

Étude de la fructification et de la régénération naturelle du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) en forêt de plaine sur un gradient climatique en limite de son aire de répartition



Mémoire à la FIF

Auteur

Paola Rezende Mazzella

Maître de stage

Jean-Luc Dupouey – INRA

Myriam Legay – INRA/ONF

Tuteurs

Bernard Roman-Amat – ENGREF

Fabio Poggiani - ESALQ

Daniel E Silva – INRA

Nancy
Septembre 2007

Exchange International Brésil - France

Mémoire à la FIF

*Étude de la fructification et de la régénération naturelle du hêtre
(Fagus sylvatica L.) en forêt de plaine sur un gradient climatique en
limite de son aire de répartition*

REZENDE MAZZELLA, Paola

*Nancy
Septembre 2007*

FICHE SIGNALÉTIQUE D'UN TRAVAIL D'ÉLÈVE FIF

F.I.F. - E.N.G.R.E.F.	TRAVAUX D'ELEVES
TITRE : Étude de la fructification et de la régénération naturelle du hêtre (<i>Fagus sylvatica</i> L.) en forêt de plaine sur un gradient climatique en limite de son aire de répartition	Mots clés <i>Fagus sylvatica</i> , fructification, régénération naturelle, aire limite, climat
AUTEUR (S): Paola Rezende Mazzella	
Caractéristiques : 1 volume ; pages ; annexes ; bibliographie.	

CADRE DU TRAVAIL		
ORGANISME PILOTE : Institut National de la Recherche Agronomique - INRA Nom du responsable : Jean-Luc Dupouey Fonction : Directeur de Recherche		
Nom du correspondant ENGREF : ROMAN-AMAT, Bernard		
Tronc commun ☐ Option ☐ Spécialité ☐	Stage entreprise ☐ Stage étranger ☐ Stage fin d'études ☒ x Date de remise :	Autre ☐
Contrat avec Gref Services Nancy ☐ OUI ☒ NON		

SUITE À DONNER (réservé au service des études)	
☐ - non confidentiel ☐ - confidentiel de façon permanente. ☐ - confidentiel jusqu'au / / puis non confidentiel.	

Résumé

Dans le contexte du changement climatique, la zone limite sud de l'aire de répartition du hêtre (*Fagus sylvatica* L.), déjà écologiquement contraignante pour l'espèce, tendrait à être encore moins favorable. C'est ainsi que nous avons décidé d'étudier sa fructification et sa régénération naturelle en peuplement fermé, aux marges de cette aire. Nous tenterons pour cela de les caractériser, à l'aide de paramètres quantitatifs, pour les mettre en relation. Ainsi, nous essayerons d'apprécier la qualité des fâinées précédentes et l'état de la régénération, et rechercherons les corrélations éventuelles avec le facteur climatique et les variables intrinsèques au peuplement.

Mots clés : *Fagus sylvatica*, fructification, régénération naturelle, aire limite, climat.

Abstract

With foreseen climate changes the limiting zone of distribution of the beech (*Fagus sylvatica* L.) would tend to being even less favorable for the species which is already forced there, of this fact this work studies the fructification and the natural regeneration of the beech in settlement closed in the margins of this area. We will try for that to characterize fructification on quantitative parameters and to connecting with regeneration. Thus, we will try to appreciate the precedent beech fructification in the visited sites, as well as the state of regeneration and to explain the variability met by researching the possible correlation with the climatic parameters and the other factors of influence.

Keywords : *Fagus sylvatica*, fructification, natural regeneration, limit area, climate.

Resumo

Com os aquecimentos globais previstos, a zona limite de repartição da faia (*Fagus sylvatica* L.) tenderá a ser ainda menos favorável para esta espécie onde a mesma já encontra restrições, é dentro deste contexto que este trabalho estuda sua frutificação e sua regeneração natural em povoamentos fechados as margens desta área. Para isto, caracterizou-se a frutificação sob parâmetros quantitativos e relacionou-as com a regeneração. Tentou-se então, apreciar graças a estes parâmetros as frutificações precedentes nos sites visitados, bem como seu estado da regeneração e de explicar sua variabilidade encontrada procurando eventuais correlações com parâmetros climáticos e outros de influência.

Palavras chaves : *Fagus sylvatica*, frutificação, regeneração, área limite, clima.

Remerciements

Le travail que je présente dans le présent rapport a été rendu possible grâce à de nombreuses personnes, qui ont participé à la construction d'un échange entre deux pays. Ces personnes m'ont encouragée et aidée, et c'est à elles que je m'adresse en ce moment.

Je tiens tout d'abord à remercier le Brésil, mon pays, pour encourager et soutenir des programmes d'études comme le BRAFITEC. Je remercie également la CAPES pour son soutien financier et administratif, l'ESALQ pour son implication dans ce programme d'échange et la qualité de la formation de génie forestier qu'elle nous dispense.

Merci à mon tuteur prof. Fábio Poggiani, prof. José Leonardo de Moraes Gonçalves, pour les efforts ayant entraîné la réussite de ce programme, aux prof. Fernando Seixas et Otavio Brito pour leur orientation dès les premières années, au prof. João Luiz Ferreira Batista pour son soutien, ainsi qu'à tous les autres professeurs et toute l'équipe administrative, IPEF, SCAInt et le service de graduation.

Toute ma reconnaissance à la France pour son accueil, à l'ENGREF et à l'INRA pour l'opportunité, l'accueil et la confiance qu'ils m'ont offerts. Je tiens à remercier M. André Granier, directeur de l'unité "Écologie et Écophysiologie Forestières" à l'INRA et toute son équipe. J'adresse également un merci à M. Remi Toussain, directeur général de l'AgroParisTech.

Au prof. Bernard Roman-Amat, à M. Jean-Luc Dupouey et Mme Myriam Legay, j'envoie mes sincères remerciements pour leur accompagnement tout au long de ce stage, ainsi que pour les éclaircissements, l'aide et la connaissance qu'ils m'ont apportés.

A Daniel, j'envoie un énorme merci pour toutes les conversations, les réponses à mes questions, la compagnie durant les déplacements, les bons moments passés en forêts, soit sous la pluie, soit au froid, ou bien avec le bon temps, enfin, merci beaucoup pour son amitié!

Merci à François Lannuzel, à Patrick Behr et Yves Lefèvre pour l'expérience de terrain et l'aide qu'ils m'ont offertes lors de l'étude de mes placeaux et également à Jeanne Bodin pour les réponses apportées et sa disposition de toujours.

A ma famille, tout mon respect et mes remerciements, vous êtes essentiels.

Merci à mes amis, il n'y a pas de mots qui puissent traduire toute votre importance dans ma vie. Parmi eux, Ana, Tiago et Leonardo, merci par votre patience et compagnie, Flora et Fernanda, vous êtes encore là, Anny, Gaby, Martin, Florian et Gleisse, la France est plus belle grâce à vous.

Et les autres amis qui sont restés au Brésil, Roberta et Jubs (cabeças), Leticia et Juliana (a dupla), Maurilio, Marina, Tina et Luciana (toujours), Bety (Berna), Vivyan, Ellen, Lucelha et Dayanne (chuchus), Ronaldo (cunhaaado), Roberto, Joyce, Priscila, Thales, Danilo, Bianca, Daniela, Bruno, Tito, Rodrigo, Bruno Taz, Marcos Paulo, Ticiane, Mariana, Débora, Arilda, Michel et Felipe et toutes les maisons Ataq, Gaia, CEU, Rocinha et Urukubak. Aux amis de l'ESALQ Junior Florestal, de la PAP et de toute l'ESALQ.

La distance n'existe pas...

Merci à tous !



À ma famille et mes amis

Table de matière

Table des annexes	7
Liste des figures	9
Liste des tableaux	11
Index alphabétique de sigles	13
Introduction	15
<i>Contexte général</i>	15
1. Approche bibliographique	17
1.1 Le hêtre (<i>Fagus sylvatica</i> L.)	17
1.2 L'aire de répartition	18
1.3 La régénération du hêtre	19
1.3.1 Concurrence, prédation et maladies	20
2. Matériel et méthodes	23
2.1 Caractérisation de l'aire étudiée	26
2.2 Protocole de Terrain	29
2.3 Analyses des données	33
3. Résultats	35
3.1 Fructification	37
3.1.1 Modèle de fructification	39
3.2 Régénération	47
3.2.1 Modèle de régénération	50
4. Discussion	55
4.1 Analyse de la fructification	55
4.2 Analyse de la régénération	57
5. Conclusion	59
Références	61
Liste de Contacts	65
Annexes	67

Table des annexes

Annexe 1 : Corrélation entre les paramètres climatiques _____	67
Annexe 2 : Nombre moyen de cupules par m ² et par forêt _____	69
Annexe 3 : Nombre moyen de plantules de hêtre par m ² et par forêt _____	70
Annexe 4 : Allocation des placettes _____	71
Annexe 5 : Données moyennes par placette concernant l'exposition, la pente, le recouvrement et épaisseur des horizons organiques (OL, OF et OH), le type de humus, la profondeur prospectable du sol et le type de substrat _____	72
Annexe 6 : Données moyennes de recouvrement pour toutes les strates de chaque placette, la distance moyenne du hêtre plus proche du centre de la sous-placette et son CHP, le nombre moyen de hêtre dans la strate arborescente de sous-placette et son recouvrement _____	74

Liste des figures

Figure 1 : Distribution spatiale de <i>Fagus sylvatica</i> en Europe _____	18
Figure 2 : Carte de présence et absence du hêtre en France _____	23
Figure 3 : Fréquence du hêtre en fonction des précipitations annuelles – zone de prospection _____	24
Figure 4 : Fréquence du hêtre en fonction des précipitations estivales – zone de prospection _____	24
Figure 5 : Fréquence du hêtre en fonction de la température – zone de prospection _____	25
Figure 6 : Fréquence du hêtre en fonction de déficit hydrique climatique – zone de prospection _____	25
Figure 7 : Précipitations annuelles moyennées sur 30 ans (mm) par placette (latitude) _____	26
Figure 8 : Températures minimales et maximales annuelles moyennées sur 30 ans (°C) par placette (latitude) _____	27
Figure 9 : Déficit hydrique climatique moyen annuel (P-ETP) (mm) par placette (latitude) _____	27
Figure 10 : Nombre de jours de gel moyen cumulés (annuellement) par placette (latitude) _____	27
Figure 11 : Localisation de placettes installées _____	28
Figure 12 : Schéma d'allocation des placettes et sous-placettes _____	31
Figure 13 : Schème de stratification verticale de la placette _____	32
Figure 14 : Schéma de ramassage de cupules selon leur quantité et la surface prise en compte _____	32
Figure 15 : Comparaison entre le recouvrement moyen par placette et par sous-placette de chaque strate (en %) _____	35
Figure 16 : Recouvrements totaux moyens pour chaque strate et participation absolue du hêtre dans chacune d'entre elles (en % et à l'échelle des sous-placettes) _____	36
Figure 17 : Nombre moyen de cupules par m ² et par placette (latitude) _____	37
Figure 18 : Distribution du nombre moyen de cupules par m ² et par forêt _____	37
Figure 19 : Distribution en classe du nombre moyen de cupules par m ² par forêt _____	38
Figure 20 : Distribution en classe du nombre de cupules de hêtre par m ² par zone _____	38
Figure 21 : Nombre moyen de cupules par m ² et par zone _____	39
Figure 22 : Probabilité de normalité des résidus du modèle général de fructification sans les facteurs climatiques. _____	40
Figure 23 : Distribution de la densité de cupules (/m ²) et de son logarithme par rapport à <i>CHPmoy</i> (cm) et à <i>DistArbmoy</i> (m) dans les régressions linéaires simples _____	40
Figure 24 : Distribution de la densité de cupules (/m ²) et de son logarithme par rapport à <i>PropFagG</i> (%) dans la régression linéaire simple _____	41
Figure 25 : Probabilité de normalité des résidus du modèle final de fructification _____	41
Figure 26 : Matrice graphique de corrélations entre les variables du modèle de fructification final (nb de cupules/m ²) _____	43
Figure 27 : Matrice graphique de corrélations des variables du modèle de fructification final et le ln du nombre de cupules/m ² _____	43
Figure 28 : Distribution de la quantité de cupules par m ² et son logarithme par rapport le nombre de jours de gel moyen pendant le mois de avril et octobre (<i>G4</i> et <i>G10</i>) _____	44
Figure 29 : Proportion du hêtre en surface terrière (%) par forêt (en classe) _____	45

Figure 30 : CHP du hêtre (cm) par forêt (en classe)	45
Figure 31 : Distance du hêtre (cm) par forêt (en classe)	45
Figure 32 : Nombre moyen de jours de gel en avril (<i>G4</i>) par forêt	45
Figure 33 : Nombre moyen de jours de gel en octobre (<i>G10</i>) par forêt	45
Figure 34 : Distribution du nombre moyen de cupules par m ² en relation le type de humus	46
Figure 35 : Nombre moyen de plantules de hêtre par placette (latitude)	47
Figure 36 : Nombre moyen de plantules de hêtre par m ² par zone	48
Figure 37 : Distribution du nombre moyen de plantules de hêtre par m ² dans des sous-placettes et le coefficient Braun- Blanquet de hêtre dans la strate herbacée des placettes moyennée par forêt	48
Figure 38 : Distribution en classe du nombre moyen de plantules de hêtre par m ² et par forêt	49
Figure 39 : Distribution en classe du nombre moyen de plantules de hêtre par m ² par zone	49
Figure 40 : Distribution du nombre moyen de plantules de hêtre par m ² et de son logarithme népérien par rapport à la température minimale moyenne de décembre	50
Figure 41 : Distribution du nombre moyen de plantules de hêtre par m ² et de son logarithme népérien, par rapport à la la longitude	50
Figure 42 : Matrice graphique des corrélations du nombre moyen de jours de gel de septembre à juin, par rapport à la densité de plantules de hêtre au m ²	51
Figure 43 : Distribution du nombre moyen de plantules de hêtre par m ² et de son logarithme népérien, par rapport à <i>G11</i>	51
Figure 44 : Matrice graphique des corrélations des déficits hydriques climatiques mensuels d'octobre à février, par rapport à la densité de plantules de hêtre au m ²	52
Figure 45 : Distribution du nombre moyen de plantules de hêtre par m ² et de son logarithme népérien, par rapport au déficit hydrique climatique du mois d'octobre	52
Figure 46 : Distribution du nombre moyen de plantules de hêtre par m ² par rapport à l'intensité lumineuse	53
Figure 47 : Représentation des zones de régénération de hêtre et des zones de peuplements installés	60

Liste des tableaux

Tableau 1 : Relation des placettes installées. _____	29
Tableau 2 : Données moyennes par placette (intervalle de confiance 95%) _____	35
Tableau 3 : Données moyennes par sous placette (intervalle de confiance à 95% de probabilité) _____	36
Tableau 4 : Données moyennes de nombre de cupules par m ² et par région _____	39
Tableau 5 : Paramètres du modèle final de fructification _____	42
Tableau 6 : Corrélations de Pearson entre les variables du modèle général de fructification (nombre de cupule/m ²) _____	42
Tableau 7 : Corrélations de Pearson entre les variables du modèle de fructification (ln nombre de cupule par m ²) _____	43
Tableau 8 : Densité de cupules par m ² selon deux classes d'humus (sur critère d'acidité). _____	46
Tableau 9 : Données moyennes de nombre de plantules de hêtre par m ² et par région _____	47
Tableau 10 : Significativités et valeurs de R ² des variables de nombre de jours de gel _____	51
Tableau 11 : Significativités et valeurs de R ² des variables de déficit hydrique climatique _____	52

Index alphabétique de sigles

FIF : Formation des ingénieurs forestiers
BRAFI TEC : Brésil France ingénieur technologie
CAPES : Coordination de perfectionnement du personnel de niveau supérieur
ENGREF : École Nationale du Génie Rural des Eaux et Forêts"
ESALQ : École Supérieure d'Agriculture "Luiz de Queiróz"
USP : Université de São Paulo, Brésil
IPEF : Institut de recherches et études forestières
INRA : Institut national de la recherche agronomique
RENECOFOR : Réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers
ANR : Agence nationale de la recherche
Euforgen : Programme européen des ressources génétiques forestières
IPCC : Groupe d'experts intergouvernementaux sur l'évolution du climat
SATMOS : Service d'archivage et de traitement météorologique des observations spatiales
ONF : Office national des forêts
IFN : Inventaire forestier national

ETP : evapo-transpiration potentielle
P : précipitation
A : strate arborescente
AH : strate arbustive haute
AB : strate arbustive basse
H : strate herbacée
M : strate muscinale
SP : sous-placette
ST : surface terrière
CHP : circonférence à 1,30 mètres
FD : forêt domaniale
FC : forêt communale
IC : intervalle de confiance
Ln : logarithme népérien
Nb : nombre

°C : degré Celsius
mm : millimètre
m² : mètre carré
m : mètre
cm : centimètre
min : minimum
max : maximum

Introduction

Ce présent stage de FIF s'intègre dans le programme d'échange international BRAFITEC/CAPES, entre l'ENGREF AgroParisTech, France, et l'ESALQ/USP, Brésil, et a été réalisé au sein de l'unité "Écologie et Écophysiologie Forestière" de l'INRA de Nancy, France, sous le tutorat de Bernard Roman-Amat (ENGREF), Jean-Luc Dupouey (INRA), Myriam Legay (INRA/ONF) et Daniel E Silva (Doctorant INRA). Le travail s'inscrit dans le "Programme Vulnérabilité : milieux et climat 2006" du projet ANR Dryade "Vulnérabilité des forêts face aux changements climatiques : de l'arbre aux aires bioclimatiques" et plus particulièrement dans le travail de thèse "Réponse de *Fagus sylvatica* aux changements climatiques : comportement des hêtraies planitiaires françaises en limite d'aire de répartition" de Daniel E Silva.

Dans ce travail nous voulons étudier la fructification et la régénération naturelle du hêtre en peuplement fermé aux marges de son aire de répartition. Nous tentons pour cela de caractériser la fructification sur des paramètres quantitatifs et de mettre en relation cette dernière avec la régénération. Ainsi, nous essayons d'apprécier grâce à ces paramètres les faînéées précédentes dans les sites visités, ainsi que l'état de la régénération et d'expliquer la variabilité rencontrée en recherchant les éventuelles corrélations avec les paramètres climatiques et les autres facteurs d'influence.

Contexte général

Le climat est un facteur déterminant pour la distribution des essences forestières. La fréquente différenciation des populations en relation avec le climat démontre qu'il existe un fort effet sélectif dans les populations naturelles (Jump et al, 2006a). Concernant les "vitesses de migration" maximales des espèces végétales, elles varient de 4 à 200 Km par siècle. La vitesse limite de déplacement est d'autant plus faible que la plante arrive à maturité tardivement et que la dissémination de ses graines est limitée. Un déplacement d'aire favorable signifie que la région où il fait "bon vivre" pour un végétal progresse vers des régions plus contraignantes. En arrière du front, nous aurons une augmentation progressive des contraintes, puisque les conditions écologiques s'éloigneront de l'optimum des populations. Si le déplacement est suffisamment lent, les populations pourront migrer en accord avec leur écologie. Mais si l'aire favorable se déplace trop brusquement, l'établissement des populations dans les zones en front de migration sera trop limité (Jancovici, 2002).

Dans notre cas, nous cherchons à étudier le hêtre dans sa limite la plus sèche et la plus chaude. Ainsi, avec les réchauffements prévus, cette zone tendrait à être encore moins favorable pour l'espèce qui s'y trouve déjà contrainte.

Selon Jump et al (2006a), la température relative a un rôle important dans la différenciation adaptative entre individus des zones limites de basses et hautes altitudes, pour *Fagus sylvatica*. Ainsi, l'augmentation récente des températures due au changement climatique global impose une pression de sélection dans les populations. Il en résulte un changement génétique directionnel. Le hêtre offre des potentialités adaptatives à court terme, néanmoins, cela n'est pas suffisant pour lui permettre de persister dans l'ensemble de l'aire de répartition actuelle en Espagne.

D'après Peñuelas & Boada (2003), cités par Jump et al, (2006b), le hêtre décline dans les limites de basses altitudes, dans la région de la Montagne de Montseny (nord-est de l'Espagne) à cause de son isolation graduelle, de la dégradation de ses populations et de son remplacement par le chêne (*Quercus ilex* L.). Dans le travail de Jump et al (2006b), les nouvelles données ont indiqué que le déclin des populations isolées en basse altitude est corrélé au déclin général des arbres adultes. Il est cependant plus probable que le manque régénératif ait un rôle important à jouer en association avec le déclin de ces

derniers. Dans le cadre de notre étude, nous avons donc choisi d'étudier le hêtre de plaine, à une altitude inférieure à 350 mètres.

Concernant la croissance, sa limitation par la sécheresse est réelle aux faibles altitudes. Ainsi, une faible gamme peut avoir des conséquences importantes pour la persistance des populations, car des augmentations fréquentes de températures ne sont pas accompagnées par des augmentations de précipitations. Les symptômes typiques du déclin du hêtre sont l'augmentation de la décoloration et de la défoliation des couronnes aux basses altitudes (Peñuelas & Boada (2003) in Jump, 2006b). Dans le travail de thèse de Daniel E Silva, la croissance du hêtre dans notre zone d'étude sera étudiée, pour permettre une discrimination des facteurs d'influence.

Ainsi, les changements climatiques ont des conséquences sur le fonctionnement et la dynamique des peuplements forestiers. Concernant les espèces européennes, les changements climatiques affecteront surtout les marges sud de leurs aires de répartition, par un accroissement des risques de dépérissement et d'incendie, entraînant à terme une dégradation des peuplements en place, par une diminution de la biodiversité (Thuiller et al. 2005, cité par le projet Dryade, 2006). Les études démontrent que la teneur atmosphérique en dioxyde de carbone a augmenté de 31% en un siècle et la température en moyenne de 0.7°C (IPCC, 2001).

C'est dans ce cadre que le projet d'ANR Dryade a choisi de concentrer ses recherches sur cinq essences productives de bois de haute valeur économique (le sapin pectiné (*Abies alba* Miller), le douglas vert (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco), le hêtre (*Fagus sylvatica* L.), le complexe chêne sessile – chêne pédonculé (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl. - *Quercus robur* L.), et le couple pin/scolyte, contrasté en terme d'introduction par l'homme et de vulnérabilité aux contraintes du climat et aux agents biotiques.

L'espèce que nous étudions (*Fagus sylvatica* L.) est une essence modèle majeure de la forêt française (troisième essence feuillue, 9% de la surface forestière totale). Elle présente une limite biogéographique nette dans les plaines du sud-ouest de la France. Sa dynamique de colonisation est forte et en constante progression relative par rapport aux autres essences en France. Elle a montré une mortalité significative après l'événement de sécheresse de 2003. L'ensemble de ces observations suggère que cette espèce pourrait présenter un comportement de type "seuil", avec une augmentation non linéaire des risques de dépérissements en fonction des niveaux de sécheresse. Ainsi, l'objectif du projet Dryade concernant le hêtre est de comprendre comment s'établit sa limite biogéographique, afin d'apporter des éléments d'information quant à son avenir au niveau de ses marges, thème fortement débattu à ce jour (Rennenberg et al, 2004, Ammer et al, 2005, cité dans Dryade, 2006).

Cette problématique nous conduit directement aux objectifs de ce travail : (i) tenter de mettre en évidence les variables climatiques et les paramètres de peuplements déterminants pour la fructification des hêtraies de la zone d'étude ; (ii) étudier l'effet de ces mêmes facteurs sur la régénération de *Fagus sylvatica* en milieu fermé ; (iii) mettre en relation fructification et régénération, afin d'observer une éventuelle tendance corrélative. L'intérêt de cette étude sera d'apporter des éléments de réponses aux questions suivantes : est-ce que la fructification, la régénération ou bien les deux, sont déterminantes dans le maintien des hêtraies aux limites de leur aire de répartition actuelle, et le seront-elles dans les perspectives de changements climatiques ?

1. Approche bibliographique

1.1 Le hêtre (*Fagus sylvatica* L.)

Le hêtre est une essence ligneuse caducifoliée, monoïque, diploïde, affiche une stratégie K de reproduction et une pollinisation anémophile. Il possède un système racinaire peu profond ce qui le rend sensible à la sécheresse édaphique. Sa longévité est d'environ 300 ans et sa hauteur peut atteindre plus de 40 mètres (Peterken & Mountford, 1996 et Ellenberg, 1996, cité par Giesecke et al, 2006). La reproduction végétative est absente chez *Fagus sylvatica* et le marcottage se produit seulement dans les régions montagneuses (Peters, 1997, cité par Giesecke et al, 2006).

La formation des bourgeons florifères du hêtre est largement favorisée par des mois de juin et juillet assez chauds, ensoleillés et relativement secs. Les précipitations et la température de l'été influencent l'abondance de la floraison de l'année suivante et par conséquent celle de la faînée consécutive. Des gelées tardives au moment de la floraison ont un effet néfaste, car les fleurs femelles se trouvent détruites (à partir de -1,4°C à -3°C) et les inflorescences mâles sont endommagées à partir de -1,0°C (Oppermann et Bornebush, 1926, cité par Oswald dans Teissier du Cros E. et al, ed, 1981). Pluies et orages, au moment de la floraison, nuisent à la libération du pollen et entravent donc la pollinisation (Oswald, dans Teissier du Cros E. et al, ed, 1981).

Concernant la pollinisation, le hêtre est anémophile et le mode de fécondation est croisé ou allogame. Les conditions optimales sont les suivantes : températures comprises entre 15 et 25°C, humidité relative entre 41 et 47 %, absence de pluies et insolation journalière de plus de 10 heures (Matyas, 1965, cité par Oswald, dans Teissier du Cros E. et al, ed, 1981).

La fructification du hêtre débute entre 40 et 50 ans en milieu ouvert et vers 60-80 ans en peuplement dense. Elle peut se poursuivre jusqu'à plus de 200 ans. La périodicité des bonnes faînées est de 5 à 10 ans. Les graines (faînes) tombent par gravité au pied de l'arbre, les oiseaux et les rongeurs en consomment une partie mais ils contribuent également à leur dispersion. Le développement du fruit nécessite une grande quantité de glucides, il faut donc que les conditions microclimatiques pendant l'été soient optimales pour la photosynthèse, cela afin d'assurer la transformation d'une floraison abondante en une "bonne faînée".

