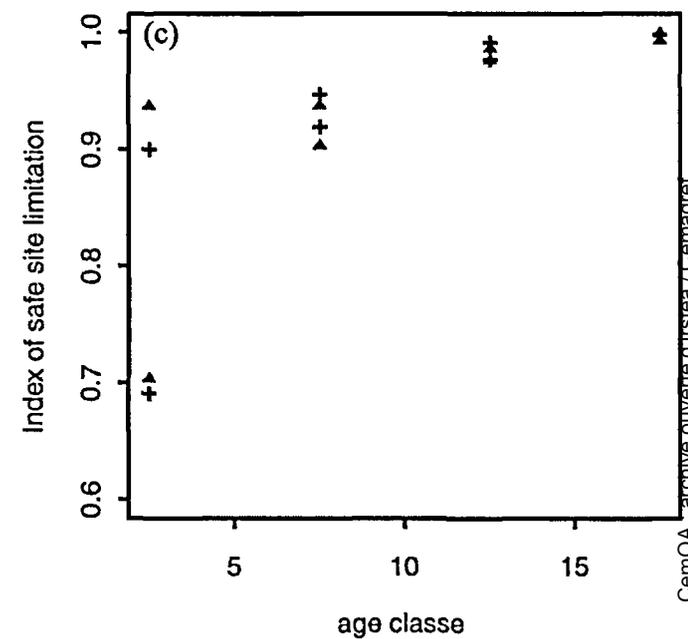
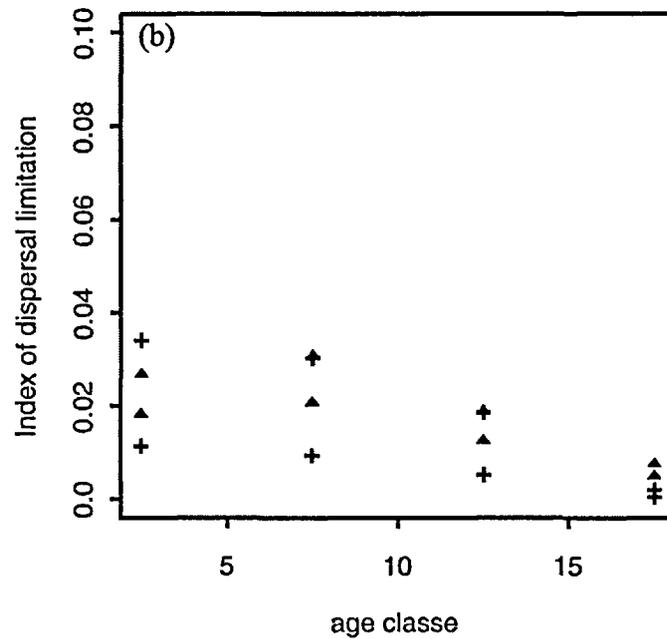
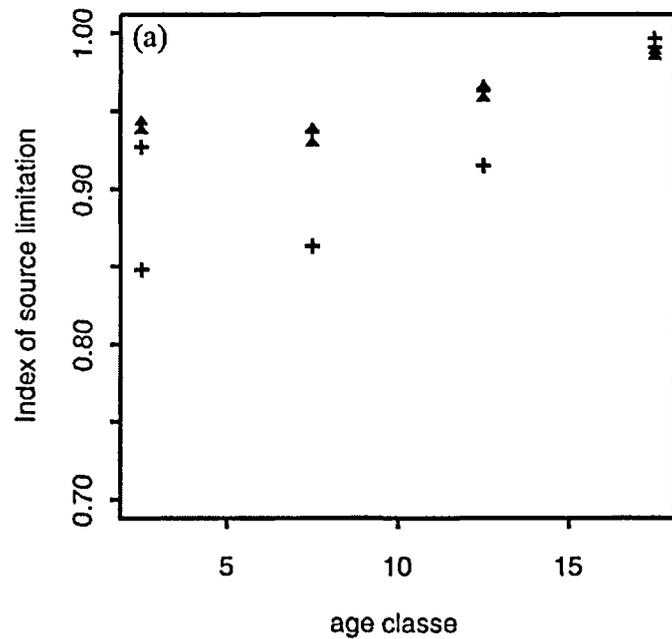


Figure 4: Indexes of recruitment limitation by seed source limitation (a), dispersal limitation (b), and safe site limitation (c), for the four age classes (triangle for beech and cross for oak).