Une faînée totale produit en moyenne 500 faînes pleines et 250 faînes vides par mètre carré et ce sont les stations à faible réserve en eau et en exposition sud qui montrent la fructification la moins abondante. Cependant, la différence entre expositions nord et sud n'est pas significative au seuil de 5% sur les plateaux calcaires du nord-est de la France, en forêt de Haye. En revanche, sur les sols les plus superficiels l'exposition joue un rôle très marqué, en accentuant les difficultés d'alimentation en eau sur les versants sud, ou en les atténuant sur les versants nord (Becker et al, 1977, cité par Becker et al, 1981). La sylviculture peut aussi intervenir efficacement pour créer des conditions favorables à la fructification. Suite à des coupes d'éclaircie ou à une gestion de type taillis-sous-futaie par exemple, où la densité des semenciers est limitante mais la diversité des essences semble être favorable à la qualité du sol mais surtout l'effet d'éclaircissement de houppiers, les arbres dominants vont avoir une fructification plus importante que les arbres de futaies. En effet, la densité des semenciers dans ces dernières est suffisante mais les houppiers sont étriqués. La circulation du pollen est par conséquent réduite. De plus, les hêtraies les plus pures contribuent sensiblement à l'acidification des horizons superficiels du sol, limitante elle aussi pour la fructification.

Néanmoins, qualifier les faînées est peu évident car, en général, elles ne sont pas observées systématiquement et les faînées intermédiaires ne sont pas aussi aisément caractérisables que les fructifications abondantes, totales ou nulles (Buffet, 1981). Un échantillonnage au sol après la chute des

faînes conduit généralement à une sous-estimation des faînes pleines, du fait de la prédation, mais c'est cependant la méthode la plus simple à mettre en œuvre. Le ramassage des cupules fournit une excellente estimation de la fructification, leur nombre correspondant en effet au nombre de fleurs fécondées non avortées (Becker et al, 1977) ; De plus, les cupules possèdent un temps de résidence au sol suffisant pour pouvoir réaliser le comptage à n'importe quelle saison. C'est donc ce paramètre que nous avons choisi de mesurer dans notre étude.

Les faînes ont une dormance sensible au froid particulièrement profonde puisqu'elle peut nécessiter jusqu'à trois mois de traitement au froid humide (4°C et 30-34% de teneur en eau) pour lever en laboratoire. Il s'agit d'une dormance réelle, l'origine de cette dormance est en partie liée à l'existence de téguments externes qui, de façon purement mécanique, gênent l'imbibition d'eau et la sortie de la radicule. Mais cela est principalement dû à des inhibitions physiologiques internes à l'embryon lui-même, dont la nature exacte est encore peu connue (Bonnet-Masimbert et Muller, 1975).

La germination des faînes se déroule au printemps. A cette saison, les semis de hêtre sont très sensibles à la sécheresse et aux gelées tardives, il faut donc que le taux d'humidité soit idéal (Watt, 1923, cité par Giesecke et al, 2006). L'influence de la station est prépondérante et le travail du sol peut permettre d'améliorer les propriétés physiques des horizons superficiels, de protéger les racines des gelées tardives au moment de la levée grâce à l'enfouissement des graines, d'éviter les dégâts d'une sécheresse de printemps ou encore de diminuer la concurrence exercée par la végétation herbacée sur les jeunes semis (Becker et al, 1977).

Aux premiers stades de développement, le hêtre réagit très favorablement à une augmentation de l'éclairement, cependant, le hêtre peut survivre sous un couvert plus dense (éclairement relatif inférieur à 10%), mais la mortalité est alors très élevée et la croissance extrêmement ralentie (Oswald, dans Teissier du Cros E. et al, ed, 1981).

Le dernier point à rappeler concerne l'intérêt et même la nécessité des champignons symbiotiques mycorhiziens, qui permettent d'assurer l'alimentation minérale, comme chez de nombreuses autres essences.

1.2 L'aire de répartition

La répartition du hêtre est limitée à la partie occidentale de l'Europe, à l'exclusion des régions les plus septentrionales. Dans le nord de son aire, il est très souvent une essence de plaine, tandis que dans la partie méridionale de celle-ci, il se cantonne dans les régions montagneuses. Cela est dû au climat méditerranéen de ces régions qui "oblige" le hêtre à "compenser" par l'altitude ses exigences ombrothermiques.

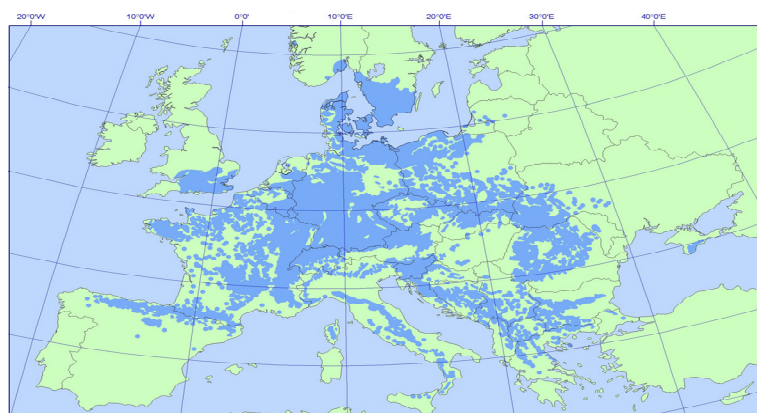


Figure 1 : Distribution spatiale de *Fagus sylvatica* en Europe
(Source : Euforgen, 2006)

En France, le hêtre fait partie des essences dominantes et constitue environ 9% des forêts françaises, avec une surface totale de près de 1 300 000 ha (Bastien et al, 2005). Il forme rarement à l'état naturel des forêts pures, même s'il est seul dans la strate arborescente dominante. En effet, il est le plus souvent associé à une ou plusieurs essences secondaires (plus nombreuses sur les sols calcaires que sur les sols acides) (Timbal et al, 1981).

La différence entre la zone où le hêtre domine et la zone où il est "marginal" correspond au passage d'un climat humide à un climat à tendance aride du point de vue des écologues (Le Tacon et al, 1981). Sous climat régional "humide" (zone centrale de l'aire), le hêtre se développe en pleine lumière, en lisière, et parfois même assez loin de la hêtraie dans des friches voisines, en progressant avec un fort dynamisme. Il présente dès son jeune âge un comportement d'essence de lumière. Sous climat régional sec, au contraire, le hêtre ne se développe plus en pleine lumière et a besoin d'un abri dès les premiers stades de développement. Il présente alors un comportement typique d'essence d'ombre. La hêtraie ne peut progresser sur les terrains déboisés voisins que par l'intermédiaire de formations ligneuses héliophiles transitoires, où dominent le coudrier et les obiers par exemple. Son dynamisme est alors moindre.

Le hêtre est donc une essence de lumière en climat humide, et d'ombre en climat sec. Il est possible d'observer une croissance du hêtre plus rapide en climat doux et humide (ouest de la France) qu'en climat plus rigoureux et plus sec (nord-est). Le microclimat possède une influence importante sur la production, puisque celle-ci est nettement plus forte aux expositions nord qu'aux expositions sud.

La variabilité génétique du hêtre explique sa forte amplitude écologique, tant sur le plan climatique qu'édaphique et cette plasticité écologique explique l'étendue de son aire de répartition en Europe et la variété des syntaxons dans lesquels il se trouve.

Néanmoins, le facteur pour lequel il est de très loin le plus sensible est l'excès d'eau. C'est ainsi qu'il est très défavorisé par l'hydromorphie permanente, caractérisée par la présence d'un gley à profondeur plus ou moins grande. Par conséquent, tous les sols caractérisés par l'existence d'un type d'humus hydromorphe (hydromull, hydromoder, hydromor), ou l'existence de phénomènes d'oxydoréduction à moins de 20 cm de la surface, sont synonymes de fortes contraintes pour le hêtre, de même que les sols à texture majoritairement argileuse dès la surface et l'excès d'acidité.

Cependant, la plasticité du hêtre est telle que des hêtraies peuvent se rencontrer sur des stations hyperacides à canche flexueuse et à fougère, sur des sols podzoliques et parfois même sur des podzols comme à Villers-Cotterêts, ainsi que sur les sables de Fontainebleau (Le Tacon et al, 1981).

1.3 La régénération du hêtre

Lors de cette étude, nous avons tenté, grâce à un échantillonnage de hêtraies sur la grande partie ouest de la France, de diagnostiquer la capacité de fructification et de régénération du hêtre en limite de son aire. La réussite des premiers stades de la régénération du hêtre répond à un gradient longitudinal à l'échelle de la France, positif d'Ouest en Est, et dans une moindre mesure, de la rareté des fructifications contrairement au chêne (Buffet, 1981).

Nous avons toujours travaillé en peuplement fermé puisque cette étude s'insère dans un travail de thèse portant sur la croissance des peuplements forestiers de hêtres. Néanmoins, du point de vue de la gestion forestière française, il existe deux types de régénérations : la régénération naturelle, qui subit en général des interventions sylvicoles d'éclaircies, coupes préparatoires ou d'ensemencement, travail du sol, coupes de mise en lumière, dégagements et dépressages, puis la régénération artificielle (plantation).

D'après Fanta (2004), la flexibilité écologique du hêtre fait la régénération naturelle des hêtraies un processus à long terme, caractérisant sa dynamique de succession.

D'après Vitlox et al (2001) dans un travail d'étude bibliographique, la régénération naturelle du hêtre engendre des sujets nettement moins fourchus et portant de plus fines branches, donc plus aptes à l'élagage naturel que les plantations, qu'elles soient réalisées à faible ou à forte densité (jusqu'à 10.000 plants/ha). Cependant, la régénération naturelle présente de nombreux facteurs limitants aux stades de l'installation, du développement et du recrutement des semis, mais les techniques d'assistance sylvicole adaptées aux conditions locales permettent d'obtenir des régénérations naturelles très satisfaisantes.

Il est souvent apparu nécessaire soit de pratiquer une régénération entièrement artificielle, soit au minimum de compléter les vides laissés par la régénération naturelle (Bonnet-Masimbert et Muller, 1975). Le caractère complémentaire de ces deux techniques (régénération naturelle et plantation) paraît donc évident (Vitlox et al, 2001). Dans le cas de notre étude, nous rappelons que les mesures ont été effectuées en peuplement fermé, où la régénération est naturelle et non forcément assistée par les gestionnaires.

Selon Oswald (Teissier du Cros E. et al, ed, 1981), les chances de réussite d'une régénération naturelle sont d'autant plus faibles que les hivers sont moins rigoureux. Une longue période de neige assura une bonne protection des faînes. De façon générale, c'est donc en plaine que l'obtention d'une régénération naturelle de hêtre pose le plus de problèmes (Martinot-Lagarde et al, 1981). Il est donc utile de rappeler que l'état de la régénération dépend tout d'abord de la qualité de la faînée, de la conservation des faînes et de la levée de leur dormance.

La germination et la survie des semis sont d'autant moins bonnes que le type d'humus se rapproche du mor, et à un degré moindre sur un mor-moder ou moder. Cela est dû, d'une part aux faibles réserves en eau des substrats sableux sur lesquels se développent plus souvent ces types d'humus, et d'autre part à la pauvreté chimique de ce type de matériau. Notons que l'humus brut constitue un obstacle physique à la pénétration des jeunes racines de hêtre. Pour cela, des études sont en cours de réalisation sur le site de Fougères, dans le programme initié en 1996 « Dynamique du fonctionnement minéral et carbonaté d'une hêtraie de plaine : influence du milieu, de l'âge des peuplements, de la sylviculture et des changements globaux » (Nys et al, 2003).

1.3.1 Concurrence, prédation et maladies

Dans les phénomènes de concurrence au sens large pouvant affecter des jeunes hêtres, la seule compétition par les autres espèces pour l'eau, les éléments minéraux, la lumière, peut jouer un rôle important, prépondérant ou exclusif. L'eau constitue le facteur le plus limitant pour la plantule, puis, avec l'âge, les arbres améliorent leur équilibre hydrique et c'est le facteur lumière qui devient plus contraignant.

Dans les espèces végétales concurrentes, nous pouvons citer par exemple :

- En milieu acide et filtrant : la canche flexueuse (*Deschampsia flexuosa*), la fougère aigle (*Pteridium aquilinum*), le houx (*Ilex aquifolium*) et la grande luzule (*Luzula maxima*). ;
- En milieu mésophile : la ronce (*Rubus sp.*), la canche cespiteuse (*Deschampsia cespitosa*), le millet diffus (*Milium effusum*), le calamagrostis (*Calamagrostis epigeios*) et plus rarement la mélisse (*Melica uniflora*), le crin végétal (*Carex brizoides*) et la grande fétuque (*Festuca sylvatica*) ;
- En milieu calcaire : morts-bois calcaricoles divers, l'aubépine (*Crataegus sp.*), le cornouiller mâle (*Cornus mas*), le cornus sanguin (*Cornus sanguinea*), le troène (*Ligustrum vulgare*), la séslerie (*Sesleria coerulea*) et la laiche glauque (*Carex flacca*).

Le travail du sol pour l'élimination de la végétation concurrente est très favorable car il limite les échecs de régénération, mais d'autres facteurs demeurent, comme les champignons du sol, les rongeurs et les oiseaux, provoquant la disparition des faînes et par conséquent, une mauvaise régénération naturelle (Engler et al, 1979).

Cependant, même face à un milieu fortement enherbé ou embroussaillé et en absence de régénération, il faut se garder de conclure hâtivement à la responsabilité première de la végétation indésirable. Il arrive en effet fréquemment que les causes de l'échec observé préexistent à l'envahissement de cette végétation, ce qui rend le facteur végétation plus défavorable encore pour la régénération (Becker et al, 1981). Par exemple, le phénomène d'allélopathie peut aussi exister de la part des espèces subordonnées du sous-bois ou même des hêtres adultes.

En ce qui concerne les grands animaux, ils causent également des pertes non négligeables, essentiellement par consommation des faînes et des jeunes plantules. Cependant, leur impact serait moins important que celui des rongeurs et des oiseaux. On peut distinguer :

Le sanglier causant des dégâts importants dans les jeunes plantations où plus d'un plant de hêtre peut avoir ses racines à l'air libre ;

- Le cerf pour qui le hêtre ne constitue pas une victime de choix, mais se place dans la liste des espèces arborescentes appétantes ;
- Le chevreuil ne représente pas un danger important, à l'exception des peuplements artificiels qu'il affectionne particulièrement ;
- Le chamois dont les dégâts hivernaux d'abrouissement sont importants en montagne.

Les espèces de rongeurs prédateurs qui ont un régime alimentaire essentiellement granivore sont l'écureuil, le mulot et le campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*), mais d'après le travail de Engler et al (1979), la consommation des faînes par les rongeurs est insuffisante pour expliquer l'échec de la régénération, ainsi, le rôle des oiseaux apparaît au moins aussi important. Ces derniers parcourent durant la journée des distances importantes, ce qui entraîne de fortes dépenses énergétiques et en contrepartie une alimentation renforcée. Les espèces migratrices, se trouvant en grand nombre de septembre jusqu'au début du printemps, sont à prendre en considération. Parmi elles, le pigeon ramier (*Columba palombus*) et le pinson du nord (*Fringilla montifringilla*) (Le Louarn, 1981).

Les chenilles, de fin mai à fin juin, peuvent attaquer 10 à 20% des semis, mais, apparemment, la cause essentielle de la diminution du nombre de semis à partir du mois de juin est l'apparition de deux insectes : le puceron laineux (*Phyllaphis fagi*) et une cicadelle (*Thyphlocyba cruenta*) (Malphettes, cité dans du Cros, 1981).

A cela s'ajoutent les maladies comme la pourriture des faînes, causée par le *Rhizoctonia solani* Khun. A elle seule, ou associée aux autres causes de disparition des faînes, elle constitue une des principales raisons de l'échec de la régénération naturelle, mais un travail du sol permet de lutter efficacement contre ce pathogène. La maladie de "la fonte des semis" causée par le *Phytophthora fagi*, attaque les jeunes semis pendant leur première ou leur seconde année de développement. L'anthracnose du hêtre (*Discula quercina*), qui limite l'établissement des jeunes plants, constitue également une limite pour la régénération. En ce qui concerne la maladie de l'écorce du hêtre causée par l'action combinée d'une cochenille (*Cryptococcus fagisuga*) et d'un champignon (*Nectria coccinea*). Et c'est lors de la phase de régénération que la dissémination du chancre (*Nectria ditissima*) a lieu (Buffet, 1981).

2. Matériel et méthodes

Un des objectifs soulevé par la thèse dans laquelle ce travail s'inscrit concerne la caractérisation de la croissance dans les zones limite du hêtre. L'orientation de l'échantillonnage de ce travail a donc été dépendante de cette problématique, cependant, c'est précisément dans cette zone que l'étude de la régénération et de la fructification du hêtre nous a paru la plus intéressante. Nous avons pour cela défini la zone accusant une faible fréquence de hêtre dans la strate arborescente, à partir des données de l'Inventaire Forestier National (rapport présences/absences dans les sites échantillonnés de l'IFN). Celle-ci s'étend du sud-ouest à la partie basse du nord-ouest de la France et comprend le domaine méditerranéen. Nous avons ensuite étudié les caractéristiques climatiques de cette zone afin de stratifier notre échantillonnage, à partir des variables simples mais intégratives. Nous avons utilisé les données climatiques AURELHY, qui sont des moyennes trentenaires.

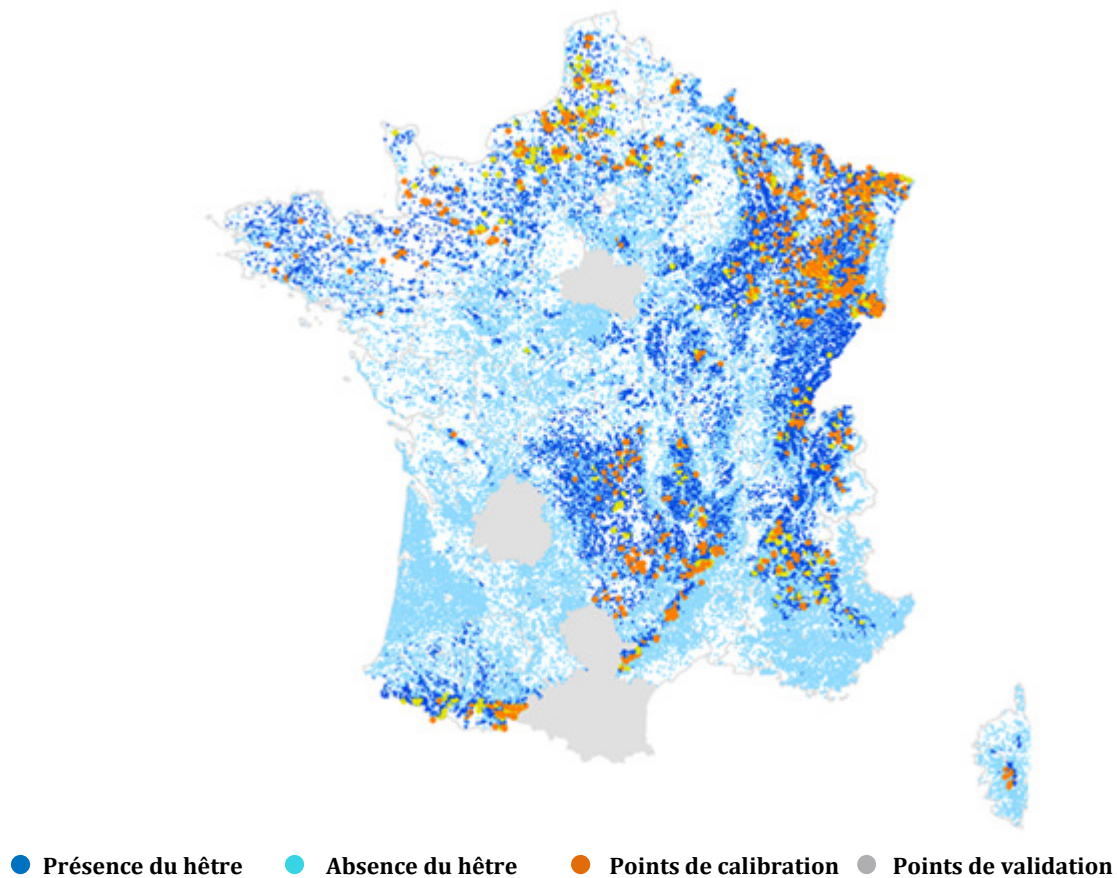


Figure 2 : Carte de présence et absence du hêtre en France
(Source : IFN)

Sur les figures 3, 4, 5 et 6, nous pouvons observer que le hêtre possède un déterminisme climatique bien visible sur les données IFN. La première nous montre que les variations de fréquences en fonction de la pluviométrie sont de l'ordre d'une vingtaine de pourcents et que les limites de présence du hêtre se situent en dessous de 600 mm et au dessus de 1520 mm environ.

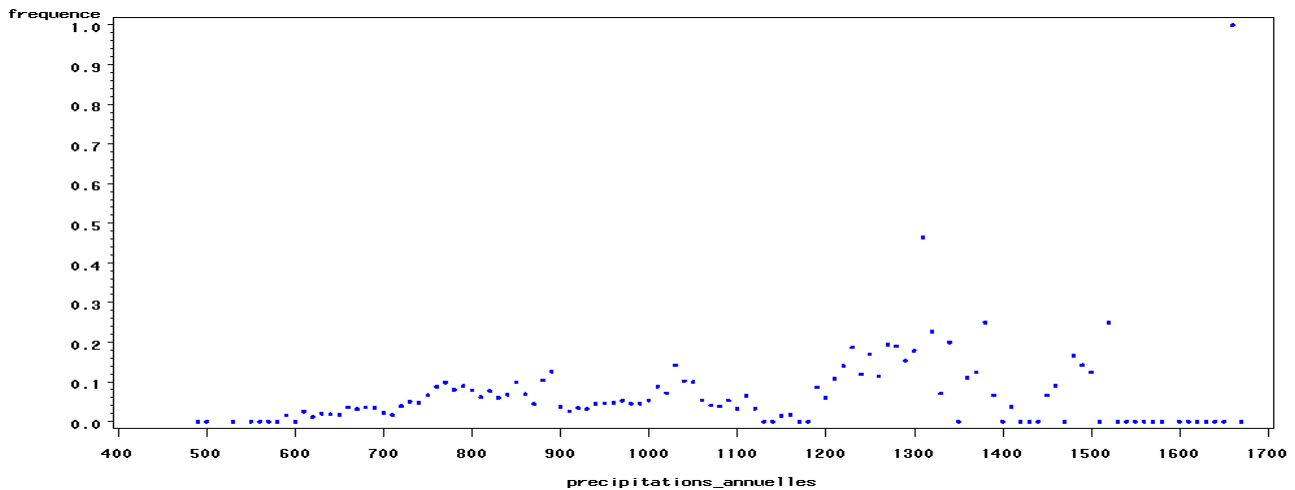


Figure 3 : Fréquence du hêtre en fonction des précipitations annuelles – zone de prospection
Moyennes mensuelles cumulées

Nous savons que les périodes estivales sont très contraignantes pour le hêtre à cause des déficits pluviométriques qu'elles présentent. Ainsi, en s'intéressant à la fréquence du hêtre en fonction des précipitations des mois de juin à août, nous observons une réponse bien plus linéaire. Le graphique suivant montre une nette diminution de la présence du hêtre pour des valeurs décroissantes de précipitations estivales.

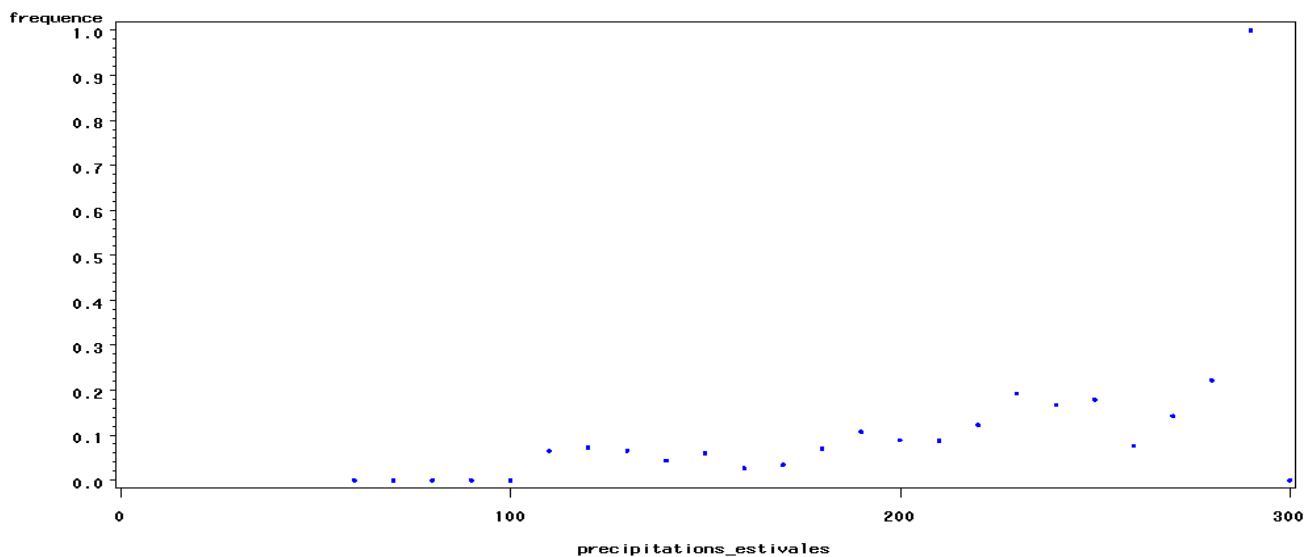


Figure 4 : Fréquence du hêtre en fonction des précipitations estivales – zone de prospection
Moyennes mensuelles cumulées

Lorsque l'on s'intéresse au facteur température, et plus précisément aux températures moyennes mensuelles cumulées sur une année, nous pouvons voir que la fréquence diminue progressivement lorsqu'elles augmentent.

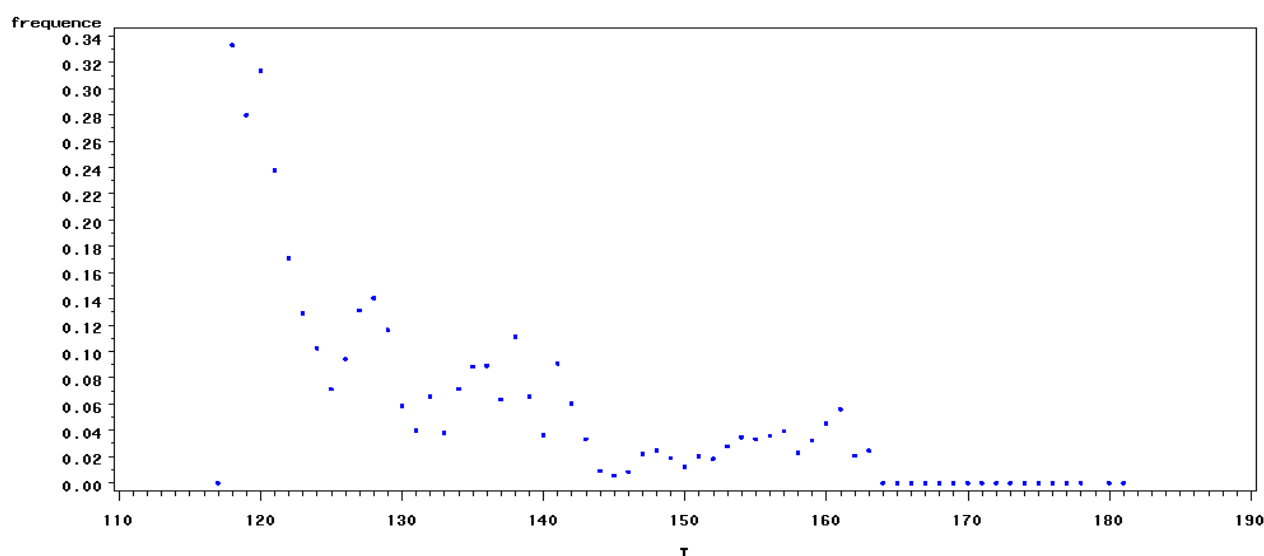


Figure 5 : Fréquence du hêtre en fonction de la température – zone de prospection
Moyennes mensuelles cumulées sur une année

Le fait que les deux facteurs étudiés sur les données de l'IFN soient aussi corrélés avec l'abondance du hêtre nous a poussé à étudier un autre paramètre, ayant un sens plus pertinent : en effet, il correspond à la différence entre les précipitations et l'ETP de la saison d'été, ce qui nous permet d'obtenir une estimation des déficits pluviométriques lors de la saison sèche. Nous pouvons voir que la corrélation est encore plus forte que pour les variables précédentes.

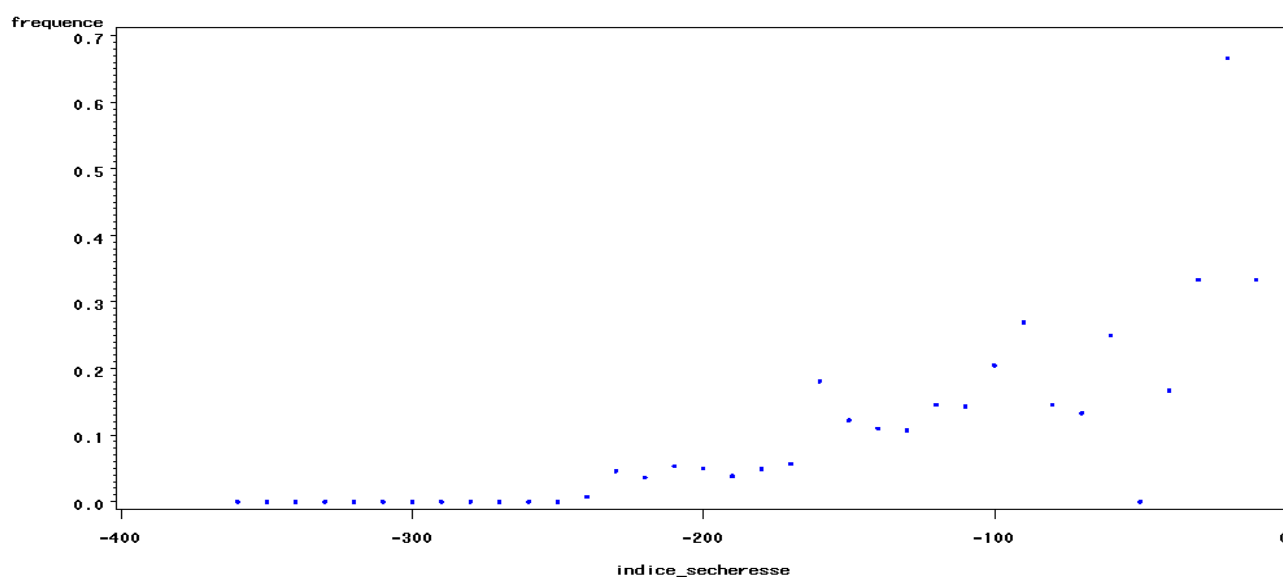


Figure 6 : Fréquence du hêtre en fonction de déficit hydrique climatique – zone de prospection

Les paramètres qui ont été retenus pour la stratification de notre échantillonnage ont été le déficit hydrique climatique possédant des valeurs s'étalant de -240 mm à -10 mm, et dont les très faibles valeurs indiquent un déficit pluviométrique important, et les températures mensuelles moyennes cumulées sur l'année, s'échelonnant entre 117°C et 181°C, qui ne semblent pas redondantes avec le premier paramètre cité.

A cause de la forte corrélation entre la pluviométrie et l'altitude, ainsi qu'un comportement différent du point de vue de la croissance, l'étude porte sur les hêtraies de plaine, avec pour altitude maximale 350 m. La période de terrain a été comprise entre les mois de juin et août 2007.

2.1 Caractérisation de l'aire étudiée

L'ouest de la France est caractérisé par un climat océanique dégradé, où les hivers sont doux et les étés frais, les gelées sont rares et la température moyenne du mois le plus froid varie entre 4°C et 8°C, du nord au sud. En été, la température moyenne est de 16 à 20°C (climat tempéré), et les températures diurnes dépassent rarement les 32°C été, sauf dans le sud-ouest lorsque l'on s'éloigne de la mer.

Les précipitations atteignent leur maximum en automne, mais il pleut toute l'année. Néanmoins, la répartition des pluies est variable à l'intérieur même de la zone. Alors que le nombre de jours de pluie diminue lorsque l'on descend dans les latitudes basses, les pluies deviennent plus violentes et intenses en été, en se manifestant sous forme d'orages. Les Pays Basques, la Bretagne et la Normandie sont les régions les plus « arrosées », surtout au pied des massifs, collines ou montagnes, cependant, les plateaux loins de tout massif, comme la Charente et la Vendée sont plus secs et ont un ensoleillement annuel plus élevé (2200 heures contre 1900 en moyenne).

Les graphiques ci-dessous donnent une certaine idée de la variabilité climatique des différentes placettes échantillonnées.

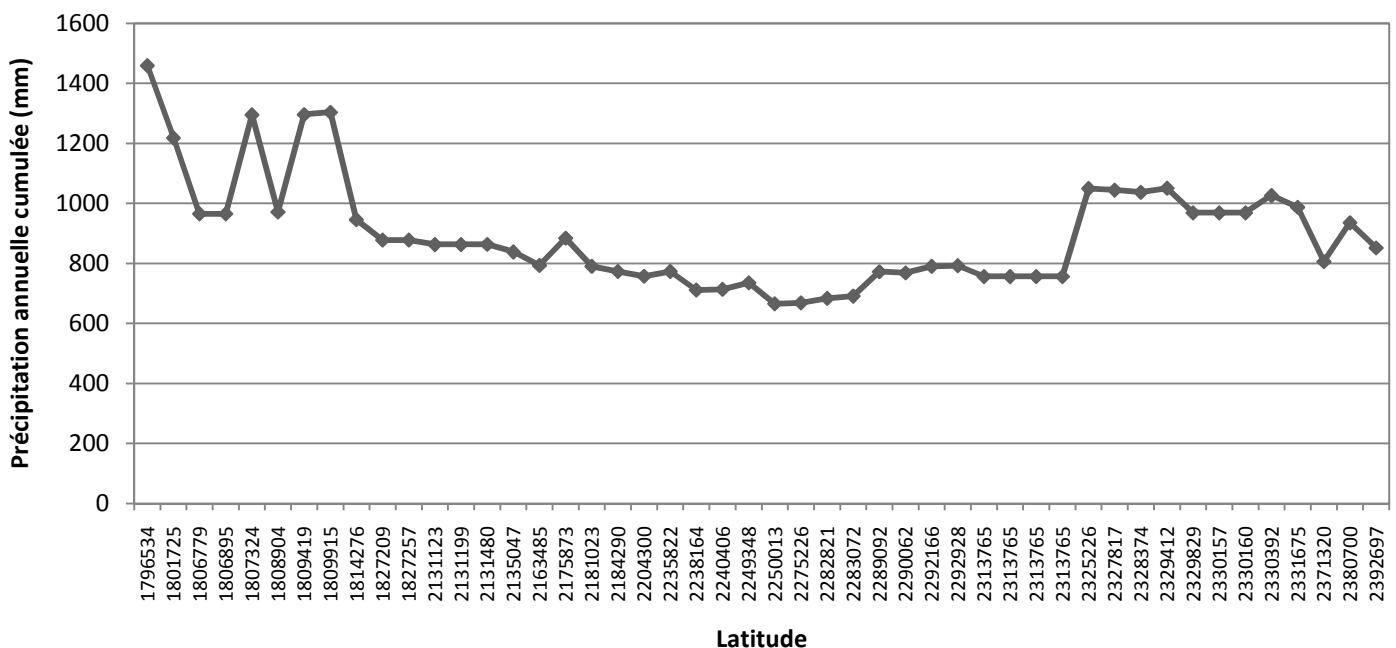


Figure 7 : Précipitations annuelles moyennées sur 30 ans (mm) par placette (latitude)
(Source : Aurelhy Meteo-France)

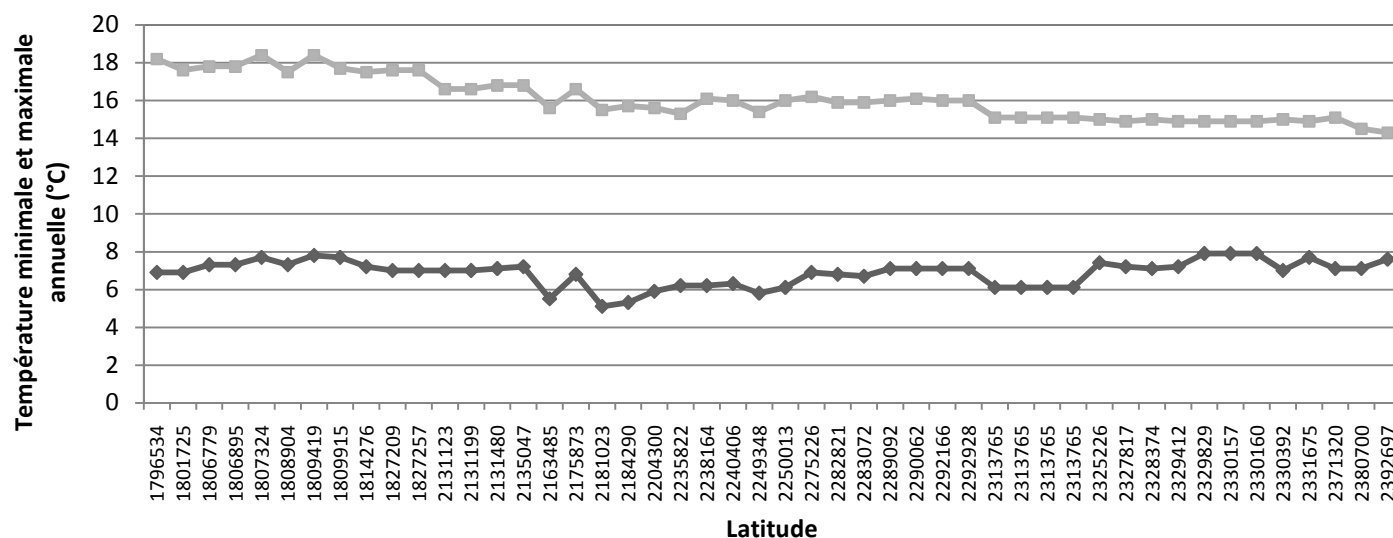


Figure 8 : Températures minimales et maximales annuelles moyennées sur 30 ans (°C) par placette (latitude)
(Source : Aurelhy Meteo-France)

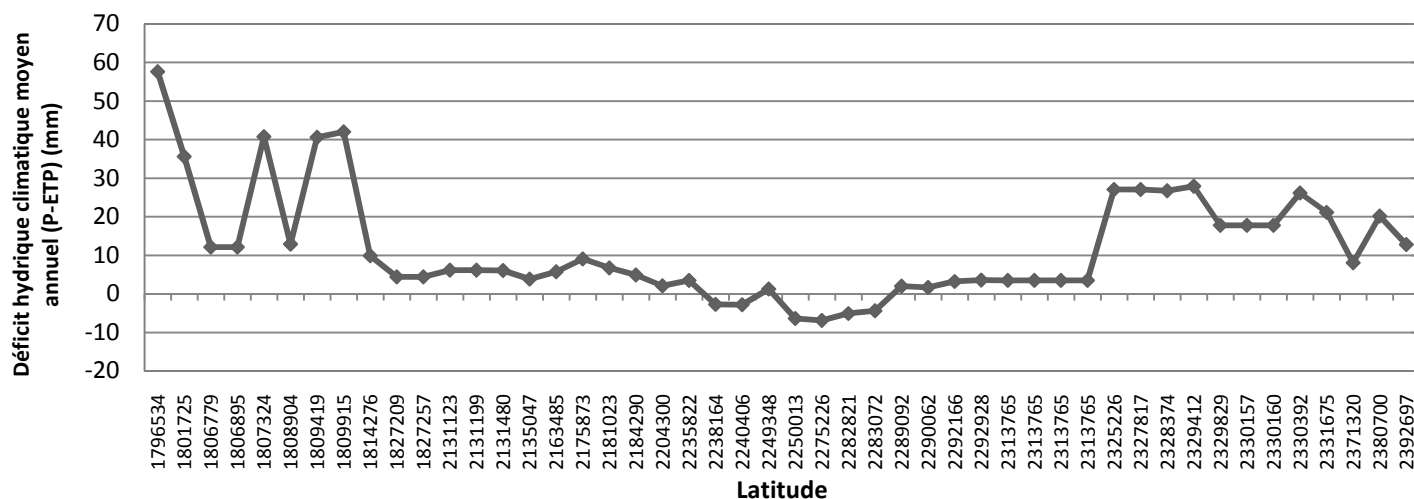


Figure 9 : Déficit hydrique climatique moyen annuel (P-ETP) (mm) par placette (latitude)
(Source : Aurelhy Meteo-France)

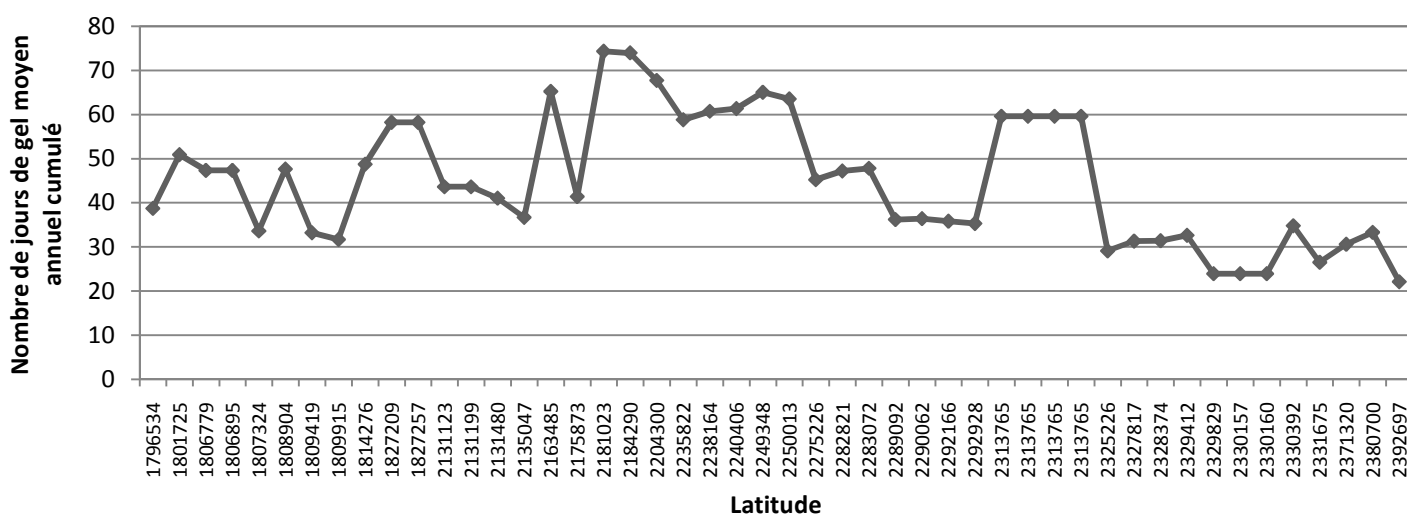


Figure 10 : Nombre de jours de gel moyen cumulés (annuellement) par placette (latitude)
(Source : Aurelhy Meteo-France)

Dans ce contexte, les forêts visitées sont les suivantes :

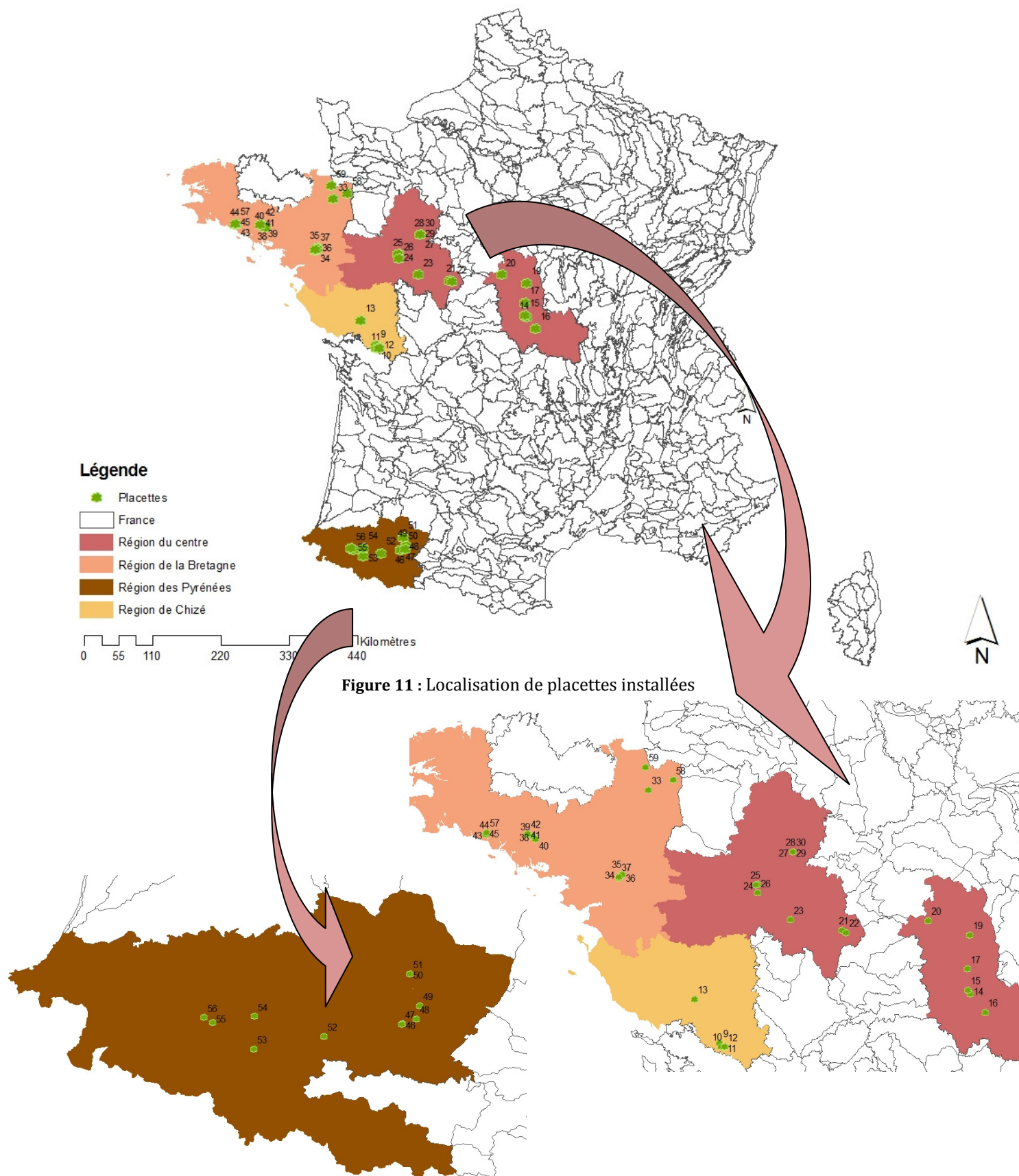


Tableau 1 : Relation des placettes installées.

Région	Département	Placette	Localisation
Bretagne	35	31	FD de Rennes*
Bretagne	35	32	FD de Liffré*
Bretagne	35	33	FD de Saint-Aubin du Cormier
Bretagne	44	34	FD du Gavre
Bretagne	44	35	FD du Gavre
Bretagne	44	36	FD du Gavre
Bretagne	44	37	FD du Gavre
Bretagne	56	38	FD de Floranges
Bretagne	56	39	FD de Floranges
Bretagne	56	40	FD de Lanvaux
Bretagne	56	41	FD de Camors
Bretagne	56	42	FD de Camors
Bretagne	29	43	FD de Carnouet
Bretagne	29	44	FD de Carnouet
Bretagne	29	45	FD de Carnouet
Bretagne	29	57	FD de Carnouet
Bretagne	35	58	FD de Fougères
Bretagne	35	59	FD de Villecartier
Pyrénées	64	46	FC de Souyeaux
Pyrénées	64	47	FC de Souyeaux
Pyrénées	65	48	Forêt de Peyriguère
Pyrénées	64	49	Bois d'Osmets
Pyrénées	65	50	FD de Armagnac - Betplan
Pyrénées	65	51	FD de Armagnac - Betplan
Pyrénées	64	52	FC de Bénéjacq
Pyrénées	64	53	Bois du Bager
Pyrénées	64	54	FC d'Oloron Sainte Marie
Pyrénées	64	55	FC de Guës d'Oloron
Pyrénées	64	56	FC de Chéraute

*Forêts sans les coordonnées géographiques relevées

Région	Département	Placette	Localisation
Centre	3	14	FD de Tronçais
Centre	3	15	FD de Tronçais
Centre	3	16	FD de Dreuille
Centre	18	17	Bois du Leux
Centre	18	18	Bois des Mindons*
Centre	18	19	FD de Saint-Igny
Centre	18	20	FD de Vierzon (Vouzeron)
Centre	37	21	FD des Loches
Centre	37	22	FD des Loches
Centre	37	23	FD de Chinon
Centre	49	24	FD de Chandelais
Centre	49	25	FD de Chandelais
Centre	72	26	FD de la Monnaie
Centre	72	27	FD de Bercé
Centre	72	28	FD de Bercé
Centre	72	29	FD de Bercé
Centre	72	30	FD de Bercé
Chizé	79	9	FD de Chizé
Chizé	79	10	FD de Chizé
Chizé	79	11	FD de Chizé
Chizé	79	12	FD de Chizé
Chizé	85	13	FD du Mervent Vouvent

Subtotal	Bretagne	18 placettes	(10 forêts)
	Centre	17 placettes	(11 forêts)
	Chizé	5 placettes	(2 forêts)
	Pyrénées	11 placettes	(9 forêts)
Total	4 régions	51 Placettes	(32 forêts)

2.2 Protocole de Terrain

L'étude de croissance du hêtre de la thèse dans laquelle ce travail s'inscrit a nécessité une caractérisation des peuplements choisis. Ainsi, une placette circulaire de 700 m² a été implantée dans chacun d'eux et l'inventaire des circonférences de toutes les essences de plus de 23 cm de CHP a été réalisé. L'état sanitaire des hêtres inventoriés a été relevé. Dix hêtres dominants ont été sélectionnés pour l'étude de croissance. Ils seront carottés l'hiver prochain. Les mesures de hauteurs se feront sur une sélection des six arbres ayant les circonférences les plus importantes. Elles serviront à l'estimation de la hauteur dominante du peuplement. Un relevé floristique a été réalisé sur une autre placette de 400 m² de même centre. Toutes les strates (muscinale, herbacée, arbustive basse, arbustive haute et arborescente) pour chaque espèce ont été annotées des coefficients d'abondance-dominance de Braun-Blanquet. Les recouvrements totaux, les singularités et les diamètres des souches ont également été relevés.

La description complète du sol a été faite avec une fosse pédologique de 60x80 cm de surface et de profondeur variable selon chaque station, mais de 60 cm minimum lorsque le substrat le permettait. Un sondage à la tarière pédologique a été réalisé pour compléter la description du profil, la profondeur maximum pouvant être atteinte étant 125 cm environ, taille de la tarière elle-même.

La caractérisation du peuplement par la prise en compte d'un certain nombre de paramètres nous a permis de réaliser des régressions statistiques cherchant à expliquer la fructification et la régénération du hêtre.

Dans chacun des peuplements étudiés, cinq sous-placettes ont été installées pour mesurer la régénération et pour estimer le nombre de cupules au sol. Pour cela, nous avons effectué des relevés floristiques pour chaque strate, en ne relevant que les espèces ayant un taux de recouvrement supérieur ou égal à 25%, et le hêtre quelque soit son abondance. Une estimation de la luminosité est représentée par une note composée de trois modalités (lumineux, intermédiaire et sombre). Celle-ci tient compte de l'environnement du plateau, des trouées à proximité, et de leur localisation par rapport à la trajectoire du soleil. Nous avons également mesuré la distance et la CHP du hêtre fructifiant le plus proche du centre de chaque sous-placette. Le type de humus dans a été vérifié afin de s'assurer de l'homogénéité de celui décrit près de la fosse pour caractériser la placette. Des échantillons de sol à diverses profondeurs constantes (0-5 cm, 10-20 cm et 50-60 cm) ont enfin été prélevés.

A partir des données récoltées, des analyses statistiques (régressions multiples) ont été faites pour étudier la corrélation entre la quantité de cupules dénombrées au sol et l'humus, la réserve utile minimale estimée, la distance entre le centre de chaque sous-placette d'étude et l'arbre fructifiant le plus proche, son CHP, les recouvrements de toutes les strates, le degré de perturbation de la placette, la luminosité, les caractéristiques dendrométriques du peuplement et le relevé floristique.

Un deuxième modèle nous a permis d'étudier la régénération du hêtre sur les sous-placettes grâce à aux variables citées plus haut et le nombre de plantules du hêtre relevé dans la strate herbacée.

Les paramètres climatiques ont pu être ajoutés au modèle, cependant il s'agit des moyennes climatiques trentenaires des données AURELHY. Ainsi, les précipitations, les températures maximales et minimales, le nombre de jours de gel, les ETP et en conséquence le déficit hydrique climatique P-ETP, tous renseignés mensuellement, ont composé notre jeu de données.

Allocation de dispositifs

L'allocation de chaque sous-placette a été réalisée sur le cercle délimitant la placette de 400 m², où le relevé floristique a lieu. La première sous-placette est installée en direction du nord puis les suivants sont positionnés tous les 72°, afin qu'ils soient à équidistance les uns des autres. Les sous-placettes sont circulaires et au nombre de cinq. La surface de chacune d'elles est de 2 m² (r=0,80m), ce qui fait 10m² au total par placette.