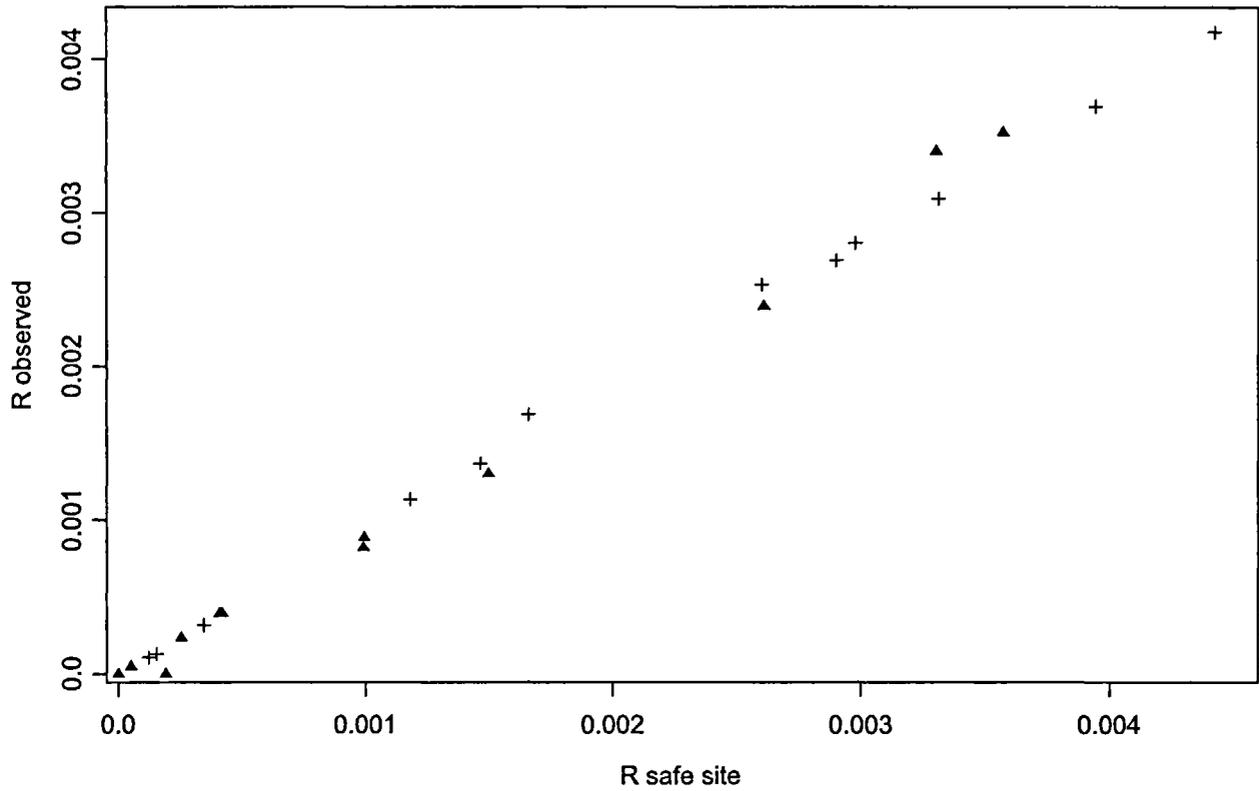


Figure 5: Relation between the average probability that in any 1-m² patch at least one seedling establish according to the model (R safe site) and according to observed seedlings number (R observed) over the whole central plot for each sites and for each age classes.

Triangle for beech and cross for oak.

Annexe 3.2

Spatial pattern of beech (*Fagus sylvatica* L.) and oak (*Quercus pubescens* Mill.) seedlings in natural pine (*Pinus sylvestris* L.) woodlands.

Kunstler, G., Curt, T., Lepart, J.

In press dans European Journal of Forest Research

Georges Kunstler · Thomas Curt · Jacques Lepart

Spatial pattern of beech (*Fagus sylvatica* L.) and oak (*Quercus pubescens* Mill.) seedlings in natural pine (*Pinus sylvestris* L.) woodlands

Received: 1 June 2004 / Accepted: 29 October 2004 / Published online: 24 December 2004
© Springer-Verlag 2004

Abstract Spatial pattern of recruitment is an important factor influencing population dynamics of plant communities. The spatial pattern is determined by seed dispersal and by the spatial variability of germination and initial survival. In the process of forest expansion following farmland abandonment, mid- and late-successional species are often dispersed in pioneer forests by birds. This could result in an aggregated spatial pattern of seeds that could influence the dynamics of these species in mixed pioneer forests. In the sub-Mediterranean area, mid- and late-successional species such as *Quercus pubescens* (downy oak) and *Fagus sylvatica* (European beech) are expected to replace pioneer *Pinus* species. Using a point sampling method we demonstrated that beech and oak seedlings (height < 2 m) have a clumped distribution in the understorey of pine. This could result from an aggregated dispersal by jays (dispersal effect) or from preferential recruitment in particular habitats (habitat effect). To test these hypotheses we proposed a statistical analysis of spatial patterns of regeneration of beech and oak. Ground cover variables (i.e. cover by rock outcrops, herbs, box shrubs, mosses or pine) did not differ significantly around seedlings as compared with random sample plots. Likewise, clumped seedlings had growth similar to isolated seedlings, thus refuting the hypothesis of preferential location in the most favourable microsites. Aggregated dispersal seems to be involved in the process of regeneration. Since beech and oak seedlings have contrasting ecological

demands, we discuss the implication of this pattern for the replacement dynamics of pine by these species.

Keywords Directional dispersal · *Fagus sylvatica* · *Quercus pubescens* · Natural forest succession · Spatial patterns

Introduction

The spatial pattern of recruitment is an important factor influencing the dynamics of plant communities (Callaway 1992; Tilman et al. 1997; Nathan and Muller-Landau 2000). Indeed, initial spatial patterns of seeds and seedlings set the local biotic and abiotic conditions for recruitment and subsequent stages (Lookingbill and Zavala 2000), and can determine the long-term dynamics of the community (Pacala et al. 1996; Rees et al. 2001). Spatial patterns of forest regeneration are the result of two mechanisms: seed dispersion (determined by the shape of the seed-dispersion curve and location of reproductive adults) and recruitment (determined by seed germination and seedling survival), both interacting with habitat structure within the landscape, and with disturbances (Nathan and Muller-Landau 2000). Seed dispersal is a critical stage in determining initial spatial patterns of recruitment (Nathan and Muller-Landau 2000). For animal-dispersed plants it has been shown that the seed shadow is usually spatially aggregated around particular structures in the habitat (Jordano and Godoy 2002). Furthermore the variability of habitat within the landscape leads to spatial variation in the germination and survival rate (Jordano and Godoy 2002), which could also generate an aggregated spatial pattern. The quality of habitats and microsites where seeds and seedlings are aggregated influences the survival of the individual.