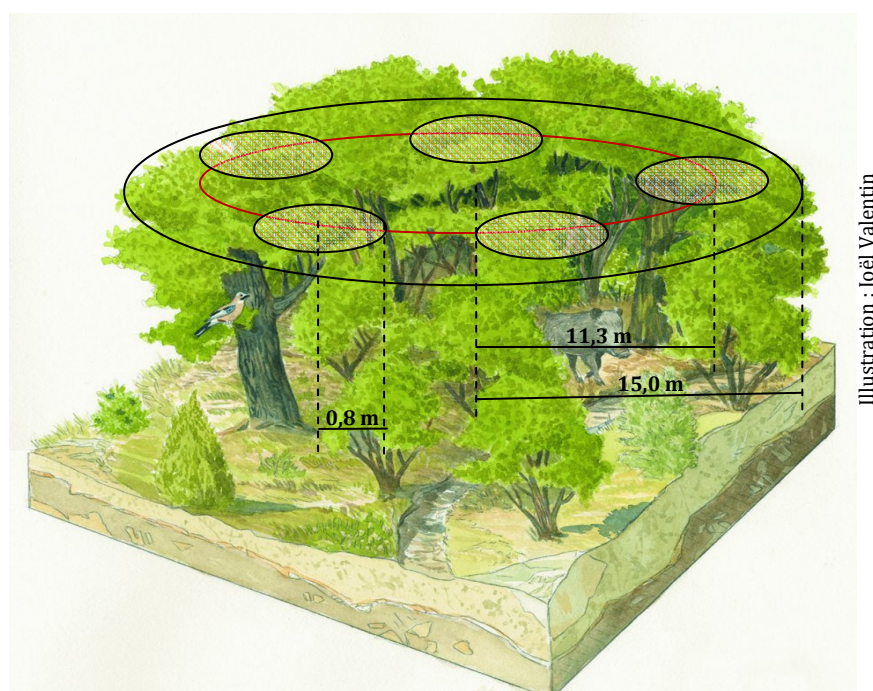


Illustration : Joël Valentin

 Sous placette (2m²)
  Aire limite pour le relevé floristique (400m²)
  Aire limite pour l'inventaire (700m²)

Figure 12 : Schéma d'allocation des placettes et sous-placettes

Instruments de mesures

Les informations observées ont été notées dans une fiche de terrain, les hauteurs pour la détermination des différentes strates ont été estimées à l'aide d'une baguette étalonnée ou d'une règle graduée, et les prélèvements de sols (0 – 5 cm) ont été effectués au cylindre.

Mesures

Le relevé floristique a été effectué sur les 5 sous-placettes, pendant des mois de juin à août. Les strates utilisées sont les suivantes : muscinale, semis de l'année du hêtre, herbacée (herbacées et ligneuses jusqu'à 0,30 m de hauteur), et pour les espèces ligneuses uniquement, arbustive basse (0,30 à 2,0 m), arbustive haute (2,0 à 7,0 m) et arborescente (> 7,0 m). L'appartenance d'un individu à une strate est définie par la hauteur de son bourgeon le plus haut.

Les heures exactes de début et de fin d'observation de la flore ont été notées sur la fiche de relevé, et ce pour chaque sous-placette, en excluant le temps passé à localiser et matérialiser la zone de relevé. Pour chaque strate, un pourcentage de recouvrement global et les recouvrements de sol nu ont été estimés. Les plantules du hêtre ont également été comptées. Le taux de recouvrement individuel a été relevé pour chaque espèce ayant plus de 25% de recouvrement par strate, sauf pour la strate arborescente. Le hêtre a été quant à lui relevé systématiquement, quelque soit son recouvrement.

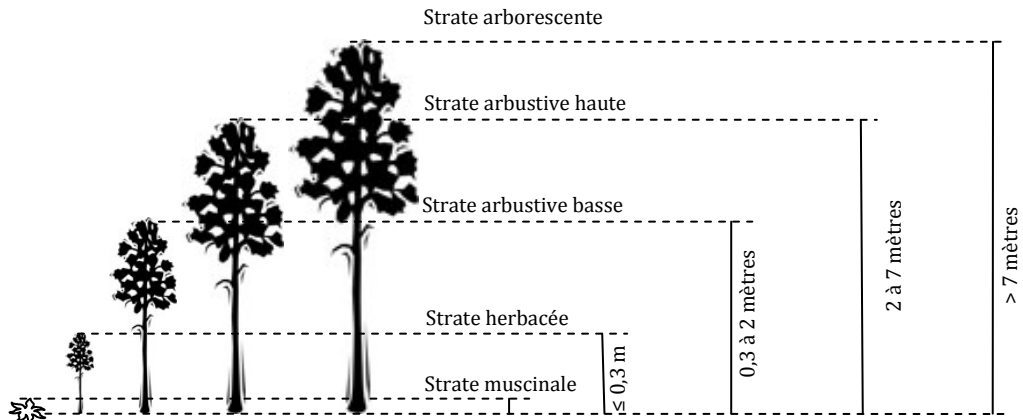


Figure 13 : Schéma de stratification verticale de la placette

Les cupules tombées au sol ont été comptabilisées sur une surface de $0,25 \text{ m}^2$ si leur nombre s'élevait à au moins 50, sur une surface de $0,50 \text{ m}^2$ dans le cas où ce nombre n'était pas atteint, et sur une surface de 1 m^2 si le nombre de cupules est inférieur à 10 sur la surface de $0,50 \text{ m}^2$. A partir de la 37^{ème} placette, nous avons tenté de différencier les cupules totales des cupules de l'automne précédent, et ce en considérant leur localisation dans les différentes couches d'humus. Dans le cas la cupule se situait dans l'horizon organique fragmenté (OF), nous avons considéré qu'il s'agissait d'une cupule de plus d'un an. Si au contraire elle se situait dans les horizons supérieurs (litière nouvelles ou litière vieillie), alors nous l'avons classée parmi les cupules de la dernière fructification. L'état de conservation des cupules a aussi été pris en compte et nous a permis d'affiner nos observations et de trancher dans les cas de doutes.

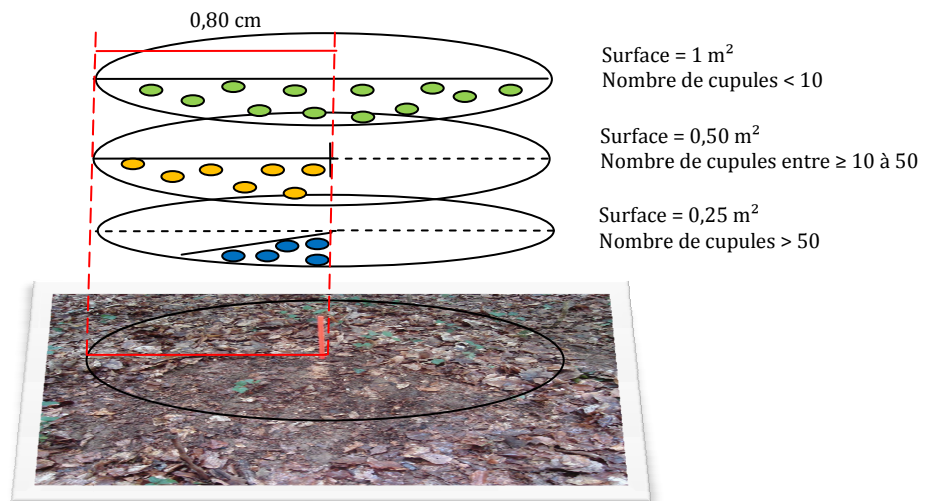


Figure 14 : Schéma de ramassage de cupules selon leur quantité et la surface prise en compte

A partir de la projection des ombres de houppiers en fonction de la trajectoire du soleil et en tenant compte des recouvrements totaux environnant chaque sous-placeau et pour chaque strate, nous avons déterminé trois modalités d'intensité lumineuse de façon subjective : lumineux (100 à 50 % de lumière direct), intermédiaire (50 à 25%) et en ombre (25 à 0%).

L'homogénéité de l'humus par rapport à la celui déterminé au centre de la placette selon la clé de Jabiol (1995) a été vérifiée dans chaque sous-placette. Seules les variations importantes de celui-ci sont notées. Les prélèvements de sols (0 à 5 cm) sont effectués au même moment. Les types d'humus trouvés ont été classifiés selon un gradient d'acidité : 1 pour le mor, 2 dysmoder, 3 eumoder, 4 hemimoder, 5 dysmull, 6 oligomull, 7 mesomull et 8 eumull.

La caractérisation du milieu a été menée à l'aide de paramètres mesurés ou calculés comme la réserve utile du sol, la topographie, l'exposition, ou grâce à des méthodes permettant l'obtention d'autres paramètres, comme la description du sol, le relevé floristique sur l'ensemble de la placette, l'inventaire des circonférences de toutes les essences et des souches, l'appréciation des perturbations ou singularités, etc...

2.3 Analyses des données

Des analyses préliminaires ont été réalisées afin de sélectionner les facteurs les plus influents pour expliquer la quantité de cupules au sol dans chaque sous-placette. Pour chercher un modèle simple expliquant le mieux cette quantité à l'échelle de l'aire d'étude, des régressions logistiques pas à pas progressives, régressives et individuelles ont été réalisées sur les variables disponibles, à partir du logiciel SigmaPlot (SPSS Science).

Ainsi, des régressions linéaires multivariées ont été proposées pour chaque type de données recueillies, comme la distance et le CHP du hêtre fructifiant le plus proche du centre de chaque sous-placette, le pourcentage de recouvrement du hêtre et son nombre d'individus dans les strates arborescente, arbustive haute et arbustive basse, les recouvrements totaux de toutes les strates et le type d'humus. Les moyennes de ces données ont également été étudiées avec les données générales de chaque placette, comme le coefficient d'abondance-dominance de Braun-Blanquet du hêtre pour la strate arborescente, la pente, l'exposition, les coordonnées géographiques X et Y, en système Lambert II étendu, la RU minimale calculable, la classe d'alimentation en eau et la proportion du hêtre en surface terrière. Celle-ci a été obtenue à partir du calcul individuel de la surface terrière de chaque hêtre relevé dans l'inventaire. La formule suivante a été utilisée :

$$G = \frac{CHP^2}{4 \times \pi}$$

Les variables climatiques Aurelhy de Météo-France ont ensuite été introduites dans ce modèle. Elles correspondent à des moyennes trentenaires mensuelles calculées sur la période de 1961 à 1991 concernant les précipitations, les températures maximales et minimales et les nombres de jours de gel. Les synthèses décennales de rayonnement de la base SATMOS CNRS / Météo-France proviennent de la période de 1996 à 2005. C'est à partir de ces données que l'ETP a pu être calculée, selon la formule de Turc et en conséquence le déficit hydrique climatique P-ETP.

$$ETP = 0,013 \times \left(\frac{TM}{TM + 15} \right) \times (Rg_c + (50 \times Nbj))$$

Où : TM= Température moyenne du mois considéré (°C)

Rg_c= Radiation solaire globale moyenne cumulée du mois considéré (cal/cm²)

Nbj = nombre de jours du mois considéré.

Les coordonnées géographiques de 6 placettes faisaient défaut (voir Tableau 1). Ainsi, 3 placettes de la forêt domaniale de Bercé ont été complétées par les coordonnées de placettes proches se situant dans le même massif, ceci afin de permettre la jointure avec les données climatiques. La maille de ces dernières est suffisamment grande pour ne pas observer de grandes variations. Pour les trois autres placettes, nous n'avons pu récupérer les données climat, il s'agit des FD de Rennes, FD de Liffré et du Bois des Mindons.

Un deuxième modèle a été réalisé, celui-ci considérant le nombre de plantules de hêtre dans la strate herbacée comme variable dépendante. Chaque variable disponible, climatique ou non, a été utilisée

comme pour le modèle de fructification. Dans les deux cas, la variable dépendante d'un modèle a été testée comme variable indépendante pour l'autre modèle.

Les variables dépendantes de ces deux modèles ont été normalisées par une transformation logarithmique népérienne et la normalité des résidus des modèles choisis a été vérifiée par le test de Kolmogorov-Smirnov. La variable nombre de plantules de hêtre a été ramenée en base 0,01 pour pouvoir subir cette transformation.

Pour chaque modèle des tests statistiques ont été réalisés afin de nous assurer de leur intégrité :

- Le test de Durbin-Watson teste l'indépendance des résidus entre eux, il représente donc une appréciation des corrélations successives entre les résidus. Si les résidus ne sont pas corrélés, le résultat de ce test doit être proche de 2.
- Le test de normalité vérifie quant à lui si la distribution de notre population statistique est normale autour de la ligne de régression.
- Le test de variance constante vérifie si la variance de la variable dépendante est constante, ainsi que son indépendance vis-à-vis des variables indépendantes (stabilité de leur variance).
- Le test d'erreur type I vérifie si l'hypothèse de non association du modèle n'est pas été rejetée quand elle est vraie.
- Le test PRESS (Predicted Residual Error Sum of Squares) permet de comparer entre eux tous les modèles utilisant la même transformation pour la variable endogène. Plus le critère PRESS est faible, mieux le modèle prédit. Il permet de comparer les capacités prédictives de deux modèles.
- Le test de normalité Kolmogorov-Smirnov a été appliqué aux résidus des modèles.
- Le test de Mann-Whitney est un test non paramétrique permettant la comparaison des moyennes de deux échantillons statistiques ne suivant pas une distribution normale.

En outre, nous avons ajouté la statistique VIF (facteur d'inflation de la variance) qui permet de mesurer la colinéarité en estimant le lien entre les variables explicatives. Une valeur inférieure à 10 souligne que la colinéarité entre les variables est tolérable. Dans les analyses que nous avons effectuées, la colinéarité ne semble pas de nature à biaiser le modèle. Tous les tests statistiques ont été effectués avec une probabilité de 95%, ou bien, 5% de signification.

3. Résultats

Les résultats de ce chapitre présentent, sous formes de modèles linéaires, les relations mises en évidence entre une estimation de la fructification du hêtre, sa régénération ainsi que des paramètres du milieu. Ce chapitre est divisé en deux : le premier concernera le modèle fructification et le second présentera le modèle régénération.

Pour l'ensemble des placettes, nous avons dresser quelques statistiques générales : les hêtraies visitées ont un recouvrement moyen de la strate arborescente de 80%, avec une proportion de hêtre en surface terrière moyenne de 74%, cela correspond à 18 hêtres de plus de 23 cm de circonférence à 1,30 m, toujours en moyenne. Les recouvrements des strates, arbustive haute et arbustive basse, ont des valeurs moyennes respectives de 13,4% et 14,4%. Les valeurs sont récapitulées dans le tableau suivant :

Tableau 2 : Données moyennes par placette (intervalle de confiance 95%)

Paramètre	Moyenne	IC	Max	Min
Recouvrement strate arborescente (%)	80	4,715	95	15
Recouvrement strate arbustive haute (%)	13,40	4,21	70	0
Recouvrement strate arbustive basse (%)	14,40	4,275	65	1
Recouvrement strate herbacée (%)	28,98	8,001	90	1
Recouvrement strate muscinale (%)	7,353	4,519	85	0
Recouvrement sol nu (%)	56,412	8,854	99	1
Nombre de hêtres dans la strate arborescente	18,373	3,167	54	5
Surface terrière totale (m ² /plac)	2,151	0,176	3,64	1,098
Surface terrière du hêtre (m ² /plac)	1,565	0,176	3,085	0,562
Proportion du hêtre en surface terrière (%)	73,373	6,1	100	22,949

Par rapport aux sous placettes, leurs valeurs moyennes pour les mêmes paramètres correspondent approximativement à celles des placettes (voir Figure 15 et Tableau 3).

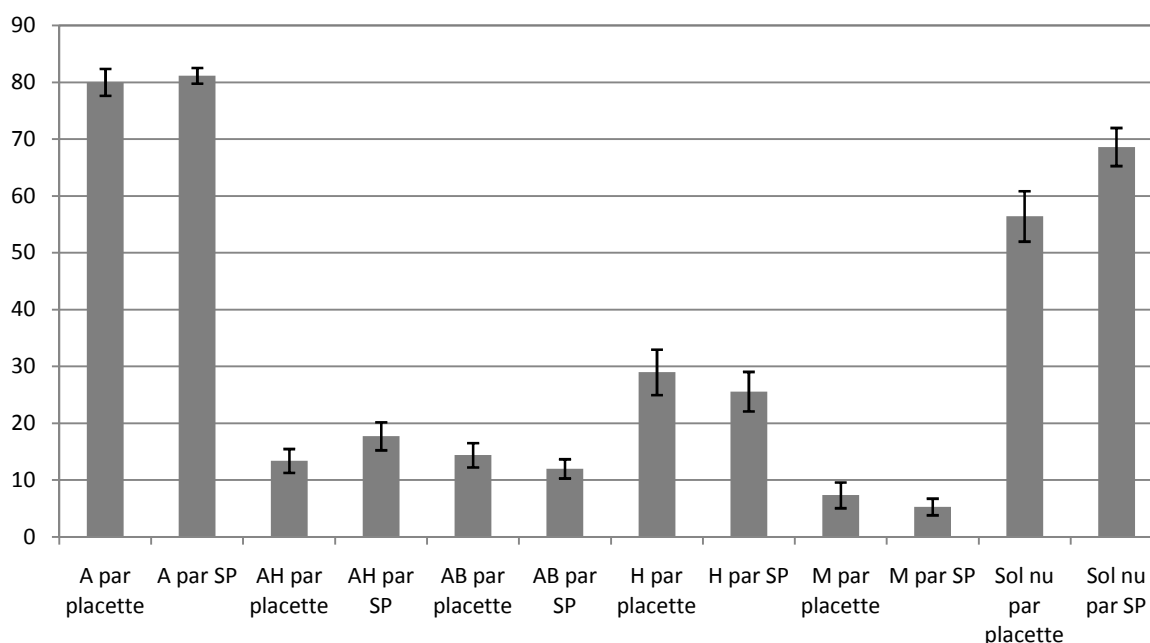


Figure 15 : Comparaison entre le recouvrement moyen par placette et par sous-placette de chaque strate (en %)

Tableau 3 : Données moyennes par sous placette (intervalle de confiance à 95% de probabilité)

Paramètres	Moyenne	IC	Max	Min
Recouvrement strate arborescente (%)	81,157	2,76	99	53
Recouvrement du hêtre dans la strate arborescente (%)	66,933	3,97	90	28
Recouvrement strate arbustive haute (%)	17,737	4,92	82	0
Recouvrement du hêtre dans la strate AH (%)	11,894	4,244	60	0
Recouvrement strate arbustive basse (%)	12,004	3,38	47	0
Recouvrement du hêtre dans la strate AB (%)	4,62	2,245	44	0
Recouvrement strate herbacée (%)	25,592	6,96	82	0,2
Recouvrement du hêtre dans la strate herbacée (%)	1,055	0,41	8,8	0
Recouvrement strate muscinale (%)	5,31	2,94	51,4	0
Recouvrement sol nu (%)	68,624	6,69	99,6	18
Nombre de hêtre dans la strate arborescente	3,925	0,43	8,6	1
Nombre de hêtre dans la strate AH	0,906	0,483	9,2	0
Nombre de hêtre dans la strate AB	0,396	0,166	2,6	0
Nombre de hêtre dans la strate herbacée	1,427	0,7	13,4	0
Distance du hêtre fructifiant plus proche (cm)	429,737	42,46	825	183
CHP du hêtre fructifiant plus proche (cm)	139,384	12,14	273,2	75,8

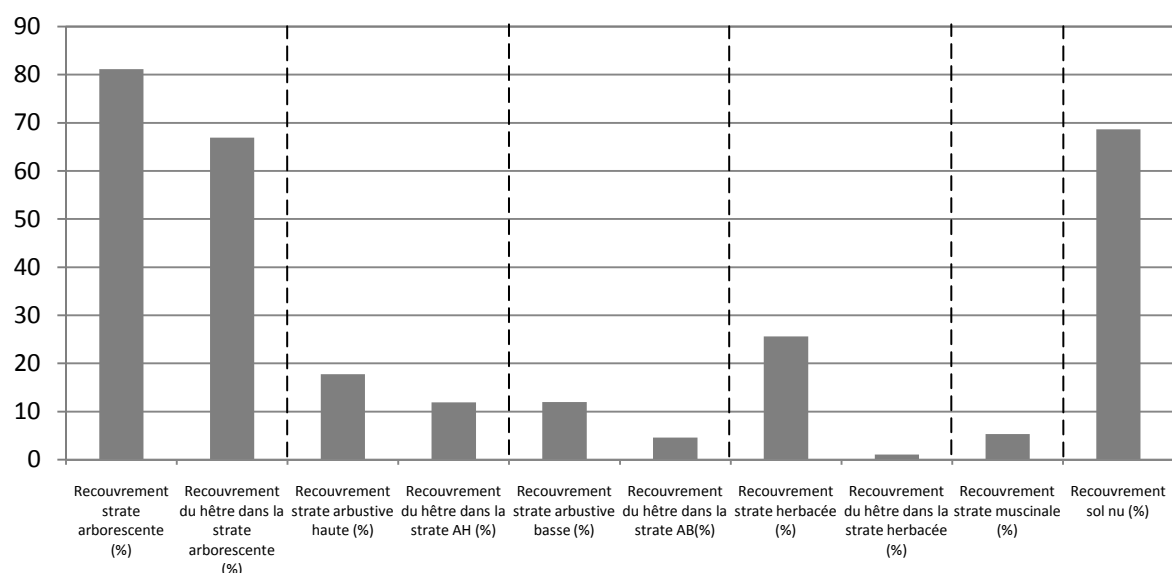


Figure 16 : Recouvrements totaux moyens pour chaque strate et participation absolue du hêtre dans chacune d'entre elles (en % et à l'échelle des sous-placettes)

3.1 Fructification

Dans les 51 forêts visitées, nous avons comptabilisé 335 cupules/m² en moyenne, et ce avec un intervalle de confiance de 67,94. Les plus fortes valeurs ont été observées dans une placette de la Forêt Domaniale (FD) de Chandelais, dans la zone du Centre, avec 867 cupules/m². La moyenne des deux placettes de cette forêt est égale à 828 cupules/m². La FD de Rennes présente également une valeur importante, avec 848 cupules/m². A l'inverse, c'est dans la Forêt de Peyriguère dans la zone des Pyrénées que nous avons observées les plus faibles densités de cupules, avec 42 cupules/m² en moyenne. Les figures Figure 17, Figure 18, Figure 19 et Figure 20 illustrent l'ensemble de ces observations.

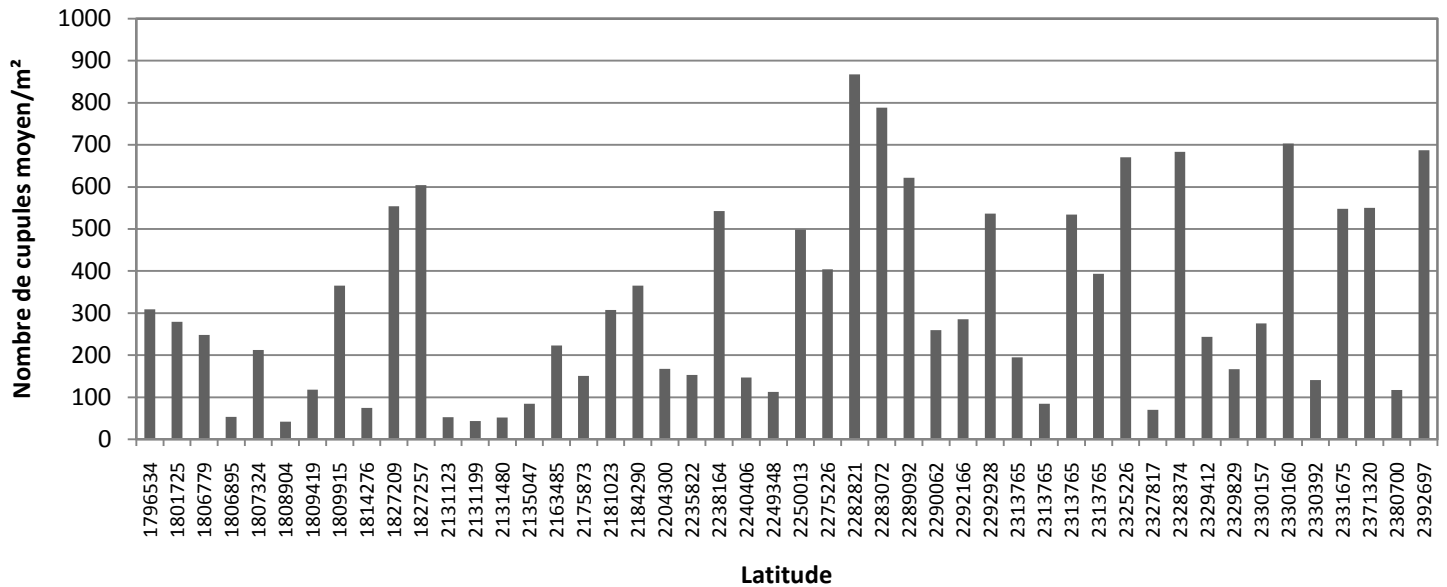


Figure 17 : Nombre moyen de cupules par m² et par placette (latitude)

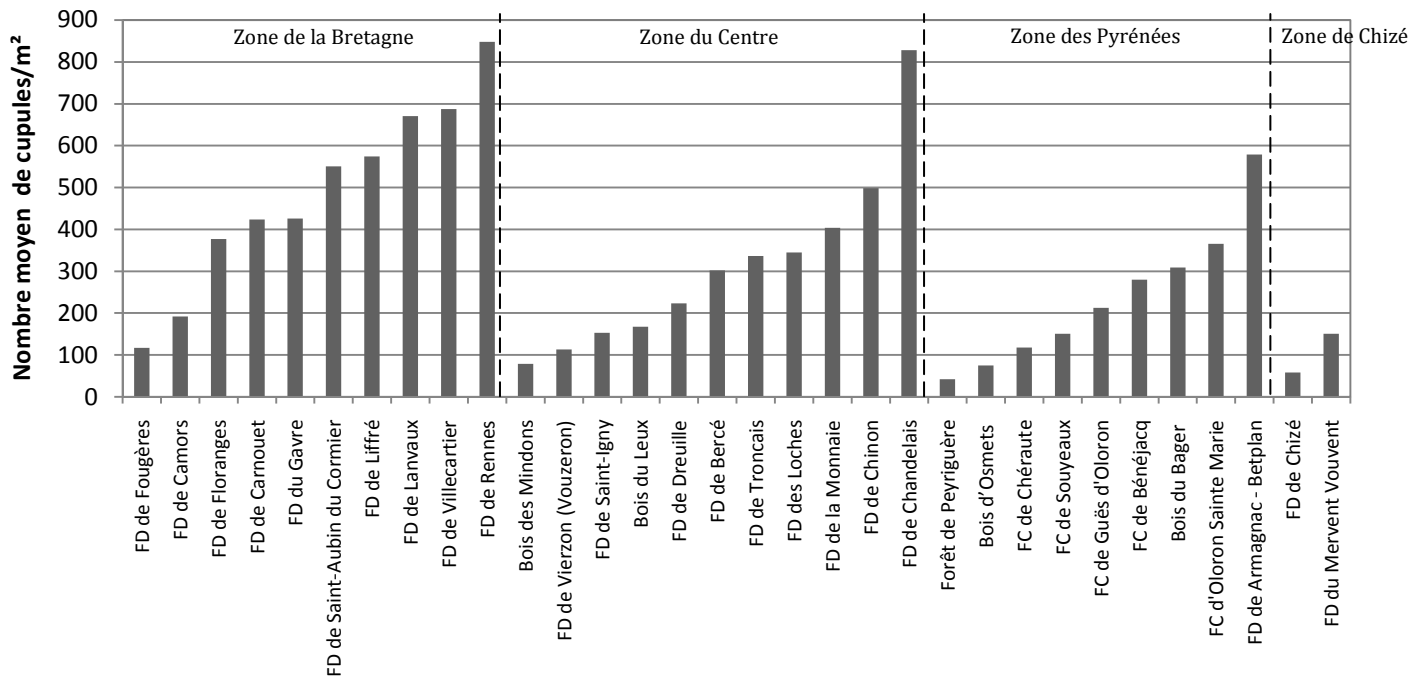


Figure 18 : Distribution du nombre moyen de cupules par m² et par forêt

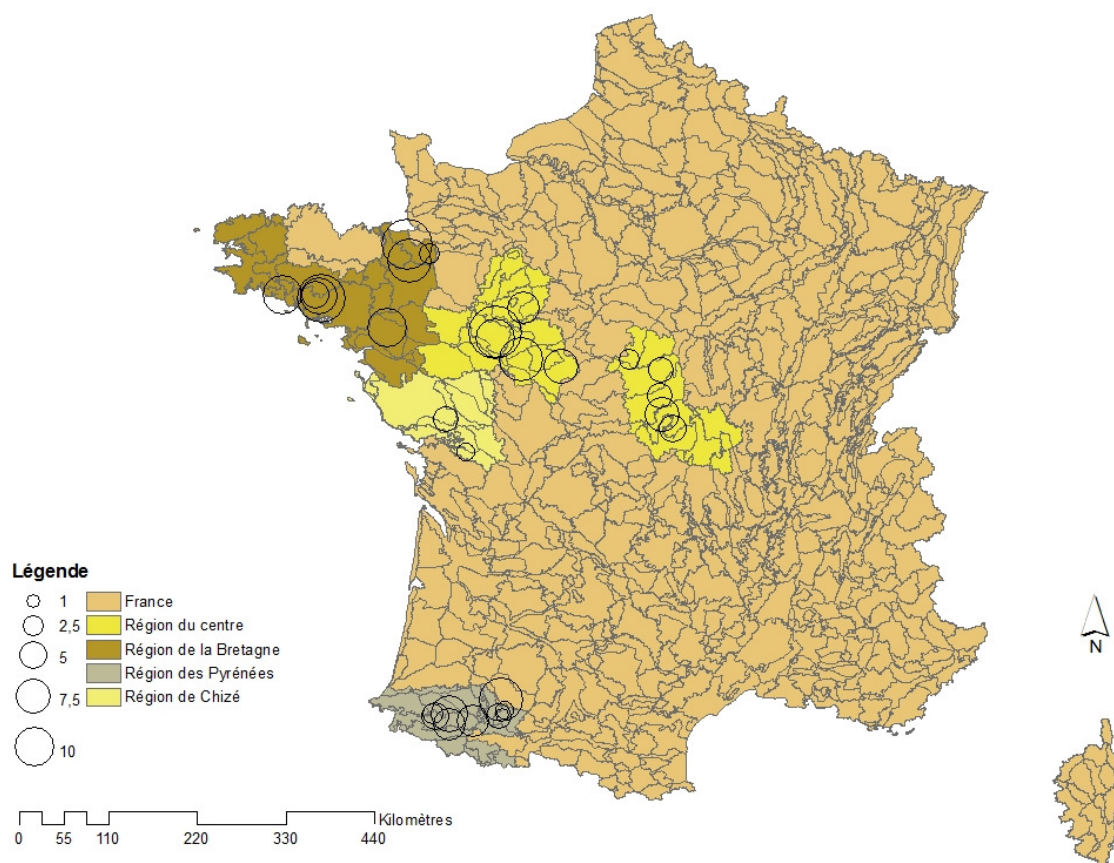


Figure 19 : Distribution en classe du nombre moyen de cupules par m^2 par forêt

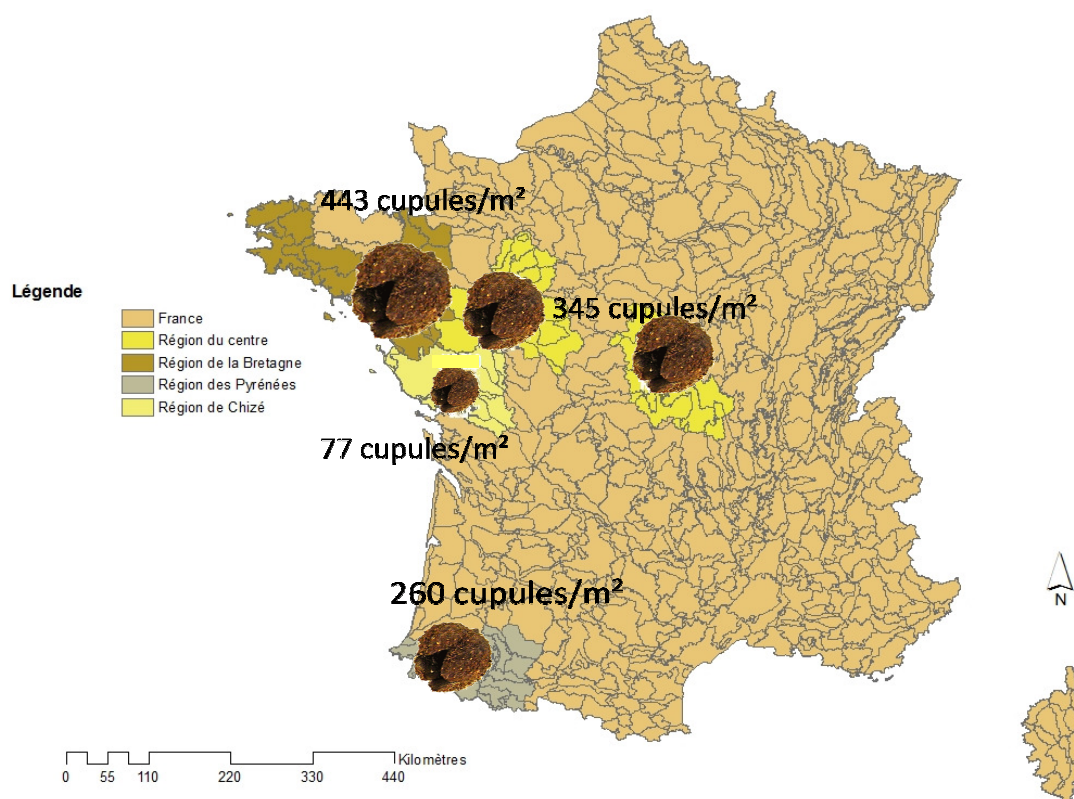


Figure 20 : Distribution en classe du nombre de cupules de hêtre par m^2 par zone

Dans la zone de Chizé, nous avons ramassé en moyenne 76 cupules/m², 260 cupules/m² pour la zone des Pyrénées, 345 cupules/m² dans la zone du Centre et 443 cupules/m² en zone Bretonne. Le tableau 4 résume les densités moyennes obtenues par zone, avec quelques statistiques simples.

Tableau 4: Données moyennes de nombre de cupules par m² et par région

Zone	Nb placettes	Moyenne	IC	Max	Min	Médiane
Bretagne	19	443,367	121,867	848	70	542,2
Centre	17	344,859	122,865	867,2	78,8	307,6
Pyrénées	11	260,091	128,543	604	42,2	248,4
Chizé	5	76,48	55,075	150,6	43	52,6

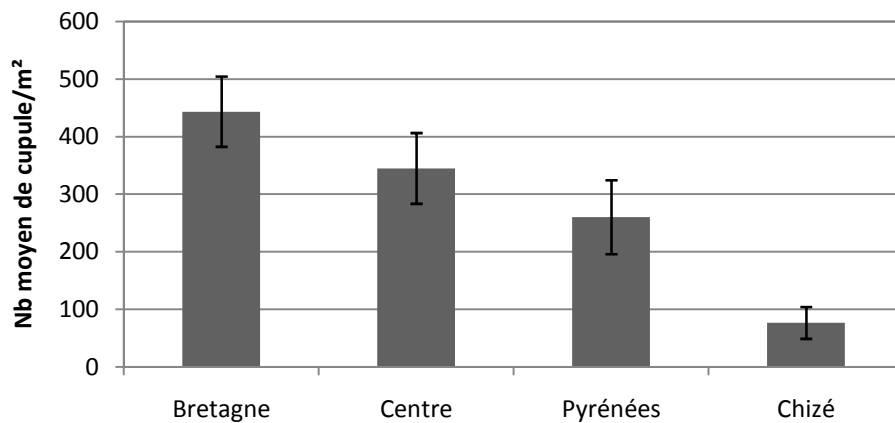


Figure 21: Nombre moyen de cupules par m² et par zone

3.1.1 Modèle de fructification

La construction du modèle de fructification s'est faite en deux étapes. La première consistait à créer un modèle avec des paramètres non climatiques, intrinsèques au peuplement. Cela avait pour objectif de bien distinguer l'effet peuplement de l'effet climatique, constituant le principal intérêt de notre étude. La seconde était d'introduire les paramètres climatiques dans ce modèle. Nous présentons tout d'abord la première étape. L'ensemble des variables à disposition, citées dans le chapitre Matériel et Méthodes, a été testé dans le modèle.

Les analyses préliminaires de régression linéaire multivariée ont montré que les variables non climatiques les plus explicatives pour la densité de cupules au sol sont la proportion de surface terrière du hêtre dans la placette (*PropFagG*(%)), le CHP (*CHPmoy*(cm)) et la distance moyenne du hêtre fructifiant le plus proche du centre de chaque sous-placette (*DistArbmoy*(m)). La variable dépendante a été normalisée par la méthode logarithmique. L'équation de régression linéaire multivariée du modèle est la suivante :

$$\ln(\text{Nb cupule/m}^2) = 1,641 + (0,00846 \times \text{PropFagG}(\%)) - (0,00392 \times \text{CHPmoy}(cm)) + (0,0951 \times \text{DistArbmoy}(m))$$

Ce modèle explique 61,8% ($R^2=0,618$) de la variabilité du logarithme népérien de la densité de cupules au seuil de 5% de signifiante. Les résidus du modèle général suivent la normalité selon le test de Kolmogorov-Smirnov (K-S Dist. = 0,084 et $P > 0,200$) (Figure 21).

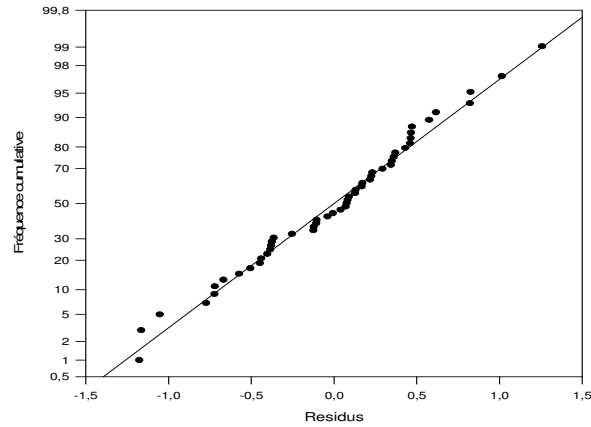


Figure 21 : Probabilité de normalité des résidus du modèle général de fructification sans les facteurs climatiques.

Dans le modèle, nous pouvons observer que les variables *PropFagG(%)* et *DistArbmoy(m)* ont un effet opposé par rapport à *CHPmoy(cm)* (signes des coefficients directeurs opposés). Cette dernière est négativement corrélée avec le Ln de la densité de cupules. Si l'on réalise des modèles simples avec chacune des variables, on obtient 51,5% ($P < 0,001$) d'explication de la variabilité pour *PropFagG(%)*, 11,9% ($P < 0,001$) pour *CHPmoy(cm)* et 12,1% ($P = 0,012$) pour *DistArbmoy(m)*. Lorsque l'on considère les régressions simples, l'effet de ces deux variables s'inverse. Les graphiques présentés dans les Figure 22 et Figure 23 illustrent ces effets de premier niveau.

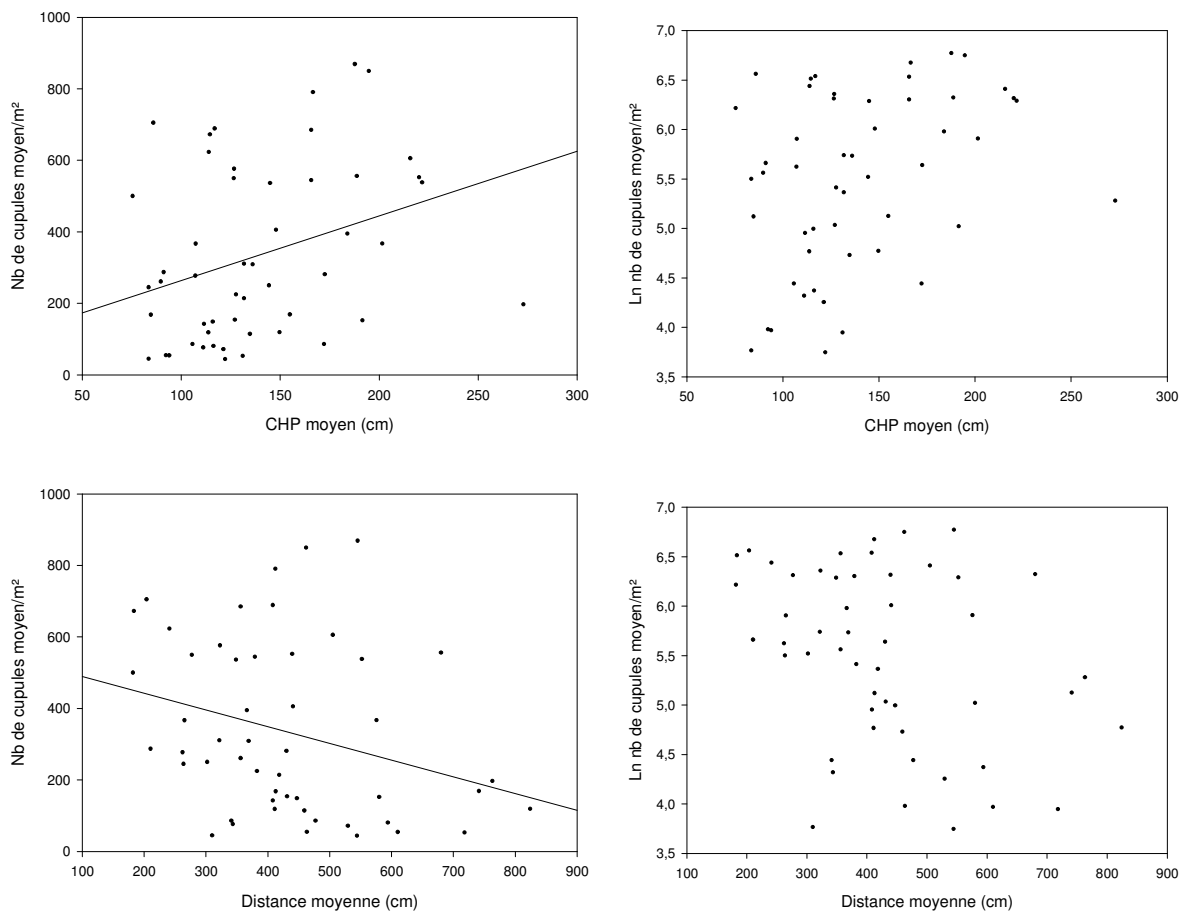


Figure 22 : Distribution de la densité de cupules ($/m^2$) et de son logarithme par rapport à *CHPmoy (cm)* et à *DistArbmoy(m)* dans les régressions linéaires simples

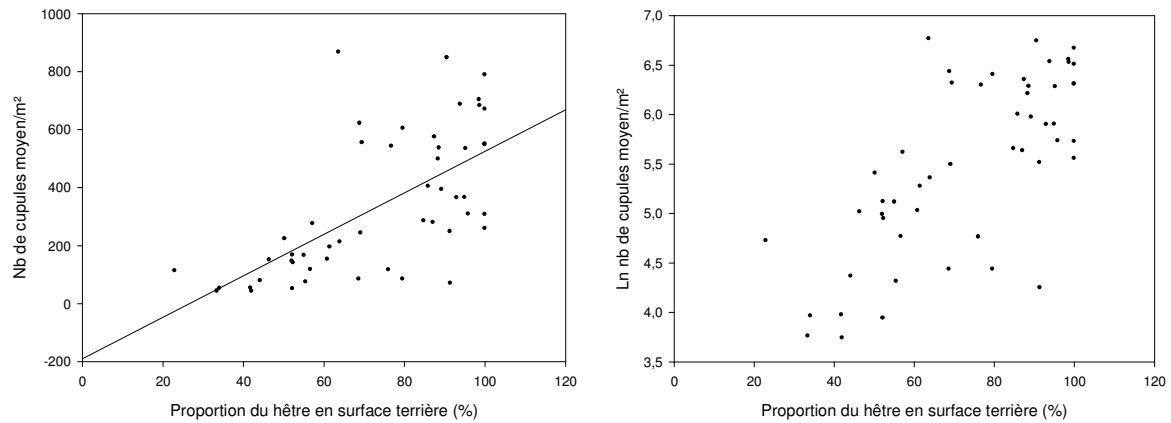


Figure 23 : Distribution de la densité de cupules (/m²) et de son logarithme par rapport à *PropFagG(%)* dans la régression linéaire simple

La seconde étape constitue la suite de notre travail. En effet, nous avons rajouté les paramètres climatiques déjà mentionnés dans le chapitre Matériel et Méthodes. Parmi l'ensemble des variables testées, seuls le nombre de jours de gel des mois d'avril (*G4*) et d'octobre (*G10*) ont pu être incorporés au modèle. Leur colinéarité, vérifiée par la statistique VIF, se situe bien dans la gamme des valeurs acceptables (VIF<10). Il en résulte donc l'équation de régression linéaire suivante :

$$\ln(\text{Nb cupule}/\text{m}^2) = 4,291 + (0,0192 \times \text{PropFagG}) + (0,00953 \times \text{CHP}) - (0,00249 \times \text{Dist}) - (0,508 \times \text{G4}) + (1,257 \times \text{G10})$$

Ce modèle a expliqué 73,3% de la variabilité du logarithme népérien de la densité de cupules au seuil de 5% de signifiante. Les résidus du modèle final suivent la normalité selon le test de Kolmogorov-Smirnov (K-S Dist. = 0,061 et P> 0,200)

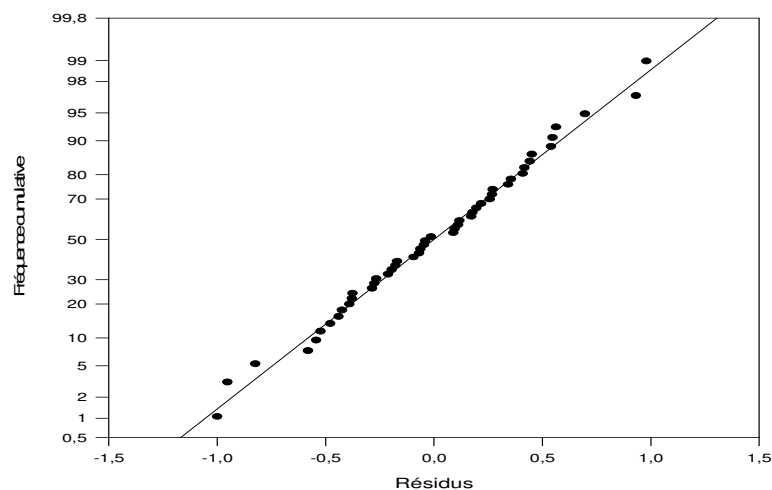


Figure 24 : Probabilité de normalité des résidus du modèle final de fructification

Les paramètres climatiques ont donc permis d'expliquer 11,5% de variabilité de plus pour la variable dépendante testée. Le tableau ci-après présente les caractéristiques du modèle. Chaque terme est hautement significatif et convient en terme de valeur de colinéarité. Les paramètres agissant positivement sur la variable dépendante sont *PropFagG(%)*, *CHPmoy(cm)* et *G10*, au contraire *DistArbmoy(m)* et *G4* ont un effet négatif.

Tableau 4 : Paramètres du modèle final de fructification

	Coefficient	Erreur standard	t	P	VIF
Constant	4,291	0,438	9,791	<0,001	
<i>Proportion</i>	0,0192	0,00417	4,601	<0,001	1,698
<i>CHP</i>	0,00953	0,00228	4,187	<0,001	2,04
<i>Distance</i>	-0,00249	0,00069	-3,614	<0,001	2,308
<i>G4</i>	-0,508	0,118	-4,294	<0,001	7,728
<i>G10</i>	1,257	0,292	4,306	<0,001	7,812

Si l'on considère maintenant des régressions simples pour chacune des variables testées (Tableau 5), nous observons que les corrélations deux à deux ne sont significatives (au seuil de 0,01) et positives qu'entre *PropFagG(%)* et la densité de cupules, entre *DistArbmoy(m)* et *CHPmoy(cm)*, puis entre *G4* et *G10*, et enfin significatives et négatives qu'entre *PropFagG(%)* et *DistArbmoy(m)*. Nous avons représenté graphiquement les régressions linéaires dans la Figure 25. En considérant le logarithme népérien de la densité, les valeurs de significativité restent à peu près identiques (Tableau 6 et Figure 26). Nous insistons sur le fait qu'il s'agit de corrélations simples bifactorielles, non issues du modèle final.

L'interaction de *G4* et *G10* a été testée dans un modèle linéaire sur le Ln de la densité de cupules, elle ne se révèle pas significative ($R^2 = 0,00479$ et $P = 0,640$).

Tableau 5 : Corrélations de Pearson entre les variables du modèle général de fructification (nombre de cupule/m²)
Chaque cellule contient dans l'ordre : coefficient de corrélation, valeur de P et nombre de placettes.

	<i>Proportion</i>	<i>CHP</i>	<i>Distance</i>	<i>G4</i>	<i>G10</i>
Nb cupule moyen/m²	0,643 3,58E-07 51	0,323 0,0207 51	-0,293 0,0372 51	-0,132 0,37 48	-0,0394 0,79 48
Proportion	1	0,184 0,197 51	-0,422 0,00203 51	-0,134 0,364 48	-0,166 0,26 48
CHP		1	0,531 6,07E-05 51	0,145 0,326 48	0,154 0,295 48
Distance			1	0,0688 0,642 48	0,103 0,485 48
G4				1	0,932 5,73E-22 48
G10					1

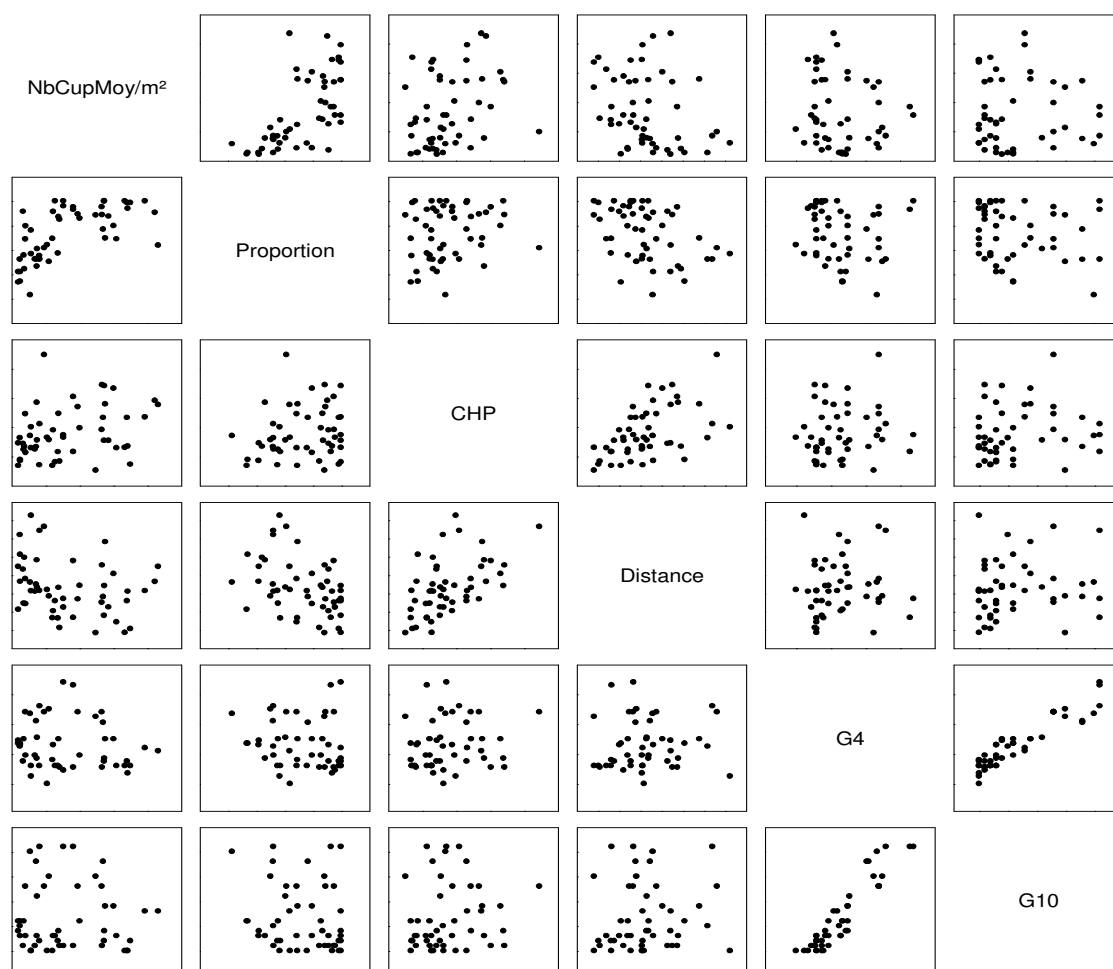


Figure 25 : Matrice graphique de corrélations entre les variables du modèle de fructification final (nb de cupules/m²)

Tableau 6 : Corrélations de Pearson entre les variables du modèle de fructification (ln nombre de cupule par m²)
Chaque cellule contient dans l'ordre : coefficient de corrélation, valeur de P et nombre de placettes.