In the process of forest expansion following farmland abandonment, the question of initial spatial pat-

G. Kunstler (✉) · T. Curt
Applied Ecology of Woodlands Research Team,
Cemagref – U.R. DFCF, 24, av. des Landais,
50085, 63172 Aubière Cedex, France
E-mail: georges.kunstler@clermont.cemagref.fr
Tel.: +33-4-73440622
Fax: +33-4-73440698

G. Kunstler · J. Lepart
Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive,
CNRS UMR 5175, 1919 Route de Mende,
34293 Montpellier Cedex, France

tern of regeneration could be of great importance. Indeed, mid- and late-successional species are often dispersed in pioneer forests by birds; this could result in an aggregated spatial pattern of seeds that could determine the dynamics of these species in mixed pioneer forests. In sub-Mediterranean areas, pioneer and stress-tolerant species such as *Pinus* (*P. sylvestris* and *P. nigra*) have accounted for most natural forest expansion in past decades (Retana et al. 2002; Debain et al. 2003). Mid-successional species such as *Quercus pubescens* (downy oak) and late-successional species such as *Fagus sylvatica* (European beech) are expected to replace *Pinus* (Ellenberg 1988; Lookingbill and Zavala 2000). Both *Q. pubescens* and *F. sylvatica* are synzoochorous animal-dispersed species. Effective dispersal by rodents such as *Apodemus sylvaticus* is known to lead to short-distance dispersal (Nilsson 1985; Rousset and Lepart 1999), whereas dispersal by jays (*Garrulus glandarius*) has been shown to possibly give rise to long-distance dispersal events (Bossema 1979; Johnson et al. 1997). Bossema (1979) clearly described the behaviour of jays during hoarding activity. Jays use physical cues in the habitat to aid cache relocation. These caches are frequently located at the vicinity of tree bases or at the edge between open and forest habitats (Bossema 1979), and incomplete seed recovery leads to effective dispersal. Gomez (2003) has shown that in open Mediterranean landscapes jays disperse acorns preferentially towards pine patches.

The spatial pattern of hoarding by jays could give rise to aggregated dispersal in an abandoned pasture recently colonised by isolated or clustered pines. If such an area is far away from mature oak and beech trees, then dispersal by jays would be the main origin of seeds. As a result of jays' hoarding behaviour, seed deposition would be clumped around pioneer-pine aggregates (dispersal-effect hypothesis). However, a clumped spatial seedling pattern could also be the result of a higher survival in a particular habitat (habitat-effect hypothesis). These two hypotheses, which are not mutually exclusive, predict seedling aggregation. It is necessary to investigate beyond the spatial patterns of recruits to understand the relative importance of both hypotheses. According to the dispersal-effect hypothesis, we predicted (1) that seedlings would be clumped around pine trunks because of jays' hoarding behaviour, and (2) that oak and beech seedlings would be aggregated together since their dispersal results from similar animal agents, whatever their ecological differences. According to the habitat-effect hypothesis, we predicted (1) that seedlings would be found in habitats with specific characteristics (such as locations with a high percentage cover of a particular vegetation type), and (2) that the growth rate would be higher for trees in aggregates than for isolated trees, as survival and growth rate are positively correlated (Kobe 1996; Wyckoff and Clark 2002). These hypotheses will be tested by a statistical analysis of spatial patterns of

regeneration of beech and oak in natural pine woodlands.

Study area and species

The study area is located in the Causse du Larzac, a 1,000-km² limestone plateau in the south of the Massif Central, France (44°2'N, 3°2'E). The landscapes are a mosaic of grasslands encroached by *Juniperus* and *Buxus* shrubs, pioneer pine stands, and remnants of oak and beech woodlands. The altitude varies between 820 and 870 m a.s.l. and mean annual rainfall is between 1,000 and 1,400 mm at the study site. The heaviest rainfalls occur in autumn (300–500 mm from September to November) and winter (300–500 mm from December to February), whereas the summer is very dry (<200 mm from June to August) (Marsteau and Agrech 1995). Mean annual temperatures range from 8–10°C. The number of days with frost varies from 60–80 days per year and the growing season is approximately 150 days (Marsteau and Agrech 1995). The site is located on rendzina soils developed on a dolomitic and calcareous substratum, on a plateau with gentle east-facing slopes.

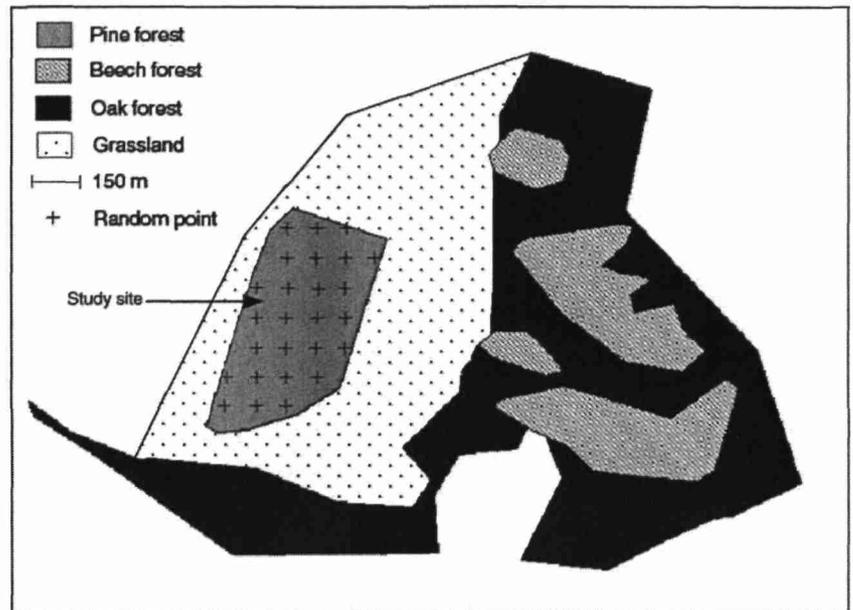
Study site

We selected the study site in naturally regenerated woodlands located in the vicinity of mature beech and downy oak woodlands (Fig. 1). The site is representative of the landscape of the Causse du Larzac. The site is approximately 400 m from a mature beech stand and 100 m from a mature oak stand. *P. sylvestris* started to become established about 50 years ago, on a former extensive pasture grazed by sheep (Marres 1936). This stand is extremely heterogeneous, with an uneven-aged Scots pine population. Oral records and in situ observations show that this stand was not subjected to any silvicultural (i.e. thinning) or grazing practices in the past decades.

Species

Quercus pubescens Mill. and *F. sylvatica* L. are both long-lived and large deciduous trees. In the study area they may reach heights of 20 and 35 m respectively (Tessier du Cros and Le Tacon 1981). Beech is a shade-tolerant species of cool climates that can tolerate shallow soils but is more common on moist sites, whereas downy oak is more thermophilic and is common on dry sites (Ellenberg 1988). Both species are animal-dispersed. Oak acorns and beech nuts reach maturity in autumn and germinate the following spring. Downy oak has been much more abundant than beech on the Causse du Larzac since the beginning of forest clearing about 7,000 BP (Vernet 1972). Plant nomenclature is according to Tutin et al. (1964–1993).

Fig. 1 Map of the study area. Location of the study pine forest, with diagrammatical grid of sampling points. Map from Inventaire-Forestier-National (2000)



Methods

Sampling techniques

The sampling of beech- and oak-seedling populations and the measurements of their spatial patterns in the understory of pine were conducted during summer 2001. We used a point-sampling method (Byth and Ripley 1980) involving a network of regularly placed points. A grid of points with a 75-m mesh was randomly chosen in the pine forest (Fig. 1). The location of each point was determined in the field by GPS (± 1 m in open areas). Fifty-five points were sampled over a total area of 28 ha. At each sampling point of the grid, we searched for seedlings and saplings with a maximum height of 2 m.

At each sampling point, we first identified the nearest beech seedling b_1 , the nearest oak seedling o_1 and the nearest pine tree p_1 (Fig. 2). Only pine trees with a minimum diameter at breast height (dbh) of 30 cm were considered. Then we identified the nearest oak seedling o_2 to the previous oak seedling o_1 (Fig. 2). Next, we identified the nearest beech seedling b_2 , the nearest oak seedling o_3 and the nearest pine tree p_2 to the previous beech seedling b_1 (Fig. 2). Finally, we measured the distance from the sampling point to b_1 , o_1 and p_1 (i.e. d_{sb1} , d_{so1} and d_{sp1} ; Fig. 2), the distance from b_1 to b_2 , o_3 and p_2 (i.e. d_{b1b2} , d_{b1o3} and d_{b1p2} ; Fig. 2) and the distance between o_1 and o_2 (i.e. d_{o1o2} ; Fig. 2). These distances were measured with a laser range finder (LaseAce300, precision ± 10 cm).

Each of these oak or beech seedlings was subjected to dendrometric measurements: i.e. basal diameter (at 10-cm height), height and length of the vertical main stem, age (from the number of annual shoots), and the length of the two latest annual shoots. This was achieved

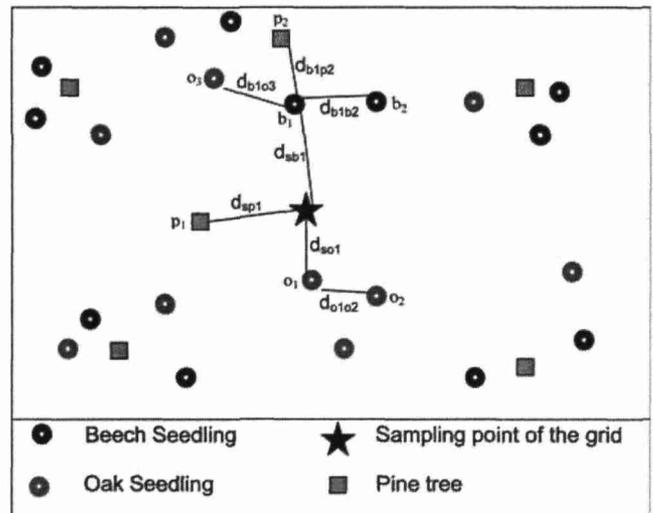


Fig. 2 Sampling methods and distance measurements. d_{sb1} Distance between a sampling point and the nearest beech seedling (d_{so1} respectively for the nearest oak seedling). d_{b1b2} Distance between a beech seedling and the nearest beech seedling (d_{o1o2} respectively for an oak seedling). d_{sp1} Distance between a sampling point and the nearest pine tree. d_{b1p2} Distance between a beech seedling and the nearest pine tree

through a posteriori recognition of terminal bud scars which persist several years, resulting from the rhythmic activity of the primary meristems, imprinted into the bark of the axes (Nicolini 2000; Nicolini et al. 2000). Finally, we measured the dbh for each of the pine trees. We also determined the microhabitats present in the immediate vicinity of the sampling points and b_1 beech seedlings. At the two positions we estimated the percentage of cover by rock outcrops, herbs, box (*B. sempervirens*), mosses, and pine canopy (*P. sylvestris*) within a 2-m-radius circle centred on the point or the seedling.

This relatively large area is likely to be smaller than the size of vegetation aggregates.

Statistical analysis and tests

Analysis of the spatial structure of beech and oak

To analyse the spatial structure of seedlings, we used a neighbour-distance method developed by Besag and Gleaves (1973, in Ripley 1981). They proposed two indices, T_F and T_N , where

$$T_F = \frac{\sum_{i=1}^m u_i}{\sum_{i=1}^m 1/2t_i} \quad (1)$$

and

$$T_N = \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m \frac{u_i}{u_i + 1/2t_i}, \quad (2)$$

with $u_i = \pi(d_{sb1}^i)^2$ and $t_i = \pi(d_{b1b2}^i)^2$ for beech, with d_{sb1}^i as the distance between s and b_1 at sampling point i , and d_{b1b2}^i as the distance between b_1 and b_2 at sampling point i (similarly for oak with d_{so1}^i and d_{o1o2}^i), and m as the number of points sampled.

If the seedlings are randomly arranged (i.e. they follow a Poisson distribution) then T_F follows a Fisher's distribution with $2m$ and $2m$ degrees of freedom, and T_N follows a Gaussian distribution with a mean $1/2$ and a variance $1/(12m)$ (Ripley 1981). It is then possible to test whether the spatial point pattern differs significantly from a random spatial pattern. Clumped patterns differ from regular spatial patterns when they have higher values for the indices T_F or T_N than is predicted under the assumption of spatial randomness. The theoretical distributions were computed using Splus 2000 software.