	<i>Proportion</i>	<i>CHP</i>	<i>Distance</i>	<i>G4</i>	<i>G10</i>
<i>LnNbCupMoyen/m²</i>	0,718 3,11E-09 51	0,345 0,0133 51	-0,348 0,0124 51	-0,0822 0,579 48	0,0212 0,886 48

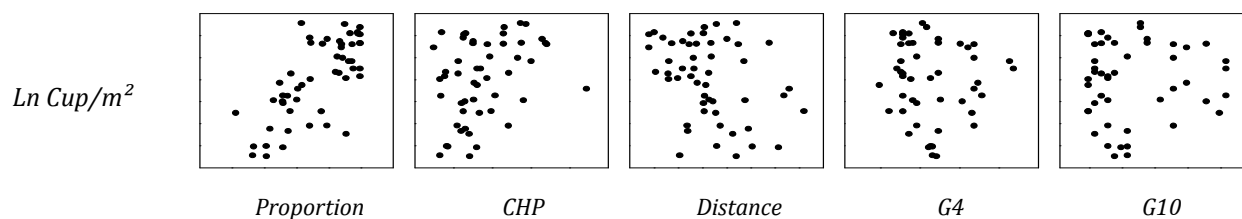


Figure 26 : Matrice graphique de corrélations des variables du modèle de fructification final et le ln du nombre de cupules/m²

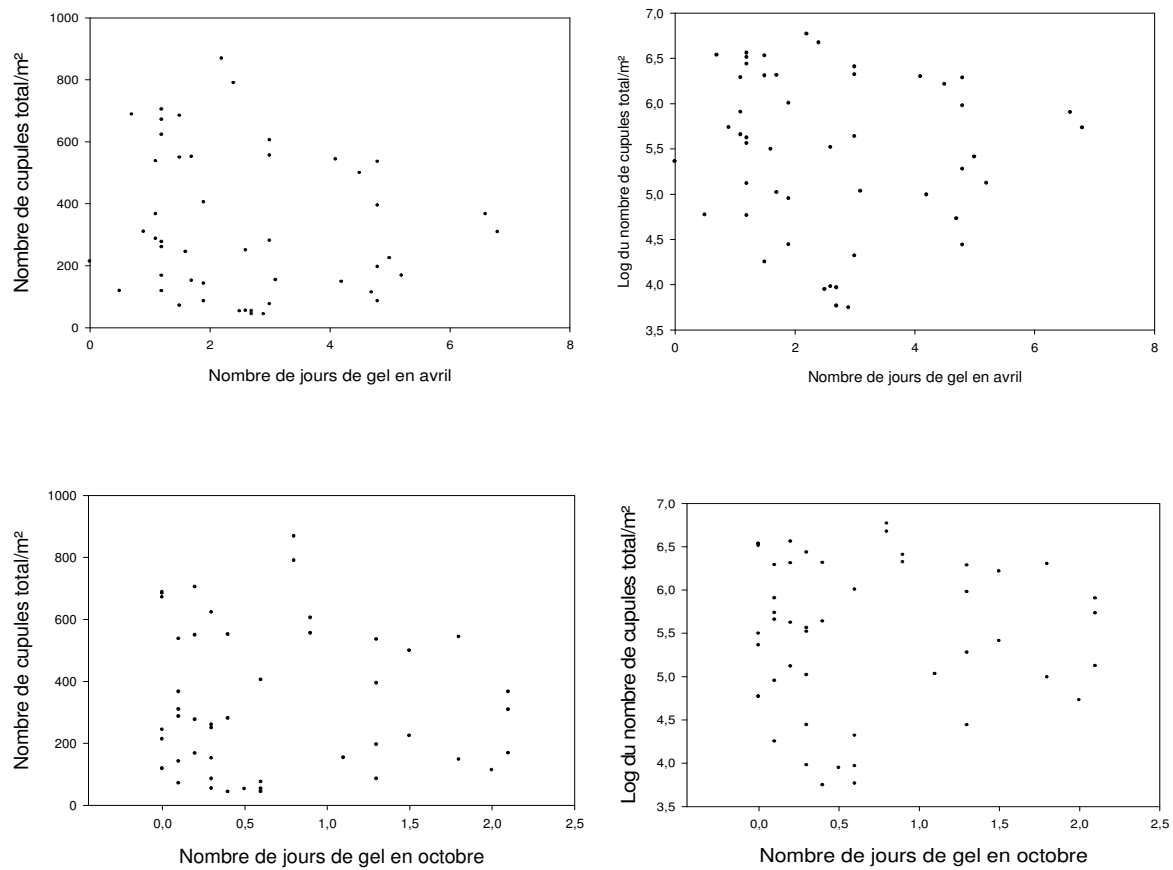


Figure 27 : Distribution de la quantité de cupules par m² et son logarithme par rapport le nombre de jours de gel moyen pendant le mois de avril et octobre (*G4* et *G10*)

Les cartes ci-dessous représentent spatialement chacun des facteurs significatifs dans le modèle de fructification

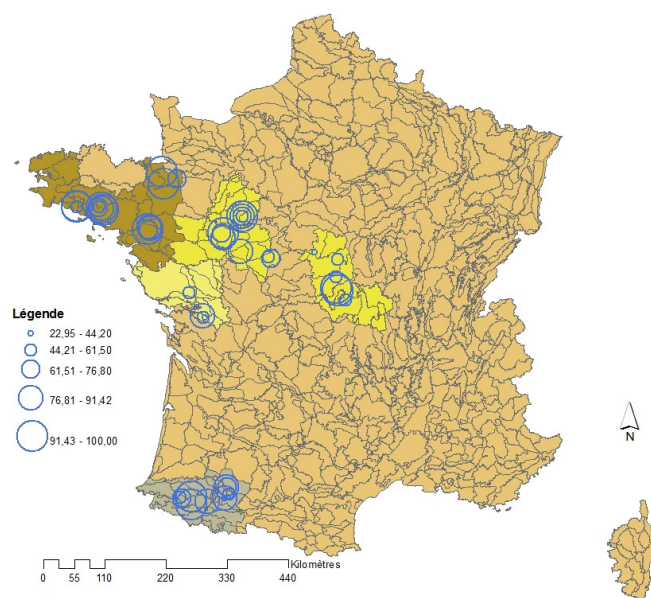


Figure 28 : Proportion du hêtre en surface terrière (%) par forêt (en classe)

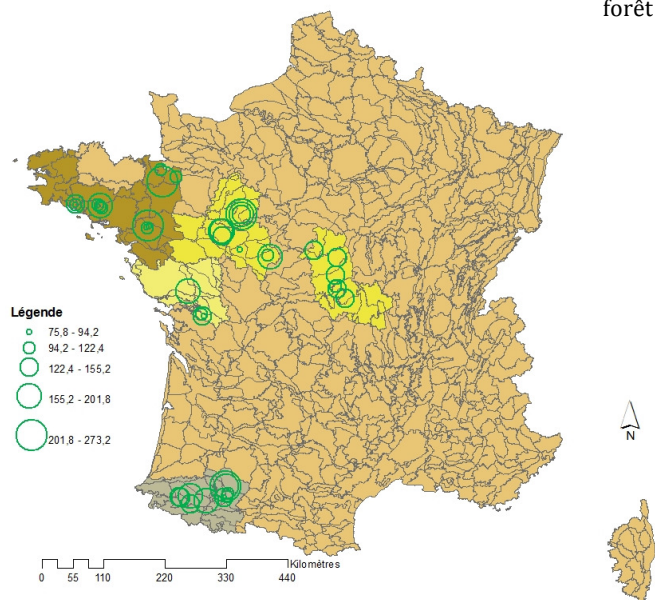


Figure 29 : CHP du hêtre (cm) par forêt (en classe)

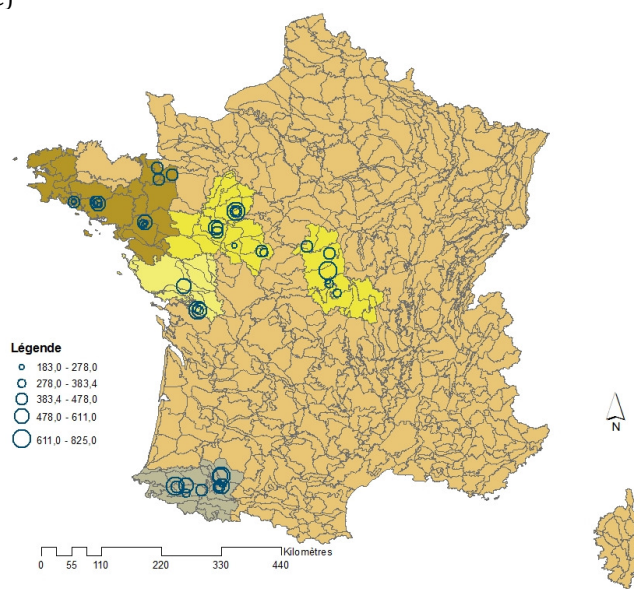


Figure 30 : Distance du hêtre (cm) par forêt (en classe)

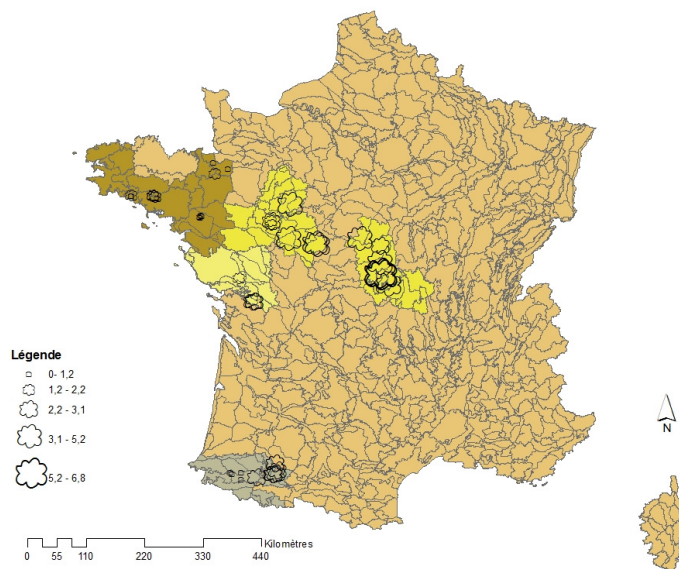


Figure 31 : Nombre moyen de jours de gel en avril (G4) par forêt

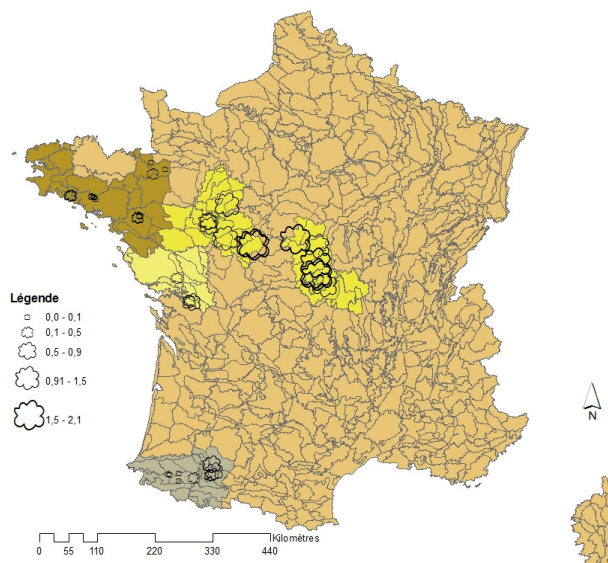


Figure 32 : Nombre moyen de jours de gel en octobre (G10) par forêt

Effet de l'humus sur la densité de cupules

D'autres paramètres ont été testés comme nous l'avons indiqué précédemment. Nous avons tenu à évoquer le cas de la variable type d'humus, qui n'est pas ressortie significative dans le modèle général, mais qui à elle seule l'est et explique 15,9% de la variabilité totale. La raison qui explique cela est certainement l'absorption de cette variabilité par une autre variable du modèle. Notre volonté de tester ce paramètre provient du fait que l'influence de l'acidité et donc de la vitesse de dégradation de la matière organique nous semblent importantes dans le cas d'une étude se basant sur un comptage de cupules au sol. En effet, dans les humus les moins actifs, il est possible d'avoir pris en compte des cupules provenant de deux faînées consécutives. Ainsi, nous avons représenté le type d'humus, fortement représentatif de cette vitesse de décomposition, à l'aide du Tableau 7 **Erro! Fonte de referência não encontrada.** et de la Figure 33. Les humus les plus actifs sont les types mull, contrairement aux mor et moder. Le test de Mann-Whitney Rank Sum a été effectué dans le but de tester la variance entre les deux classes d'humus (mor + moder et mull) et la différence se révèle significative ($P=0,014$).

Tableau 7 : Densité de cupules par m² selon deux classes d'humus (sur critère d'acidité).

Classe de humus	MoyenNbcup/m ²	CI	MaxNbcup/m ²	MinNbcup/m ²	Médiane
Mor et moder	425,888	107,938	867,200	70,000	404
Mull	247,669	75,420	604,000	42,2	217,8

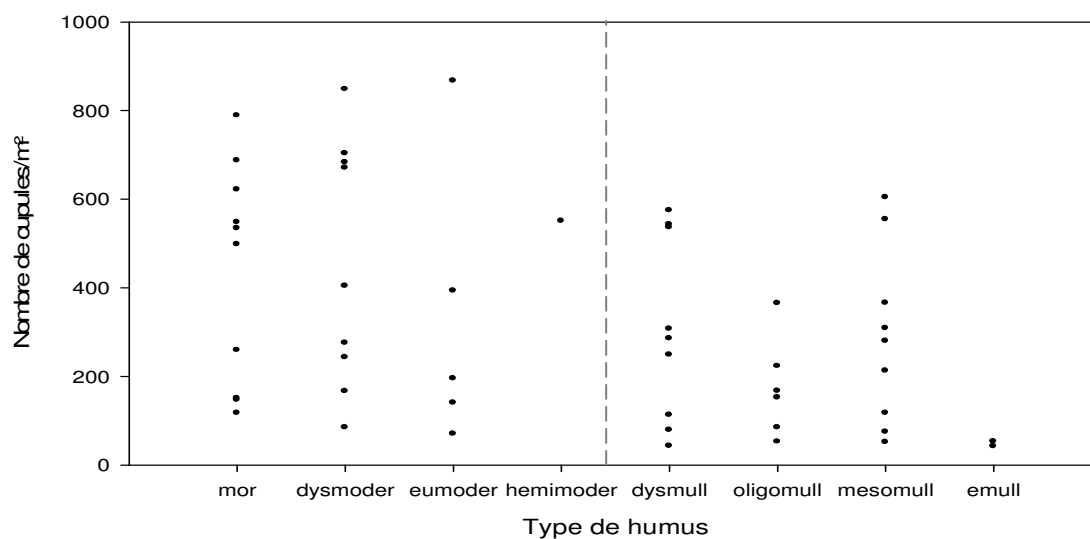


Figure 33 : Distribution du nombre moyen de cupules par m² en relation le type de humus

3.2 Régénération

La variabilité rencontrée en terme de densité de semis est présentée à l'aide des graphiques ci-dessous. La valeur maximale est de 6,7 plantules au m², la minimale était nulle et la moyenne s'élevée à 0,7 plantule au m², avec un intervalle de confiance de 0,35.

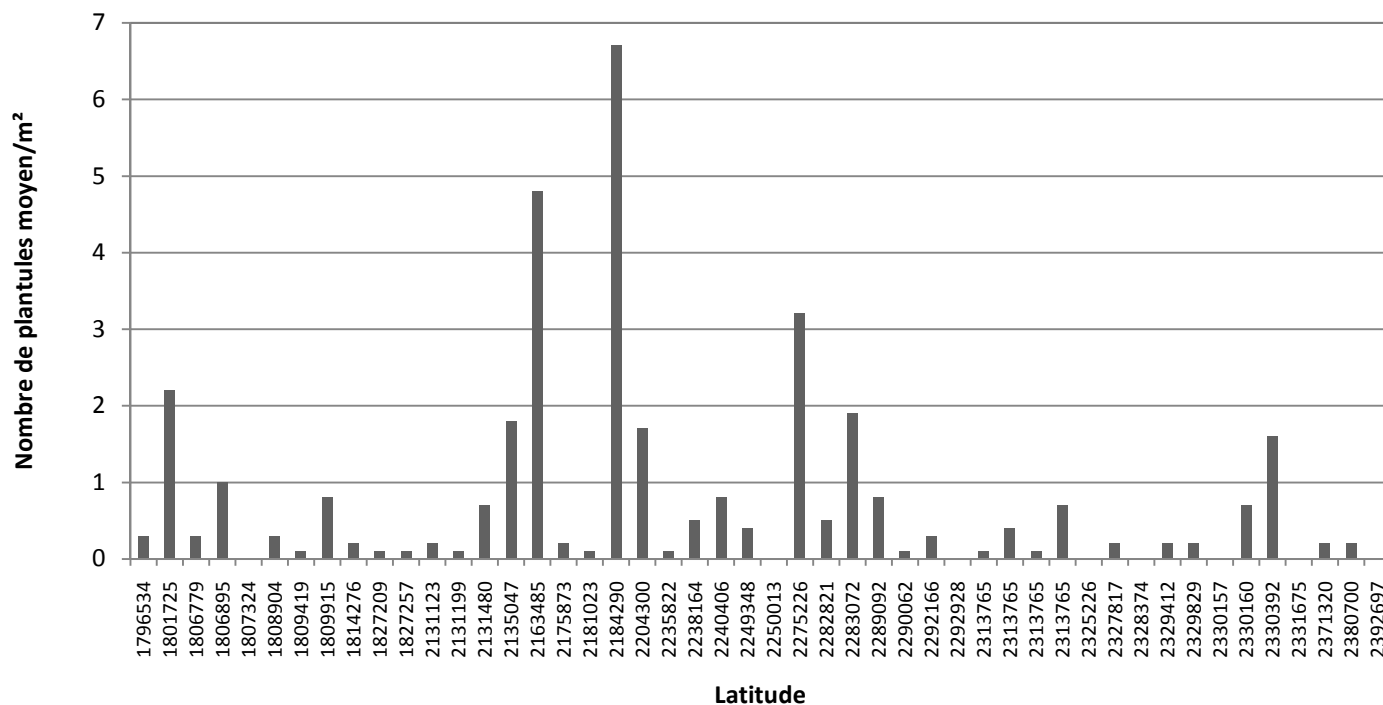


Figure 34 : Nombre moyen de plantules de hêtre par placette (latitude)

Dans la zone Bretonne, nous avons trouvé en moyenne 0,28 plantules de hêtre/m², 0,49 plantules/m² dans la zone de Chizé, 0,6 plantules/m² dans la zone des Pyrénées, 1,35 plantules/m² dans la zone du Centre.

Tableau 9 : Données moyennes de nombre de plantules de hêtre par m² et par zone

Zone	Nb placettes	Moyenne	IC	Max	Min	Médiane
Centre	17	1,353	0,967	6,7	0	0,5
Pyrénées	5	0,6	0,882	1,8	0,1	0,2
Chizé	11	0,491	0,434	2,2	0	0,3
Bretagne	18	0,278	0,201	1,6	0	0,2

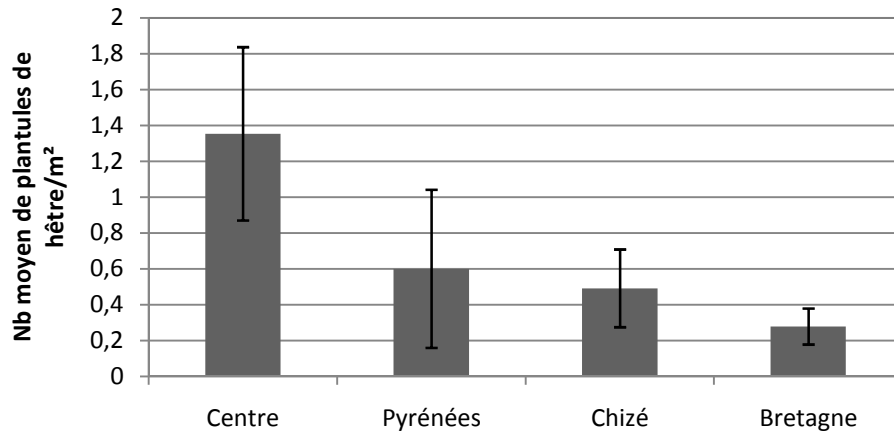


Figure 36: Nombre moyen de plantules de hêtre par m² par zone

Dans l'ensemble des forêts échantillonnées, nous avons toujours observé des plantules de hêtre, même dans les cas où aucune d'entre elles n'était comptabilisée dans les sous-placettes. C'est pour cela que nous avons représenté le coefficient d'abondance du hêtre en strate herbacée de la placette, moyenné par forêt, dans la Figure 35.

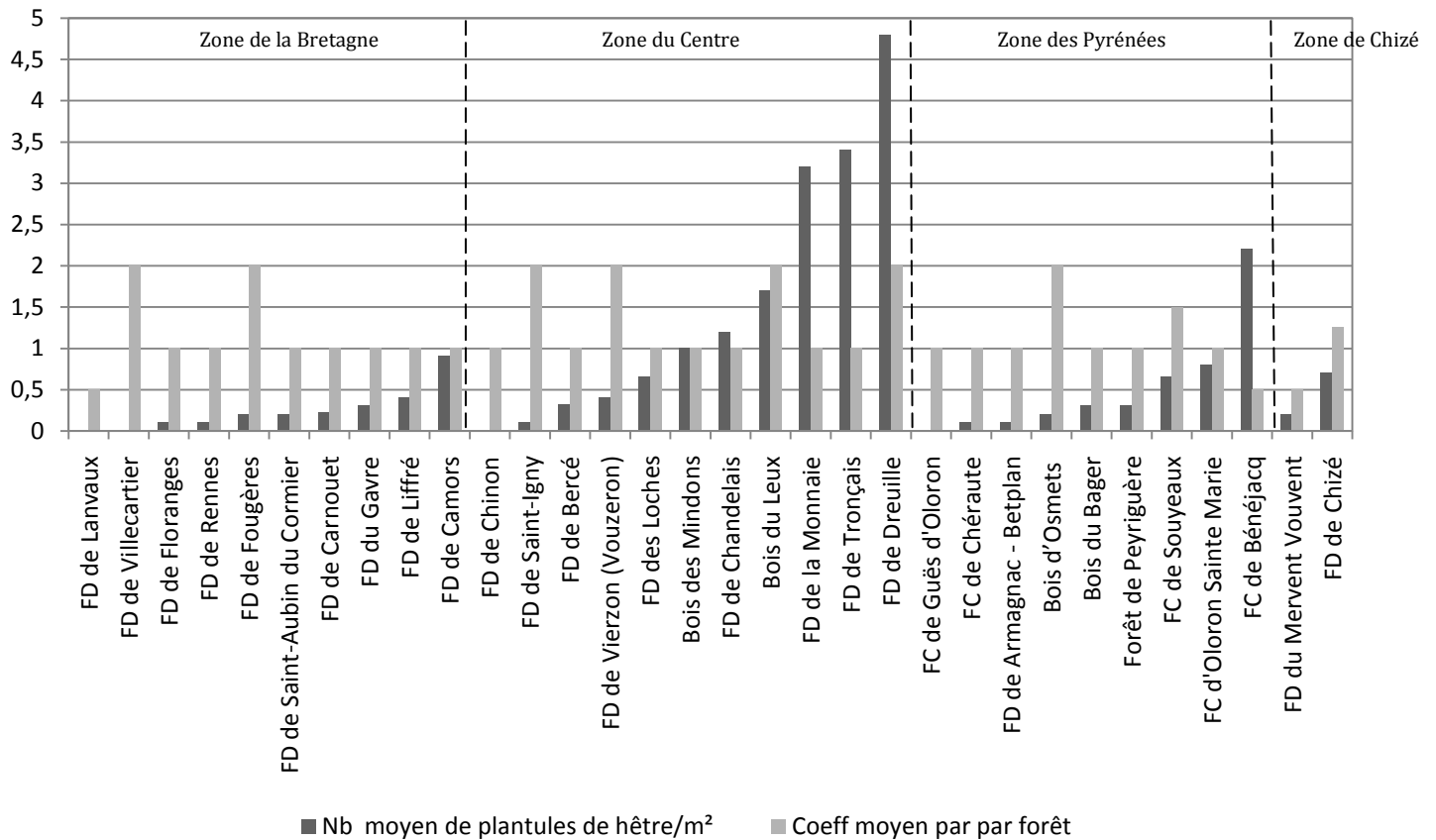


Figure 35 : Distribution du nombre moyen de plantules de hêtre par m² dans des sous-placettes et le coefficient Braun-Blanquet de hêtre dans la strate herbacée des placettes moyennée par forêt

Les Figure 36 et Figure 37 illustrent les observations présentées ci-dessous.