Test of clumping between beech and oak

To test the clumping between beech and oak, we compared the square root of the distance from a sampling point to the nearest oak seedling (d_{so1}) and the square root of the distance between the beech seedling $s1$ and the nearest oak seedling (d_{b1o3}) (Cressie 1993). We tested possible significant divergence between the two distances with a Wilcoxon rank-sum test for two sample data (Splus 2000 software). Because of lack of normality and homogeneity of the variance, we used a non-parametric test. The same method was used to test the clumping of beech with pine, using the square roots of d_{sp1} and of d_{b1p2} .

Effect of habitat on the location of beech seedlings

The method is based on the comparison of the micro-habitat at a sampling point and in the vicinity of beech

seedlings. We tested the differences of each habitat variable (i.e. rocks, herbs, box, moss, pine) between a sampling point and a seedling location using a Wilcoxon rank-sum test for two sample data (Splus 2000 software).

Correlation between clumping and growth

To test the correlation between clumping and growth, we defined a simple clumping index CI using Eq. 3.

$$CI_i = \frac{d_{b1b2}^i}{\bar{d}_{b1b2}}, \quad (3)$$

where CI_i is the clumping index of the seedling i (we considered only the b_1 seedlings), d_{b1b2}^i is the distance between seedlings b_1 and b_2 (the distance to its nearest neighbour) and, \bar{d}_{b1b2} is the mean distance between seedling b_1 and b_2 over all m points. CI increases when clumping decreases.

Length growth (ΔL) was measured as the cumulative length of the two last annual shoots. We analysed the correlation between clumping and growth by using a linear model, where length growth is a function of the length of the seedling (L) (in order to control for variation in growth due to seedling size) and CI according to Eq. 4:

$$\Delta L_i = \alpha \times L_i + \beta \times CI + \gamma + \varepsilon_i, \quad (4)$$

where, α , β and γ are parameters to be estimated, and ε_i is the error term (normally distributed with zero mean and constant variance). We examined the residuals of the model to check normality, and constant variance assumptions (Everitt 2001).

Results

Intraspecific aggregation

For both beech and oak there was a significant deviation from spatial randomness according to the T_F and T_N indices (Table 1). Beech seedlings were aggregated, and the same pattern was observed for oak. The distance between a sampling point and the nearest beech seedling (d_{sb1}) was more than three times greater than the distance between a beech seedling and the nearest beech seedling (d_{b1b2}). The same spatial pattern was observed for oak although distances were 2–2.5 times lower than for beech.

Interspecific aggregation

The square root of distance between a sampling point and the nearest oak (d_{so1} , see Table 1) significantly exceeded the square root of distance between a beech seedling and the nearest oak seedling ($d_{b1o3} = 2.81 m$)

Table 1 Besag and Gleaves test of deviation from a random dispersion (** $P < 0.001$)

Species	Mean distance between a sampling point and the nearest seedling (m)	Mean distance between a seedling and the nearest seedling (m)	Number of sampling points	T_F	T_N
Beech	12.1	4.2	54	11.31**	0.77**
Oak	4.9	1.9	53	22.56**	0.71**

(Wilcoxon rank-sum test: $P < 0.05$), indicating a significant spatial association between beech and oak seedlings.

There was no significant difference between the square roots of distance from a sampling point to the nearest pine ($d_{sp1} = 2.35$ m) and the square roots of distance from a beech seedling to the nearest pine ($d_{bsp2} = 1.99$ m) (Wilcoxon rank-sum test: $P = 0.3071$). With our data, we could not show any deviation from spatial independence between beech seedlings and pine trees.

Habitat variability with respect to beech seedling location

Figure 3 shows the mean percentage of cover of habitat variables at the sampling point and the beech seedling b_1 location. Habitat characteristics at a sampling point did not differ significantly from those in the immediate vicinity of beech seedlings (Fig. 3).

Correlation between clustering and growth

There was a significant effect of seedling length on the length growth for both species (Table 2). In contrast, the

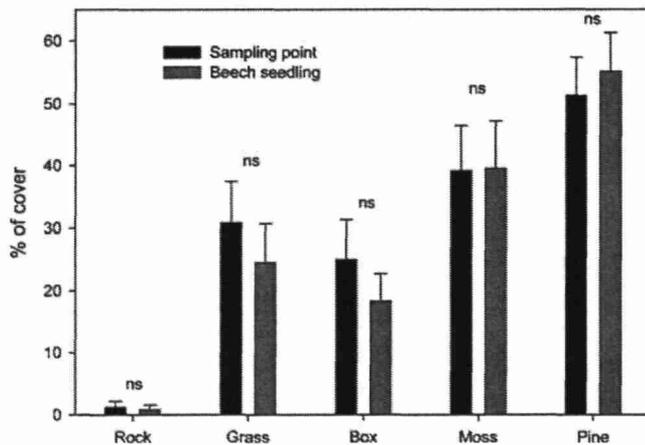


Fig. 3 Mean percentage cover of habitat variables at a sampling point and at a beech seedling position. Error bars are 95% confidence intervals; ns non-significant difference between percentage cover at sampling point and beech seedling position

Table 2 Regression parameters and probability of t -test of regression of 2-year length growth for each species

	<i>Q. pubescens</i>			<i>F. sylvatica</i>		
	Estimate	Pr > t	R^2	Estimate	Pr > t	R^2
Intercept	-2.5532	0.006		-2.3037	< 0.0001	
Log(L)	1.5932	< 0.0001	0.277	0.9495	< 0.0001	0.588
CI	-0.033	0.894		0.0125	0.771	

clustering index (CI) had no significant effect on 2-year length growth for both species (Table 2). Consequently growth rates did not change with the degree of seedling clumping.

Discussion

General spatial pattern

In this study, we have demonstrated that the process of recruitment leads to a clustered spatial pattern of both beech and oak seedlings. This result is in accordance with most studies finding that animal-dispersed species are clustered (for endozoochorous species, see Herrera and Jordano 1981; Jordano and Godoy 2002; and for synzoochorous species, see Hulme 2002). To our knowledge there has been no study of the spatial distribution of beech seedlings (for study of adult trees, see Szwagrzyk and Czerwczak 1993; Rozas and Fernandez Prieto 2000). Lookingbill and Zavala (2000; for *Q. pubescens* and *Q. ilex*) and Frost and Rydin (2000; for *Q. robur*) demonstrated an aggregation of seedlings in coniferous forests. Mosandl and Kleinert (1998) have shown a random spatial distribution for *Q. petraea* in *P. sylvestris* forests at a larger sampling scale (10×10-m plots). This would suggest that aggregation is scale-dependent.

Dispersal and habitat effect

An aggregated seedling distribution could result either from aggregated dispersion (dispersal effect), or from a differential survival rate in space (habitat effect). The dispersal effect is potentially involved in the regeneration process, given that the main dispersal agent at the study site is the jay. Indeed, the minimum dispersal distances are too long (i.e. 400 m for beech and 100 for oak) for other dispersal agents such as rodents (the dispersal distance by rodents does not commonly exceed 30 m; Nilsson 1985; Johnson and Thompson 1989; Iida 1996). Furthermore, in accordance with the dispersal-effect hypothesis, the beech and oak seedlings were aggregated together although they exhibit different specific ecological requirements. Indeed, beech is more shade tolerant than downy oak (Ellenberg 1988; Kunstler in preparation), while oak is more tolerant to drought and weed competition than beech (Van Hees 1997; Leuschner et al.

2001). This interspecific aggregation could be generated by jays. The prediction that beech seedlings should occur more often than expected around pine trees is not supported here. This contradicts the results of Lookingbill and Zavala (2000) for *Q. pubescens* and *Q. Ilex* under *P. halepensis*. We cannot exclude species-specific behaviour or the possibility that our sampling method, which included small pines, could have obscured the effect of the largest trees as the most visible and permanent marks for cache retrieval by jays (Bossema 1979). The dispersal effect could be involved in the recruitment, even if the assumption of attraction between beech seedlings and pine trees was not confirmed. The predictions from the habitat-effect hypothesis are not supported: (1) the location of beech seedlings is not linked to cover variables, and (2) their growth is not correlated with the clustering index. So, we have no indication of habitat effect on recruitment. However, the lack of habitat effect could be due to the size of the plots used for the description of the seedling microhabitat, or to the time-lag between seed germination and our measurement. That is why this hypothesis remains to be tested through direct measurements of germination and mortality rates across space.

Implications for vegetation dynamics

The natural occurrence of beech and oak in *P. sylvestris* woodlands far away from mature trees is fundamental for recolonisation in a fragmented landscape. However, hardwood-seedling establishment does not provide any prediction of mid-term landscape dynamics. Actually, the potential effect of directed dispersion on the survival of beech and oak in the subsequent stages should be taken into account.

A thorough understanding of the extent to which dispersion towards pine woodlands has a clear facilitative effect implies summing the overall effects of vegetation over the demographic cycle (Schupp and Fuentes 1995). Beech has a high survival rate in pine understories, whereas the survival rate of downy oak is very low (Kunstler, in preparation), in accordance with the shade-tolerance of these two species (Ellenberg 1988). Given the preferential dispersion of acorns by jays towards pine woodlands (Gomez 2003) and the poor ability of downy oak to survive in pine understories, the theory of a mutualism between oak and jay can be questioned in this sub-Mediterranean area. The dispersal of oak by jays towards pine thickets is likely to be less efficient than dispersal towards patches of shrubby habitat.

Acknowledgements We would like to thank Francois Goreaud for insightful discussions and helpful suggestions. We thank Charlotte Faurie, Damien Provendier, Lluís Coll and Lluís Brotons for helpful suggestions. This work was completed as a part of the research project of the French Ministry of Agriculture, FNADT, Convention No. 0413-2002 "Gestion durable des boisements naturels feuillus en moyenne montagne: comprendre et favoriser le retour du chêne et du hêtre".

References

- Bossema I (1979) Jays and oaks: an eco-ethological study of a symbiosis. *Behaviour* 70:1–117
- Byth K, Ripley BD (1980) On sampling spatial patterns by distance methods. *Biometrics* 36:279–284
- Callaway RM (1992) Effect of shrubs on recruitment of *Quercus douglasii* and *Quercus lobata* in California. *Ecology* 73:2118–2128
- Cressie NA (1993) *Statistics for spatial data*. Wiley, New York
- Debain S, Curt T, Lepart J (2003) Seed mass, seed dispersal capacity, and seedling performance in a *Pinus sylvestris* population. *Ecoscience* 10:168–175
- Ellenberg H (1988) *Vegetation ecology of central Europe*. Cambridge University Press, Cambridge
- Everitt BS (2001) *A handbook of statistical analyses using S-Plus*, 2nd edn. Chapman & Hall/CRC, Cambridge
- Frost I, Rydin H (2000) Spatial pattern and size distribution of the animal-dispersed tree *Quercus robur* in two spruce-dominated forests. *Ecoscience* 7:38–44
- Gomez JM (2003) Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus ilex* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography* 26:573–584
- Herrera CM, Jordano P (1981) *Prunus mahaleb* and birds: the high-efficiency seed dispersal system of temperate fruiting tree. *Ecol Monogr* 51:203–218
- Hulme PE (2002) Seed-eaters: seed dispersal, destruction and demography. In: Levey DJ, Silva WR, Galetti M (eds) *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CAB International, Wallingford
- Iida S (1996) Quantitative analysis of acorn transportation by rodents using magnetic locator. *Vegetatio* 124:39–43
- Inventaire-Forestier-National (2000). Département de l'Aveyron, Résultats du troisième inventaire forestier. Montpellier
- Johnson WC, Thompson W (1989) The role of blue jays (*Cyanocitta cristata* L.) in the postglacial dispersal of fagaceous trees in eastern North America. *J Biogeogr* 16:561–571
- Johnson WC, Adkisson CS, Crow TR, Dixon MD (1997) Nut caching by blue jays (*Cyanocitta cristata* L.): implications for tree demography. *Am Midl Nat* 138:357–370
- Jordano P, Godoy JA (2002) Frugivore-generated seed shadows: a landscape view of demographic and genetic effects. In: Levey DJ, Silva WR, Galetti M (eds) *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CAB International, Wallingford
- Kobe RK (1996) Intraspecific variation in sapling mortality and growth predicts geographic variation in forest composition. *Ecol Monogr* 66:181–201
- Leuschner C, Backes K, Hertel D, Schipka F, Schmitt U, Terborg O, Runge M (2001) Drought responses at leaf, stem and fine root levels of competitive *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. trees in dry and wet years. *For Ecol Manag* 149:33–46
- Lookingbill TR, Zavala MA (2000) Spatial pattern of *Quercus ilex* and *Quercus pubescens* recruitment in *Pinus halepensis* dominated woodlands. *J Veg Sci* 11:607–612
- Marres P (1936). *Les Grands Causses: études de géographie physique et humaine*, 2 vol. Tours, Arrault
- Marsteau C, Agrech G (1995). *Typologie des stations forestières des Grands Causses*. Clermont-Ferrand, Cemagref
- Mosandl R, and Kleinert A (1998) Development of oaks (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) emerged from bird-dispersed seeds under old-growth pine (*Pinus sylvestris* L.) stands. *For Ecol Manag* 106:35–44
- Nathan R, Muller-Landau HC (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends Ecol Evol* 15:278–285
- Nicolini E (2000) Nouvelles observations sur la morphologie des unités de croissance du hêtre (*Fagus sylvatica* L.). Symétrie des pousses, reflet de la vigueur des arbres. *Can J Bot* 78:77–87