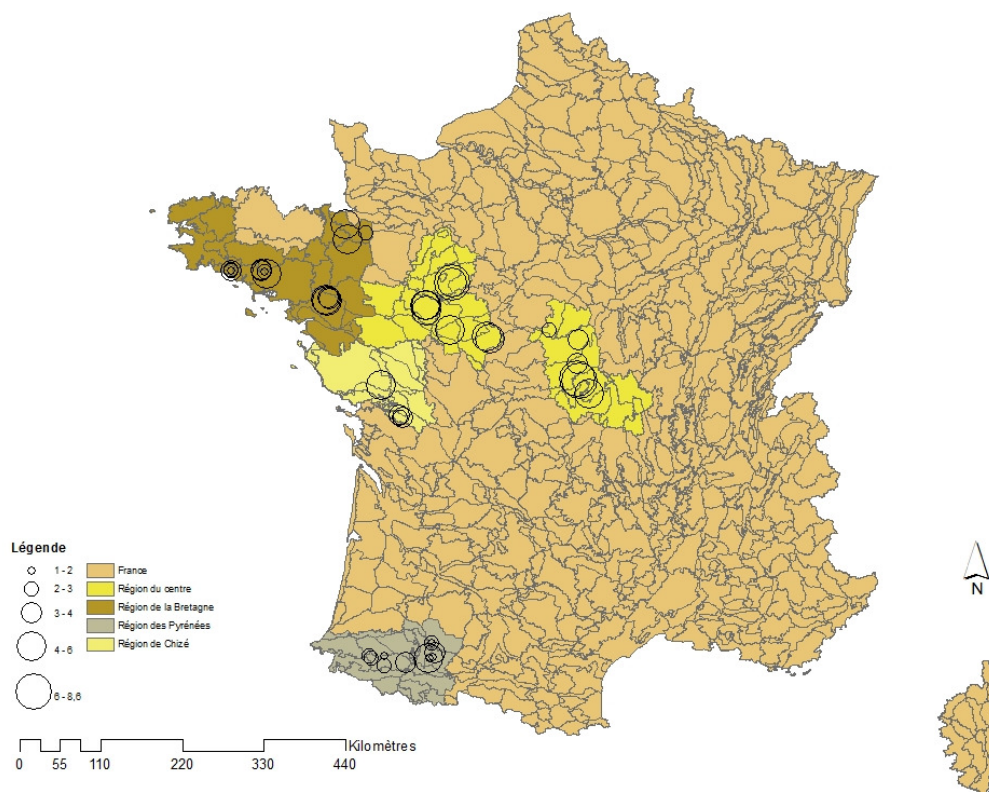


Figure 36 : Distribution en classe du nombre moyen de plantules de hêtre par m² et par forêt

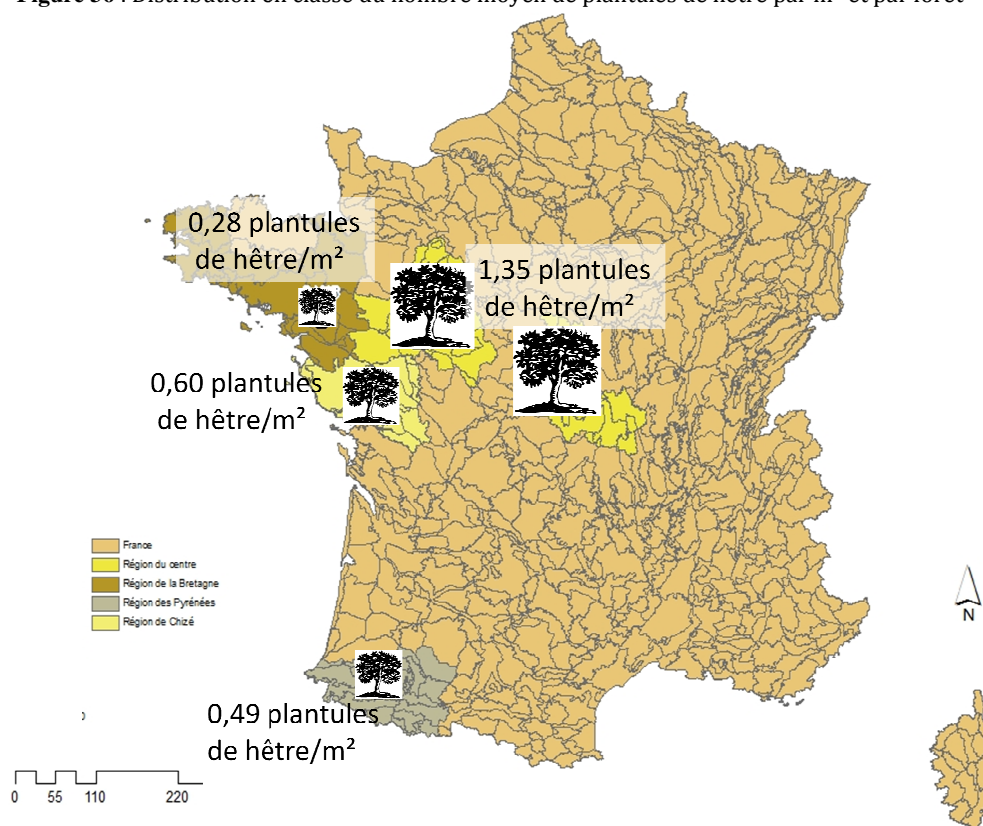


Figure 37 : Distribution en classe du nombre moyen de plantules de hêtre par m² par zone

3.2.1 Modèle de régénération

Dans le cas de la régénération, estimée par la densité des plantules dans la strate herbacée, nous n'avons trouvé aucune régression multiple expliquant une part importante de la variabilité. Nous présentons ainsi plusieurs régressions linéaires simples, par ordre d'importance décroissante du R^2 .

La température minimale a été testée mensuellement avec la même variable dépendante. Les mois d'octobre à mars sont ressortis significatifs. Comme il existe une corrélation entre eux, nous avons sélectionné la température minimale du mois de décembre ($Tm12$) ($P=0,002$). Elle est négativement corrélée avec le logarithme népérien de la densité de plantules et explique à elle seule 19,6% de la variabilité totale. La normalité des résidus a été vérifiée (K-S Dist. = 0,068 et $P>0,200$). La figure 40 représente la régression obtenue, pour les valeurs en Ln et les valeurs brutes.

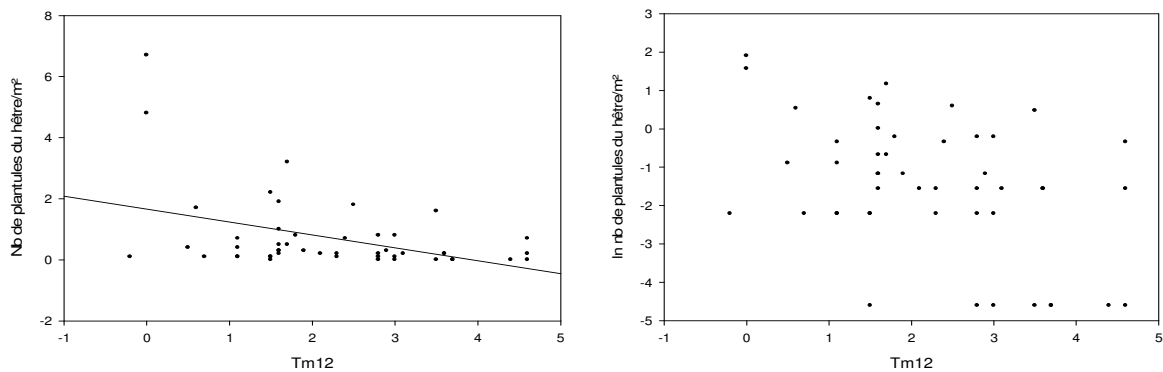


Figure 38 : Distribution du nombre moyen de plantules de hêtre par m^2 et de son logarithme népérien par rapport à la température minimale moyenne de décembre

La variable suivante significative est la longitude. Les placettes étant situées aux longitudes les plus fortes sont celles qui comptabilisent le plus de plantules au m^2 . La valeur P est égale à 0,003 et le R^2 s'élève à 17,9%. La normalité des résidus est vérifiée (K-S Dist.=0,092 et $P > 0,200$). Nous pouvons voir la régression de cette variable par rapport au Ln de la densité de plantules et aux valeurs brutes dans la Figure 39.

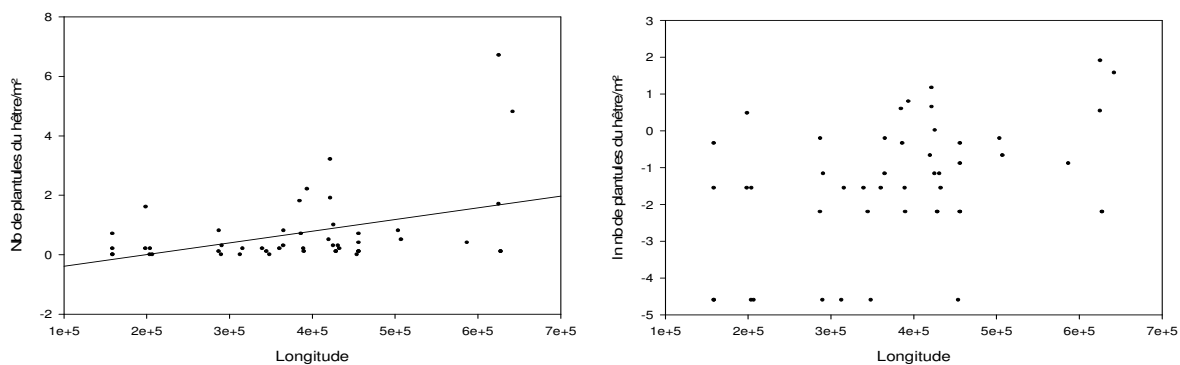


Figure 39 : Distribution du nombre moyen de plantules de hêtre par m^2 et de son logarithme népérien, par rapport à la longitude

Le nombre de jours de gel a été testé mensuellement avec la même variable dépendante. Certains mois sont ressortis significatifs. Comme il existe une très forte corrélation entre eux, nous avons sélectionné le nombre de jours de gel du mois de novembre ($G11$), qui possède le R^2 le plus fort (15,5%), avec $P=0,006$. La normalité des résidus est vérifiée (K-S Dist.=0,110 et $P=0,155$). Pour résumer ces valeurs ainsi que celles de la significativité, nous avons dressé le Tableau 8. La Figure 41 représente la régression de $G11$ sur les valeurs Ln de la densité et les valeurs brutes.

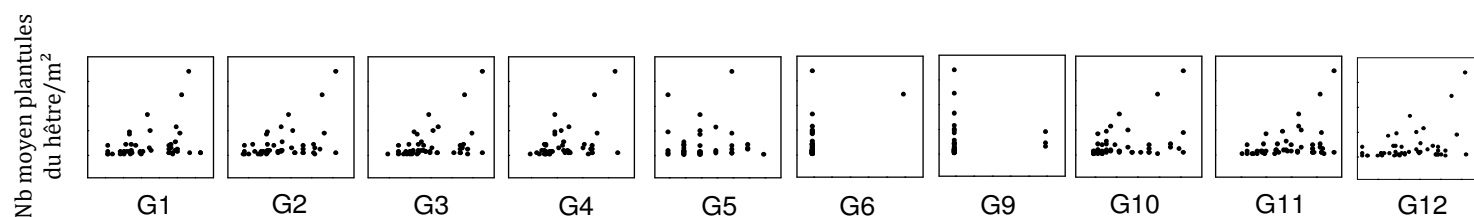


Figure 40 : Matrice graphique des corrélations du nombre moyen de jours de gel de septembre à juin, par rapport à la densité de plantules de hêtre au m²

Tableau 8 : Significativités et valeurs de R² des variables de nombre de jours de gel

	Modèle linéaire simple		Résidus	
	R ² (%)	P	K-S Dist	P
G01	11,40	0,019	0,086	> 0,200
G02	14,90	0,007	0,105	> 0,200
G03	13,20	0,015	0,105	> 0,200
G04	12,50	0,014	0,127	0,05
G10	10,80	0,023	0,104	> 0,200
G11	15,50	0,006	0,11	0,155
G12	14,40	0,008	0,096	> 0,200

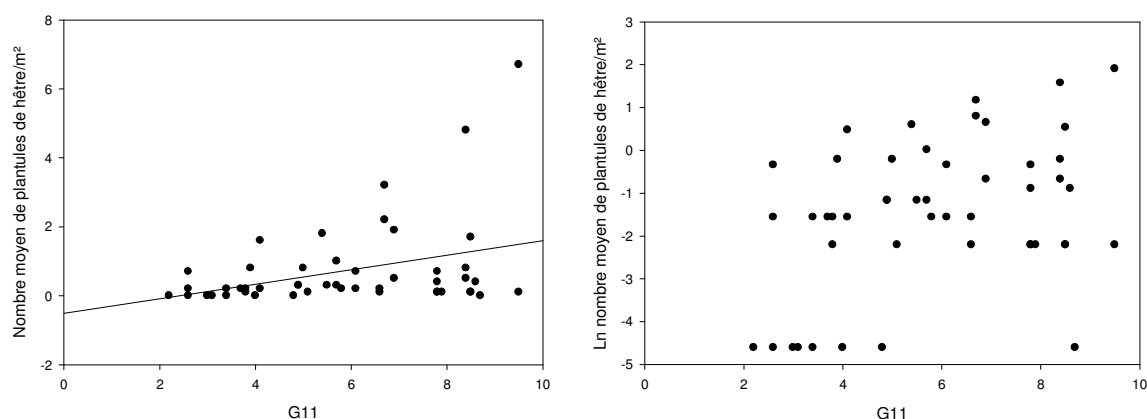


Figure 41 : Distribution du nombre moyen de plantules de hêtre par m² et de son logarithme népérien, par rapport à G11

Le déficit hydrique climatique a été testé sous forme de valeurs mensuelles moyennées à partir de valeurs journalières avec la même variable de densité des plantules. Certains mois sont ressortis significatifs. Comme pour le nombre de jours de gel, il existe une corrélation entre les valeurs de *P-ETP* de chaque mois (Figure 42), nous avons donc sélectionné la variable de ce facteur qui possédait le plus fort R². Il s'agit de *P-ETP10*, représentant le déficit hydrique climatique du mois de octobre. Elle explique 12,8% de la variabilité totale avec P=0,012. La normalité des résidus est vérifiée (K-S Dist.=0,102 et P > 0,200). Pour résumer toutes les valeurs de R² des *P-ETP* mensuels ainsi que celles des significativités associées, nous avons dressé le Tableau 9. La Figure 43 représente la régression de *P-ETP10* sur les valeurs Ln de la densité ainsi que les valeurs brutes.

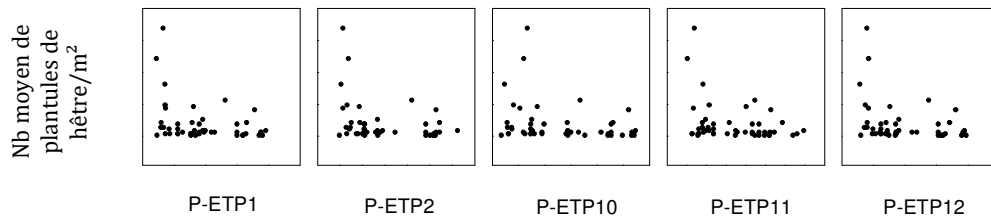


Figure 42 : Matrice graphique des corrélations des déficits hydriques climatiques mensuels d'octobre à février, par rapport à la densité de plantules de hêtre au m²

Tableau 9 : Significativités et valeurs de R² des variables de déficit hydrique climatique

	Modèle linéaire simple		Résidus	
	R ² (%)	P	K-S Dist	P
P-ETP10	12,8	0,0123	0,102	> 0,200
P-ETP11	10,5	0,0245	0,102	> 0,200
P-ETP12	10,6	0,0237	0,105	> 0,200
P-ETP1	11,0	0,0212	0,113	0,122
P-ETP2	10,0	0,0284	0,09	> 0,200

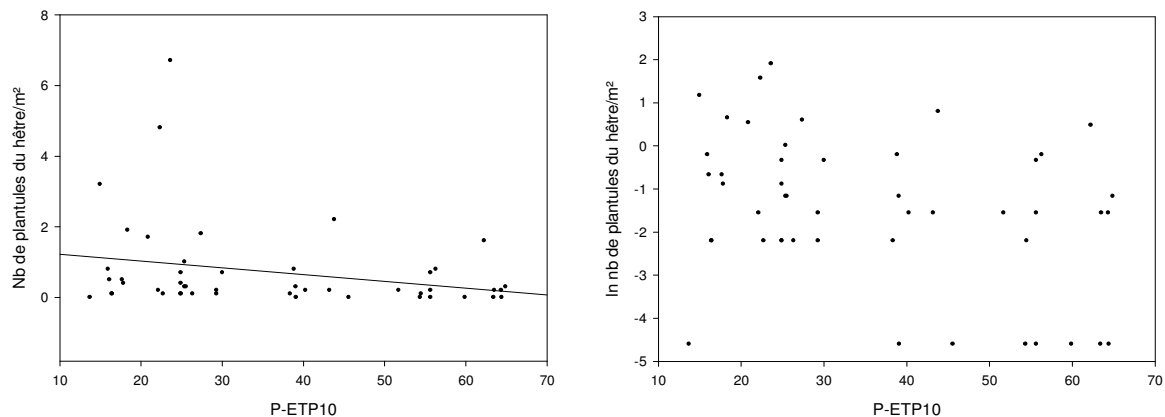


Figure 43 : Distribution du nombre moyen de plantules de hêtre par m² et de son logarithme népérien, par rapport au déficit hydrique climatique du mois d'octobre

Nous avons aussi voulu représenter la variable en classe luminosité, car elle nous semblait intéressante. Un test de Mann-Whitney a été effectué pour comparer les différentes modalités, toujours sur le critère de la densité de plantules au m². Les densités se sont révélées significativement différentes entre la forte intensité lumineuse (classe 2) et l'intensité lumineuse intermédiaire (classe 1) (P=0,014). La Figure 44 représente les classes d'intensité lumineuse en fonction de la densité de hêtre dans la strate herbacée.

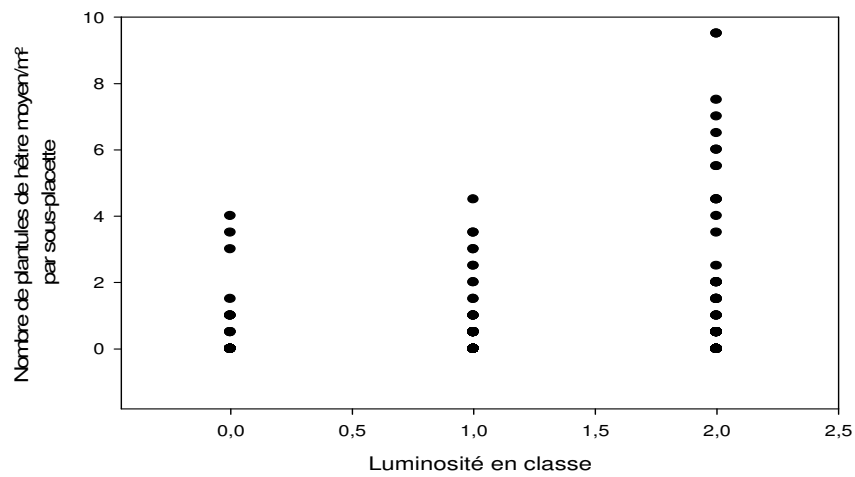


Figure 44 : Distribution du nombre moyen de plantules de hêtre par m² par rapport à l'intensité lumineuse

La variable densité de cupules au m² a été testée à l'aide d'une régression linéaire simple. Aucun résultat significatif n'a été rencontré.

4. Discussion

La majeure partie du travail d'analyse a consisté en la recherche de modèles expliquant la fructification et la régénération estimées dans notre réseau de placettes. Les facteurs significatifs ont été présentés dans le chapitre précédent. La question qui nous semblait importante concernait la part de variabilité de nos mesures imputable au climat. C'est donc sur celle-ci que portera l'essentiel de notre discussion.

4.1 Analyse de la fructification

Selon Karlsson (2001), la production de graines d'un arbre dépend de la taille de l'arbre et de l'allocation des ressources à la graine et de leur poids. Il existe également un déterminisme climatique et un impact de la prédation. Comme dans la présentation des résultats, nous allons distinguer deux ensembles de facteurs dans notre discussion. En effet, des paramètres relatifs au peuplement même de hêtre et des paramètres climatiques sont retenus dans le modèle général. Nous allons tout d'abord nous intéresser aux premiers qui expliquent la plus grande part de variabilité.

Rappelons que les faînes tombent au pied de l'arbre par simple gravité. Ce type de dissémination permet de justifier le pouvoir explicatif de deux variables du modèle.

En effet, le fait que la proportion du hêtre en surface terrière (*PropfagG(%)*) soit certainement très corrélée à une plus grande capacité de production de faînes au m², associé à une faible dissémination, implique une forte corrélation entre *PropfagG(%)* et le nombre de cupules comptabilisées au sol. La corrélation ressort bien positive dans le modèle final. Nous pouvons une fois de plus, insister sur l'importance de la part de variabilité (51,5% en régression simple) que cette variable explique. Nous aurions pu nous attendre à ce que le taux de recouvrement du hêtre dans la strate arborescente ressorte au moins dans une régression simple, cependant les résultats n'ont rien montré de significatif. Cela est peut-être dû au fait que nous avons estimé le recouvrement de tous les hêtres arborescents, alors que celle-ci renferme aussi bien des hêtres fructifiants que non-matures sexuellement. La distinction des deux types aurait entraîné un certain nombre d'erreurs d'imprécision, et nous aurions pu abuser des résultats sans avoir l'idée de cette imprécision. De plus, le temps de travail, vu le nombre de placettes à échantillonner et le temps dont nous disposions nous poussaient au gain de temps. Nous pouvons enfin évoquer une possible influence positive de la surface terrière sur la qualité de la fécondation, puisque l'on peut imaginer qu'elle soit corrélée avec le nombre d'individus fructifiants, et donc avec un taux de fécondation croisée plus important. Cependant, aucune mesure n'a été effectuée pour vérifier cela.

Nous pouvons raisonner de la même manière quant à la distance du hêtre fructifiant le plus proche (*DistArbmoy(m)*), autre variable significative du modèle. En effet, il semblerait que cette valeur soit corrélée négativement avec la quantité de cupules comptabilisées. Cela concorde une fois de plus avec le mode de dissémination des semences du hêtre. Selon les études de Karlsson en 2001, la courbe de dissémination est caractérisée par des valeurs maximales de densité de graines près du semencier, et par une longue queue de dispersion en fonction de l'éloignement de celui-ci.

Le troisième paramètre intrinsèque au peuplement, agissant sur la fructification est la circonférence de l'arbre le plus proche. Malgré la forte influence de la densité et donc du type de gestion, ainsi que de la croissance de l'arbre sur cette variable, nous savons qu'elle peut constituer un indicateur de son âge, cette relation est d'ailleurs utilisée par la dendrochronologie. Ainsi, l'arbre présentant un diamètre plus important qu'un autre arbre se trouvant dans une structure de peuplement et dans des conditions stationnelles à peu près semblables, aura un âge plus important. La maturité sexuelle de *Fagus*

sylvatica est atteinte, comme nous l'avons dit dans le premier chapitre, autour de 50 ans en moyenne, malgré sa forte dépendance avec les contraintes du milieu. La tardiveté représente donc une réalité déterminante pour la fructification du hêtre. La circonférence sera par conséquent positivement corrélée avec l'âge de fructification et nous supposons que c'est la raison pour laquelle la quantité de cupules produites l'est aussi.

Toutefois, le houppier de l'arbre mesuré pour ce paramètre ne projetait pas toujours sur la sous-placette. Cela a pu entraîner une diminution de la part de variabilité expliquée par cette variable. Il aurait donc été plus judicieux de mesurer l'arbre ayant la plus forte projection de son houppier, en plus de l'arbre étant le plus proche.

Certains paramètres climatiques se sont montrés significatifs. Comme nous l'avons déjà dit, nous n'avons pu utiliser que des données climatiques moyennées sur trente ans, ce qui limite l'étendue de notre étude au niveau du climat. En effet, Piovesan et Adams en 2001 ont montré qu'il existait une étroite relation entre la production de faînes d'une année et certains paramètres climatiques des deux années précédentes en Europe, pendant la saison de croissance. Parmi eux, l'effet positif d'une sécheresse de l'année $n-1$ est avancé, avec une augmentation de son impact dans le cas d'un été plus frais et humide que les normales pour l'année $n-2$. La variabilité climatique inter-annuelle n'est donc pas exploitée dans cette étude, mais les paramètres moyennés peuvent nous fournir une idée du type de climat que possède chaque zone échantillonnée. De plus, la variabilité spatiale des faînes semble moins importante que la variabilité interannuelle, la comparaison des placettes en terme de fructification ne perd par conséquent pas tout son sens.

Selon Oswald (Teissier du Cros E. et al, ed, 1981), les gelées tardives au moment de la floraison ont un effet néfaste chez le hêtre. Les résultats du modèle confortent cette observation, puisque le nombre de jours de gel du mois d'avril ($G4$) ressort significatif et négativement corrélé.

Le modèle laisse également apparaître un effet positif des gelées d'octobre ($G10$), et donc pour cela, il faut encore des études pour bien comprendre sa corrélation avec l'écologie du hêtre.

Parce que nous n'avons pas obtenu les données climatiques annuelles, il ne s'est pas révélé nécessaire de rechercher des études quantitatives sur les dernières faînes, d'autant plus que l'estimation des fréquences est inégale selon les méthodes et le systématisme fait défaut (Buffet, 1981)

Enfin, nous allons discuter du dernier facteur intéressant. Il s'agit de l'humus, représentant un indicateur d'acidité, et qui est ressorti significatif dans une régression simple. Il coïncide avec des vitesses de dégradation des matériaux organiques différentes et sa corrélation avec le nombre de cupules est positive.

Nous pouvons rappeler que de nombreux autres facteurs ont été étudiés, et que leur importance sur la fructification est possible, voire probable. Cependant, dans cette étude, leurs mesures ont pu faire défaut, soit par manque d'outils ou de compétences, de temps également, ou bien leur analyse n'a pas été assez poussée, pour se concentrer sur d'autres paramètres. Par exemple la structure du peuplement (type de gestion appliqué), la température et l'humidité de l'air au moment de la formation des bourgeons florifères, les pluies et orages au moment de la pollinisation et l'état sanitaire du hêtre sont des valeurs acquises ou obtenues dans les bases de données, mais qui n'ont pas été étudiées ou pas suffisamment. Pour la prédation de cupules il semblerait quelle ne soit pas suffisante pour justifier sa prise en compte (Becker et al, 1977).

4.2 Analyse de la régénération

Dans la seconde partie de l'étude, nous avons tenté de mettre en évidence les paramètres déterminants pour la régénération du hêtre. Dans le chapitre des résultats, ont été présentés le facteur climatique par diverses variables, ainsi que des paramètres propres au peuplement. Nous allons modérer notre discussion en parlant non pas de déterminisme mais d'indicateurs ou bien de relations entre les variables indépendantes et la densité de plantules de hêtre, car aucun modèle de régressions multiples n'a permis d'expliquer cette dernière. Nous avons en effet réalisé uniquement des régressions simples, sur les différentes variables. Nous allons tout d'abord présenter les facteurs climatiques qui sont ressortis des analyses.

Un certain nombre de variables significatives dans les régressions simples, représente un aspect bien particulier du climat. Les températures minimales d'octobre à mars et le déficit hydrique climatique d'octobre à février sont négativement corrélés à la densité de plantules. Les nombres de jours de gel de octobre à avril le sont positivement. Cela semble indiquer que les zones à hivers plus rigoureux et secs ont une meilleure régénération. La variable longitude, dont la corrélation avec la continentalité est certaine, est elle aussi ressortie significative et positive. Nous pouvons ainsi retenir que la continentalité serait indicatrice de la qualité de la régénération sur le critère de la densité, tout comme semblaient indiquer les travaux d'Oswald en 1981.

De nombreuses études se sont intéressées à l'influence de la rigueur de l'hiver sur la levée de la dormance. Les faînes de hêtre possèdent une dormance sensible au froid et à l'humidité (Suszka et al, 1994). Nous pouvons ainsi aisément comprendre que ces paramètres, par l'intermédiaire de la levée de dormance, ou de la conservation (ou protection) des graines, puissent impacter la densité de plantules. Cependant, il est possible que d'autres étapes soient impliquées, comme la croissance des semis par exemple, mais aucune mesure sur cet aspect n'a été réalisée dans le cadre de cette étude.

Pour la levée de la dormance, les graines de hêtres nécessitent une teneur en eau assez élevée en hiver (30-34%). Il semble donc étonnant que les zones ayant des hivers secs soient les plus favorables à la régénération. Nous pouvons répondre à cela par trois points. L'humidité est peut-être déterminante pour le semis ou la plantule, mais pas forcément pour la graine au moment de la germination. De plus, il semblerait que les valeurs du mois d'octobre soient les plus corrélées. Cela correspond au début de la période où la déshydratation de la graine s'effectue, cette déshydratation permettant une meilleure conservation de la capacité germinative de la graine (Suszka et al, 1994). Enfin, nous pouvons très bien imaginer que l'excès d'humidité soit néfaste aux jeunes semis ou bien aux graines mêmes, en favorisant l'apparition de pathogènes comme le *Phytophthora*.