- Nicolini E, Barthélémy D, Heuret P (2000) Influence de la densité du couvert forestier sur le développement architectural de jeunes chênes sessiles, *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (Fagaceae), en régénération forestière. *Can J Bot* 78:1–14
- Nilsson SG (1985) Ecological and evolutionary interactions between reproduction of beech *Fagus sylvatica* and seed eating animals. *Oikos* 44:157–164
- Pacala S, Canham CD, Saponara J, Silander JJA, Kobe RK, Ribbens E (1996) Forest models defined by fields measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecol Monogr* 66:1–43
- Rees M, Condit R, Crawley M, Pacala S, Tilman, D (2001) Long-term studies of vegetation dynamics. *Science* 293:650–655
- Retana J, Espelta JM, Habrouk A, Ordonez JL, de Sola-Morales F (2002) Regeneration patterns of three Mediterranean pines and forest changes after a large wildfire in northeastern Spain. *Ecoscience* 9:89–97
- Ripley BD (1981) *Spatial statistics*. Wiley, New York
- Rousset O, Lepart J (1999) Shrub facilitation of *Quercus humilis* (downy oak) dynamics on calcareous grasslands. *J Veg Sci* 10:493–502
- Rousset O, Lepart J (2000) Positive and negative interactions at different life stage of a colonizing species. *J Ecol* 88:401–412
- Rozas V, Fernandez Prieto JA (2000) Competition, mortality, and development of spatial patterns in two Cantabrian populations of *Fagus sylvatica* L. (Fagaceae). *Ann Jard Bot Madr* 58:117–131
- Schupp EW, Fuentes M (1995) Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant-population ecology. *Ecoscience* 2:267–275
- Szwagrzyk J, Czerwczak M (1993) Spatial patterns of trees in natural forests of East-Central Europe. *J Veg Sci* 4:469–476
- Tessier du Cros E, Le Tacon F (1981) *Le Hêtre*. Institut national de la recherche agronomique-Département des recherches forestières, Paris
- Tilman D, Kareiva P (1997) *The role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, Princeton, NJ
- Tutin TG, Burges NA, Chater AO, Edmondson JR, Heywood VH, Moore DM, Valentine DH, Walters SM, Webb DA (1964–1993) *Flora Europaea*. Cambridge University Press, Cambridge
- Van Hees AFM (1997) Growth and morphology of pedunculate oak (*Quercus robur* L) and beech (*Fagus sylvatica* L) seedlings in relation to shading and drought. *Ann For Sci* 54:9–18
- Vernet JL (1972) Nouvelle contribution à l'histoire de la végétation holocène des Grands Causses d'après les charbons de bois. *Bull Soc Bot Fr* 119:169–184
- Wyckoff PH, Clark JS (2002) The relationship between growth and mortality for seven co-occurring tree species in the southern Appalachian Mountains. *J Ecol* 90:604–615

RESUME

Dans les montagnes du pourtour Méditerranéen, les modifications de l'utilisation des terres ont conduit à une forte dynamique du paysage. Les ligneux colonisent les milieux ouverts, mais le maintien du pâturage, sa variabilité dans le temps et dans l'espace empêchent de définir tout point d'équilibre. La dynamique des espèces arborées constitue le processus le plus important de cette transformation.

Dans cette thèse, nous étudions la dynamique démographique de *Fagus sylvatica* et *Quercus pubescens* dans des milieux représentatifs des paysages du Causse du Larzac.

Des modèles reliant la croissance et la mortalité à l'éclairement montrent que, en sous étage de pin, les différences de tolérance à l'ombre expliquent que le hêtre ait une meilleure capacité de régénération que le chêne. Nous avons ensuite montré que la dynamique d'installation de ces espèces en milieu ouvert et tout particulièrement celle du hêtre, est limitée par la compétition des herbacées. Les buissons peuvent faciliter indirectement l'installation en réduisant la biomasse et la capacité de compétition des herbacées. L'avantage du chêne par rapport au hêtre en milieu ouvert ne résulte donc pas d'une meilleure croissance en pleine lumière mais d'une meilleure survie en compétition avec les herbacées. Les stratégies de régénération des arbres en milieux ouverts pâturés, largement ignorées dans la littérature, constituent pourtant une part importante de leur niche de régénération.

Nous avons enfin analysé la dispersion par les animaux. Le chêne est dispersé à plus longue distance que le hêtre en milieu ouvert, et le geai, agent de dispersion important, conduit à une dispersion dirigée vers les pinèdes dans un paysage hétérogène. A une échelle plus fine, cette dispersion est aussi dirigée vers les pins isolés dans un milieu ouvert hétérogène. Cette dispersion peut ainsi conduire à une dynamique importante du hêtre dans les pinèdes alors que celle du chêne est limitée par sa faible survie.

Mots-clés : Tolérance à l'ombre, dispersion, facilitation indirecte, recrutement, dynamique forestière

ABSTRACT

In the mountains of the Mediterranean Basin, the modifications of the land use drive a strong dynamics of the landscape. The woody species colonize the open area, but the maintenance of grazing and its variability in time and space prevent the existence of any equilibrium. The dynamics of the tree species accounts for a large part of this transformation. In this thesis, we studied the demographic dynamics of *Fagus sylvatica* and *Quercus pubescens* in representative habitats of the landscapes of the Causse du Larzac.

Light-growth and light-mortality models show that the differences of shade tolerance explain the higher regeneration of the beech in pine understory, in comparison to the oak. We show then that the dynamics of establishment of these species in open habitat is limited by herbaceous competition especially for beech. The shrubs can indirectly facilitate the establishment of trees by reducing the biomass of highly competitive herbs. The advantage of the oak compared to the beech in open environment doesn't result therefore from a better growth in full light but of a better tolerance to herbs competition. The strategies of regeneration of the trees in open habitat with large herbivores, hardly covered in the literature, constitute yet an important part of their regeneration niche.

We analyzed the dispersal by animals. The oak is dispersed to longer distance than the beech in open habitat, and the jay, an important dispersal agent, drives to a directed dispersal of the two species toward pine woods in a heterogeneous landscape. This dispersal can thus drive to an important dynamics of beech in the pine groves, whereas for oak the dynamics is limited by its low survival.

Keywords : Shade tolerance, dispersion, indirect facilitation, recruitment, forest dynamics

- Cemagref - Département Gestion des Territoires - UR DFCF - Equipe Ecologie Appliquée des Milieux Boisés, 24 av des landais – BP 50085 – 63172 Aubière cedex.
- CNRS – Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive. 1919 route de Mende, 34173 Montpellier cedex 5

RESUME

Dans les montagnes du pourtour Méditerranéen, les modifications de l'utilisation des terres ont conduit à une forte dynamique du paysage. Les ligneux colonisent les milieux ouverts, mais le maintien du pâturage, sa variabilité dans le temps et dans l'espace empêchent de définir tout point d'équilibre. La dynamique des espèces arborées constitue le processus le plus important de cette transformation.

Dans cette thèse, nous avons étudié la dynamique démographique de *Fagus sylvatica* et *Quercus pubescens* dans des milieux représentatifs des paysages du Causse du Larzac.

Des modèles reliant la croissance et la mortalité à l'éclairement montrent que, en sous-étage de pin, les différences de tolérance à l'ombre expliquent que le hêtre ait une meilleure capacité de régénération que le chêne. Nous avons ensuite montré que la dynamique d'installation de ces espèces en milieu ouvert et tout particulièrement celle du hêtre, est limitée par la compétition des herbacées. Les buissons peuvent faciliter indirectement l'installation en réduisant la biomasse et la capacité de compétition des herbacées. L'avantage du chêne par rapport au hêtre en milieu ouvert ne résulte donc pas d'une meilleure croissance en pleine lumière mais d'une meilleure survie en compétition avec les herbacées. Les stratégies de régénération des arbres en milieux ouverts pâturés, largement ignorées dans la littérature, constituent pourtant une part importante de leur niche de régénération.

Nous avons enfin analysé la dispersion par les animaux. Le chêne est dispersé à plus longue distance que le hêtre en milieu ouvert, et le geai, agent de dispersion important, conduit à une dispersion dirigée vers les pinèdes dans un paysage hétérogène. A une échelle plus fine, cette dispersion est aussi dirigée vers les pins isolés dans un milieu ouvert hétérogène. Cette dispersion peut ainsi conduire à une dynamique importante du hêtre dans les pinèdes alors que celle du chêne est limitée par sa faible survie.

Mots-clés : Tolérance à l'ombre, dispersion, facilitation indirecte, recrutement, dynamique forestière

ABSTRACT

In the mountains of the Mediterranean Basin, the modifications of the land use drive a strong dynamics of the landscape. The woody species colonize the open area, but the maintenance of grazing and its variability in time and space prevent the existence of any equilibrium. The dynamics of the tree species accounts for a large part of this transformation. In this thesis, we studied the demographic dynamics of *Fagus sylvatica* and *Quercus pubescens* in representative habitats of the landscapes of the Causse du Larzac.

Light-growth and light-mortality models show that the differences of shade tolerance explain the higher regeneration of the beech in pine understory, in comparison to the oak. We show then that the dynamics of establishment of these species in open habitat is limited by herbaceous competition especially for beech. The shrubs can indirectly facilitate the establishment of trees by reducing the biomass of highly competitive herbs. The advantage of the oak compared to the beech in open environment doesn't result therefore from a better growth in full light but of a better tolerance to herbs competition. The strategies of regeneration of the trees in open habitat with large herbivores, hardly covered in the literature, constitute yet an important part of their regeneration niche.

We analyzed the dispersal by animals. The oak is dispersed to longer distance than the beech in open habitat, and the jay, an important dispersal agent, drives to a directed dispersal of the two species toward pine woods in a heterogeneous landscape. This dispersal can thus drive to an important dynamics of beech in the pine groves, whereas for oak the dynamics is limited by its low survival.

Keywords : Shade tolerance, dispersion, indirect facilitation, recruitment, forest dynamics

- Cemagref - Département Gestion des Territoires - UR DFCF - Equipe Ecologie Appliquée des Milieux Boisés, 24 av des landais – BP 50085 – 63172 Aubière cedex.
- CNRS – Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive. 1919 route de Mende, 34173 Montpellier cedex 5