La luminosité semble pouvoir jouer un rôle positif sur la quantité de plantules comptabilisées sur nos sous-placettes. Nous avons rappelé que le hêtre se comporte durant son jeune âge comme une essence de lumière, dans des climats plutôt humides et inversement pour des climats secs, moins favorables. Compte tenu des caractéristiques climatiques de notre zone d'étude, nous aurions pu détecter une tendance favorable pour la régénération dans les milieux moins ouverts. Cependant, plusieurs raisons s'opposent à cela : les placettes que nous avons échantillonnées sont toutes composées de hêtraies pures ou en mélange, et fermées. Cela était nécessaire compte tenu de l'étude de la croissance qui va s'y dérouler. Ainsi, les hêtraies n'étaient jamais en très forte ouverture. De plus, la classe intermédiaire de luminosité est sur-représentée par rapport aux autres, ce qui pose des problèmes purement statistiques pour effectuer les analyses permettant la comparaison entre zones sèches et zones humides, pour l'influence de la lumière.

Un autre facteur, que nous n'avons pu estimer, aurait pu intervenir sur l'appréciation de la régénération. Le travail ne s'est pas prêté à l'étude de la prédation des faînes, hors nous savons qu'elle existe. En effet, la mise en place de pièges à graines et la comparaison de leurs quantités avec celles de nos

sous-placettes auraient suffi à l'estimer. Le fait qu'aucune relation linéaire n'ait été trouvée entre densité de plantules et densité de cupules peut venir de trois choses :

- soit la différence entre les générations des plantules et des faînées est très importante,
- soit l'impact de la prédation est bien variable entre les forêts, et le nombre de cupules est très différent de celui des faînes constituant le stock final de semences pour la régénération,
- soit il existe des différences dans la qualité des faînes (faînes vaines, etc.) à différentes échelles (inter-individus, microlocales, ou bien aire de répartition).

5. Conclusion

Ainsi, à partir des résultats de cette étude, il est apparu possible de répondre partiellement aux objectifs fixés.

(i) Deux facteurs sont apparus corrélés avec la quantité estimée de la fructification. Le premier est un facteur peuplement et est composé de variables dendrométriques. Elles semblent indiquer que les peuplements les plus purs et matures sont les plus producteurs de fructifications et que la distribution des quantités de cupules correspond bien au mode de dissémination. Le second facteur est climatique et met en évidence l'effet néfaste des gelées tardives d'avril agissant sur la floraison et l'effet positif du gel d'octobre. Il est apparu des différences de densité de cupules en fonction des types d'humus que nous pouvons argumenter par leurs vitesses de dégradation de la matière organique. Pour résumer, il semble que les paramètres climatiques moyennés que nous avons utilisés n'expliquent qu'une petite partie de la variabilité de la fructification (11,5%), contrairement aux paramètres de type peuplement. Nous obtenons donc, avec ces données, une tendance générale climatique dans la limite de l'aire de répartition du hêtre en France.

(ii) En ce qui concerne la régénération, plusieurs paramètres climatiques se sont révélés significatifs par des régressions simples. L'ensemble d'entre eux coïncide avec un gradient de continentalité, qui est positif sur la régénération naturelle de *Fagus sylvatica*. Les hivers plus rudes et plus secs permettent certainement une meilleure protection des graines, une dormance et une conservation de la capacité germinative élevée dans notre étude et sont peut-être moins sujet aux attaques de pathogènes. Chacun des paramètres représentant ce facteur continentalité explique entre 10 et 20% de la variabilité de la densité de plantules, étudiés séparément. Le facteur lumière, intrinsèque aux peuplements, semble avoir un effet positif sur la régénération au vu des résultats. Les paramètres climatiques moyennés semblent donc prédominer sur les variables du peuplement pour la régénération naturelle du hêtre en milieu fermé.

(iii) Aucune tendance n'a été mise en évidence entre la fructification estimée par la densité de cupules et la régénération estimée quant à elle par la densité de plantules de hêtre (<30 cm). Il nous paraît possible que le défaut de relation puisse principalement être expliqué par une différence entre les générations des plantules et des faînes très importante, ou bien par une prédation des faînes non estimée sur le terrain, ayant pu induire des différences inter-massifs entre la quantité de cupules et la quantité de faînes.

Ce travail, qui consistait essentiellement à contribuer à l'étude du facteur régénération comme déterminant du maintien des hêtraies dans leur zone limite de répartition actuelle, a pu mettre en évidence que ce facteur semblait subir une faible influence du climat moyen. En effet, une grande partie de sa variabilité reste inexpliquée par nos données. Les contraintes climatiques des bordures extrêmes de l'aire limite de répartition ne semblent pas s'appliquer à la régénération. En s'appuyant sur la carte suivante (Badeau et al, 2007 non publiée) mettant en évidence les zones où le hêtre est uniquement présent en régénération (diamètre <7,5cm), et dont les données sont issues de l'IFN, nous pouvons observer que dans notre aire d'étude, le hêtre affiche une bonne dynamique. Cela conforte nos résultats rappelés précédemment. Cependant, compte tenu de notre volonté de pouvoir effectuer des hypothèses sur la réponse de la régénération à des scénarii climatiques futurs, il est important de réaliser de nouvelles analyses prenant en compte des valeurs climatiques annuelles. Nous mettrons certainement en évidence un effet plus important de celles-ci sur la régénération et sur la fructification, ce qui permettra l'émission de nouvelles hypothèses sur leurs conséquences à court et moyen termes.

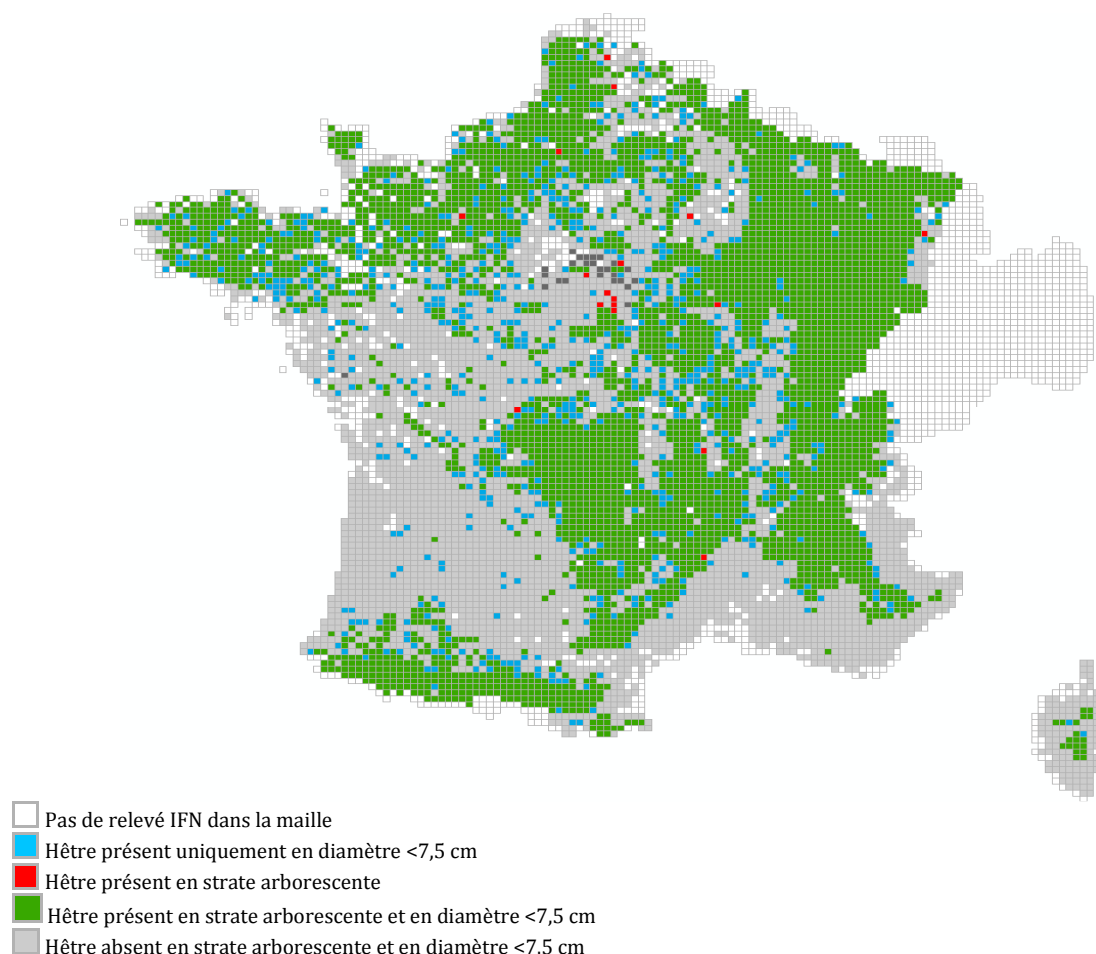


Figure 45 : Représentation des zones de régénération de hêtre et des zones de peuplements installés

Des efforts restent à faire, notamment dans l'amélioration de la prise de mesures sur des paramètres de peuplement. La mesure de routine du microclimat dans les écosystèmes et l'estimation de l'interception de la lumière à des échelles plus grandes que celle de la feuille posent problème (Bréda et al, 2002). Ainsi, la luminosité, dont la notation est restée subjective, pourrait être estimée par des techniques plus précises comme les photos hémisphériques, et ce malgré les contraintes qu'elles impliquent. La chimie du sol et sa réserve utile seront précisées dans peu de temps, et pourront être intégrées aux analyses. Un effet « espèces » pourrait faire l'objet d'une étude à part entière, ceci afin de mettre en évidence d'éventuels interactions biotiques visibles au niveau de la régénération du hêtre. De plus, une meilleure distinction entre cupules de la dernière faînée et cupules totales pourrait s'ajouter dans la liste des perspectives de travail, ceci afin de clarifier le rôle de l'humus dans l'estimation de la densité de cupules. De même, la distinction entre arbre fructifiant et arbre non mature serait intéressante pour améliorer notre compréhension de l'effet de la densité du hêtre sur sa propre fructification. Mais il serait également intéressant de pouvoir refaire les analyses par zone, afin de voir s'il existe une régionalisation de facteurs climat et peuplement.

Ensuite, une meilleure prise en compte du facteur anthropique, représenté essentiellement par la gestion sylvicole, serait très intéressante pour isoler l'effet du climat. Enfin, nous sommes dans l'attente de données n'ayant pas encore été saisies, de l'ordre d'une vingtaine de placettes, qui viendront compléter notre zone d'étude par les zones de la Dordogne, de la Gironde et du Gers, représentant la grande région Aquitaine au sens strict du terme. Donc, si notre tendance trouvée est confirmée, que le hêtre n'est pas limité climatiquement au stade de régénération, il faut chercher les processus qui le limitent dans les stades ultérieurs de développement (physiologie, compétition...).

Références

- Alteyrac, J. (2005) 'Influence de la densité de peuplement et de la hauteur dans l'arbre sur les propriétés physico-mécaniques du bois d'épinette noire (*Picea Macriana* (mill.) B.S.P.)', Thèse de doctorat, Université Laval, Québec, Canada.
- Becker, M., Dubois, F.X, Le Tacon, F. 51977) 'Types de station, fructification et installation des semis de hêtre sur les plateaux calcaires du nord-est (Forêt de Haye – Meurthe et Moselle), Class. Oxford, 231 :174, Fagus.
- Becker M., Lévy G. (1982) 'Le dépérissement du chênes en forêt de Tronçais : les causes écologiques'. Annales des Sciences Forestières, 39, 439-444.
- Bonnet-Masimbert, M.; Muller, C. (1975) 'La conservation des faines est possible', Revue Forestière Française Vol. 27, pp. 129-138.
- Buffet M. (1981) 'La régénération du hêtre en plaine'. ONF Bull. Tech. n° 13 pp. 49- pp. 29-47.
- Bréda N., Peiffer M., Dupouey J. L., Géréma F., Schipfer R., Kieffer C. (1999) 'Le rôle clé des déficits hydriques dans le dépérissement de chênaies en forêt de la Harth (Alsace du sud) établi par une analyse dendroécologique et écophysologique'. Les Cahiers du DSF 1-1999 (La santé des Forêts [France] en 1998). Min. Agri., Pêche (DERF), Paris, 92-94.
- Brédra, N.; Huc, R.; Granier, A. & Dreyer, E. (2006) 'Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences', INRA, EDP Sciences 63, 625-644.
- Candiani, G. (2006) 'Regeneração natural em áreas anteriormente ocupadas por floresta de Eucalyptus saligna Smith. no município de Caieiras (SP): subsídios para recuperação florestal' Instituto de Botânica da Secretaria de Estado do Meio Ambiente - São Paulo.
- Colleta, C.; Pardosb, M. & Lantera, O. (2001) 'Effects of canopy opening on height and diameter growth in naturally regenerated beech seedlings', Ann. For. Sci. 58, 127-134.
- Delho, C. & Thiébault, S. (2005) 'The migration of beech (*Fagus sylvatica* L.) up the Rhone: the Mediterranean history of a "mountain" species', Veget Hist Archaeobot 14, 119-132.
- Demers, D. (2002) 'Normes d'inventaire forestier : placettes-échantillons temporaires, peuplements de moins de 7 m de hauteur', Direction des inventaires forestiers, Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs, Québec, Canada.
- DRYADE (2006) 'Projet Vulnérabilité des forêts face aux changements climatiques : de l'arbre aux aires bioclimatiques', Programme Vulnérabilité : milieux et climat 2006, ANR, France.
- Engler, J.M.; Le Louarn, H.; Le Tacon, F. (1979) 'Influence des oiseaux et des rongeurs sur la régénération naturelle du hêtre, Dispositif de la forêt domaniale de Hez-Froidmont (OISE)' ; Revue Forestière Française numéro 1.
- Fanta, J. (2004) 'Nature-based beech forest management', Project Nature-based Management of beech in Europe, The Netherlands.

- Giesecke, T.; Hickler, T.; Kunkel, T.; Syke, M. T. & H.W.Bradshaw, R. (2006) 'Towards an understanding of the Holocene distribution of *Fagus sylvatica* L.', Journal of Biogeography.
- Gillet, F., (2000) 'La Phytosociologie synusiale intégrée - Guide méthodologique', Docu. Labo. Ecol. Vég. 1, Université de Neuchâtel - Institut de Botanique, 68.
- Heuzé P. & Klein, F. (2002) 'Analyse de la structure verticale : une nouvelle approche pour évaluer l'impact des cervidés sur la régénération forestière', Rapport scientifique, Office National de la chasse et de la faune Sauvage, France.
- IPCC (2001) 'Climate Change: The scientific basis'. Eds. J. T. Houghton, Y. Ding, M. Nogua, D. Griggs, P. Vander Linden, K. Maskell, Cambridge Univ. Press., Cambridge, U.K
- Jabiol B., Brethes A., Ponge J.F., Toutain F., Brun J.J. (1995) 'L'humus sous toutes ses formes' ENGREF, Nancy, 60 photographies, 64.
- Jancovici, J. (2002) 'L'avenir climatique (quel temps ferons nous ?)', édition du Seuil, collection Science Ouverte.
- Jump, A. S.; Hunt, J. M.; Martínez-Izquierdo, J. A. & Peñuelas, J. (2006a) 'Natural selection and climate change: temperature-linked spatial and temporal trends in gene frequency in *Fagus sylvatica*', Molecular Ecology 10, 1-12.
- Jump, A. S.; Hunt, J. M. & Peñuelas, J. (2006b) 'Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*', Global Change Biology 12, 2163-2174.
- Jump, A. S. & Peñuelas, J. (2005) 'Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change', Ecology Letters 8, 1010-1020.
- Karlsson, M. 2001. Natural Regression of Broadleaved Tree Species in Southern Sweden - Effects of silvicultural treatments and seed dispersal from surrounding stands. Doctoral thesis, Swedish University of Agricultural Sciences, Alnarp.
- Kunstler, G. (2005) 'La Régénération du Hêtre et du Chêne sur les Grands Causses Dynamique du Paysage et Démographie des Espèces Arborées Dominantes', Thèse de Master, École Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier.
- Lamarche H., Luginbühl Y., Baudry J., Thenail C., Burel F., Toubanc M., & Al., (2003) 'Rapport de synthèse Bocagement, reconstitution et protection du bocage : évaluation des politiques publiques de paysagement du territoire', UMR LADYSS, ENSP, INRA-SAD, UMR ECOBIO Rennes, Université de Rennes/COSTEL 11.
- Licari M.L., Lenfant P., Amouroux J.M. et Dupuy de la Grandrive R. (2004) 'Document d'objectif site Natura 2000 « Posidonies de la Côte des Albères » Phase I : Inventaire et analyse de l'existant ; Volume 1 : Caractéristiques générales et cahiers d'habitats', Conseil Général des Pyrénées-Orientales, 82.
- Madsen P., Larsen J.B. (1997) 'Natural regeneration of beech (*Fagus sylvatica* L.) with respect to canopy density, soil moisture and soil carbon content', Forest Ecology and Management 97, 95-105.
- Magri, D.; Vendramin, G. G.; Comps, B.; Dupanloup, I.; Geburek, T.; Gomory, D.; Latalowa, M.; Litt, T.; Paule, L.; Roure, J. M.; Tantau, I.; van der Knaap, W. O.; Petit, R. J. & de Beaulieu, J. (2006) 'A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences', New Phytologist 171(1), 199-221.

McCarthy, J. (2001) 'Gap dynamics of forest trees: A review with particular attention to boreal forests', *Environement* 9, 1-59.

Muller C., Bonnet-Masimbert M. (1985) 'Levée de dormance des faines avant leur conservation : résultats préliminaires', *Ann. Sci. For.* 42, 385-396.

NYS C. (2003) Le site-atelier de Fougères (Ile et Vilaine). Hêtre de pleine. Observatoire de Recherches en Environnement (ORE) – Rapport 2003

Parmesan C., Gaines S., Gonzalez L., Kaufman D. M., Kingsolver J., Peterson A. T., Sagarin R. (2005) 'Empirical perspectives on species borders: from traditional biogeography to global change'. *Oikos*, 108, 58-75.

Pichot, C.; Bastien, C.; Courbet, F.; Demesure-Musch, B.; Dreyfus, P.; Fady, B.; Frascaria-Lacoste, N.; Gerber, S.; Lefèvre, F.; Morand-Prieur, M.; Oddou, S.; Cros, E. T. D. & Valadon, A. (2006) 'Déterminants et conséquences de la qualité génétique des graines et semis lors de la phase initiale de régénération naturelle des peuplements forestiers', *Les Actes du BRG* 6, 1-21.

Pignard G. (2000) 'Analyse de l'évolution de la productivité des forêts françaises au cours des 25 dernières années à partir des données de l'IFN'. Rapport d'étude GIP Ecofor.

Price, D. T.; Zimmermann, N. E.; Meer, P. J. V. D.; Lexer, M. J.; Leadley, P.; Jorritsma, I. T. M.; Schaber, J.; Clark, D. F.; Lasch, P.; McNulty, S.; Wu, J. & Smith, B. (2001), 'Regeneration In Gapmodels: Priority Issues For Studying Forest Responses To Climate Change', *Climatic Change* 51, 475-508.

Teissier du Cros E., Le Tacon F., Nepveu G., Pardé J., Perrin R., Timbal J. (Eds.) (1981) 'Le hêtre', INRA, Paris, pp. 377- 446.

Thuiller W., Lavorel S., Araújo M.B., Sykes M.T., Prentice I.C. (2005) 'Climate change threats to plant diversity in Europe'. *PNAS*, 102, 8245-8250.

Tomé, M., Soares, P., Fidalgo B. (2002) 'Protocolo de Medição das Parcelas de Inventário das Áreas de Demonstração da Associação Florestal do Vale do Sousa', *Projecto AGRO*. Portugal 14.

Ulrich, E. (coord.) (2006) 'Manuel de référence n°8 pour la caractérisation de la composition floristique. Placettes de niveau 1. (Level II plots within the European Union)'. *RENECOFOR*, Fontainebleau : ONF, 39.

Vennetier, M.; Vila, B.; Liang, E.; Guibal, F.; Ripert, C. & Chandioux, O. (2005) 'Impact du changement climatique sur la productivité forestière et le déplacement d'une limite bioclimatique en région méditerranéenne française', *Ingénieries* 44, 49-61.

Sites :

Euforgen – www.euforgen.org

FAO - <http://www.fao.org/docrep/008/ae578f/AE578F04.htm>

Université Bretagne Sud - <http://www.univ-ubs.fr/ecologie/humus.html>

Liste de Contacts

DUPOUEY Jean-Luc

Directeur de Recherche
UMR INRA UHP Écologie et Écophysiologie Forestières
Équipe Phytoécologie forestière
54280 Champenoux
Mail : dupouey@nancy.inra.fr
Tél. : 03 83 39 40 49
Fax : 03 83 39 40 22

LEGAY Myriam

Charger de Recherche ONF
UMR INRA UHP Écologie et Écophysiologie Forestières
Équipe Phytoécologie
54 280 Champenoux
legay@nancy.inra.fr
Tél. : 03 83 39 40 51
Fax : 03 83 39 40 22

POGGIANI Fábio

Chef de Département
USP ESALQ LCF Écologie Forestière
13418 900 Piracicaba, SP Brésil
poggiani@esalq.usp.br
Tél.: 55 19 34 36 86 23
Fax : 55 19 34 36 86 01

E SILVA Daniel

Doctorant INRA
UMR INRA UHP Écologie et Écophysiologie Forestières
Équipe Phytoécologie
54 280 Champenoux
esilva@nancy.inra.fr
Tél. : 03 83 39 40 51
Fax : 03 83 39 40 22

Annexes

Annexe 1 : Corrélation entre les paramètres climatiques

Chaque cellule contient :

Coefficient de corrélation

Valeur de P

Nombre de placettes

	Y	PAcum	TmanMoy	TManMoy	(P-ETP)AnMoy	GAnCum
X	-0,241	-0,428	-0,821	0,202	-0,455	0,909
	0,0988	0,00243	8,69E-13	0,169	0,00116	3,853E-19
	48	48	48	48	48	48
Y	1	-0,552	-0,185	-0,937	-0,391	-0,15
		0,0000471	0,209	1,177E-22	0,00599	0,307
		48	48	48	48	48
PAcum	1	1	0,561	0,456	0,977	-0,5
			0,0000333	0,00112	1,258E-32	0,000301
			48	48	48	48
Tman	1	1	1	0,213	0,497	-0,901
				0,146	0,000328	2,9E-18
				48	48	48
TMan	1	1	1	1	0,281	0,1
					0,0531	0,498
					48	48
(P-ETP)AnMoy	1	1	1	1	1	-0,516
						0,000174
						48
GAnCum	1	1	1	1	1	1

Où :

X et Y : Coordonnées Lambert étendue II

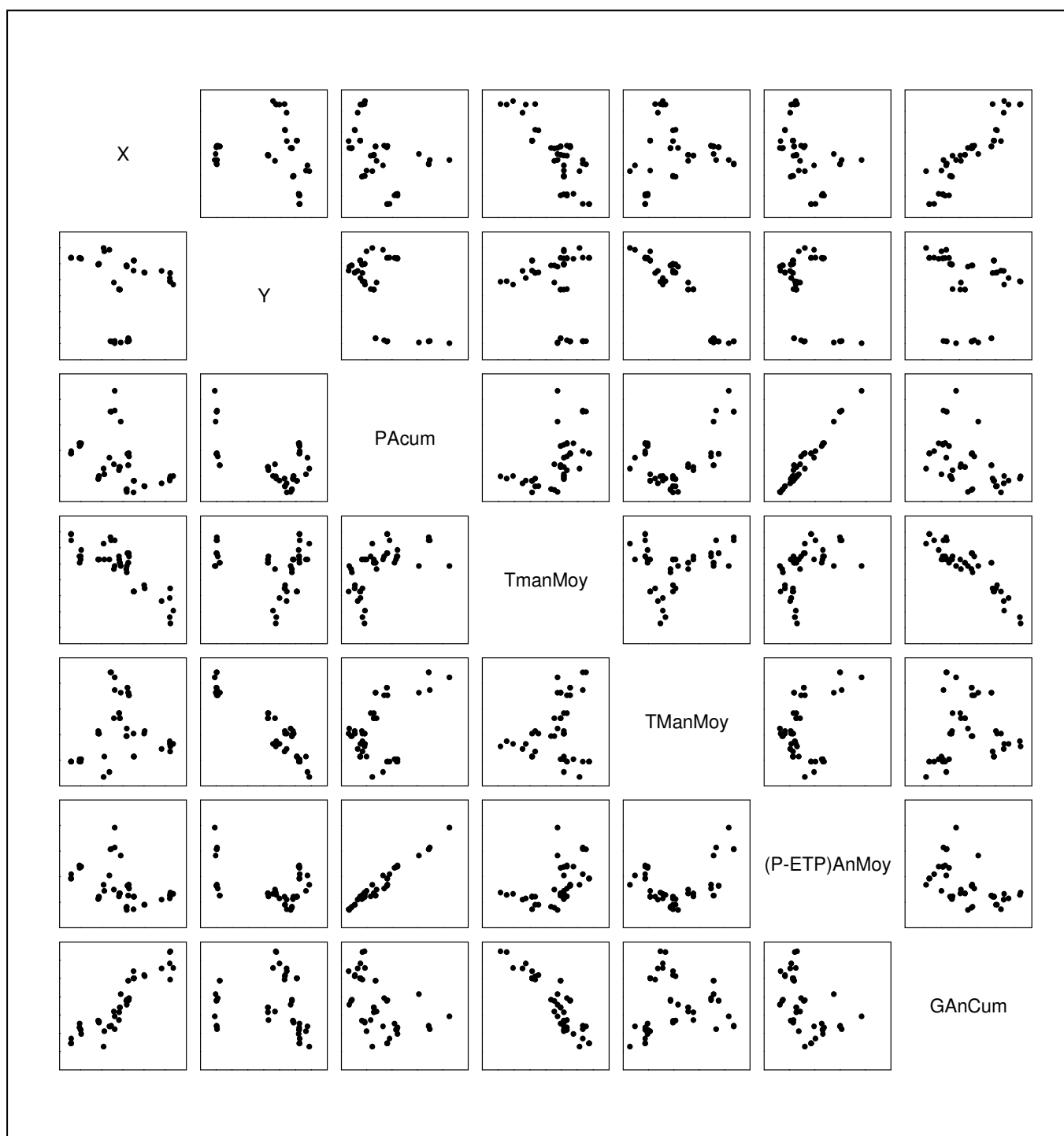
PAcum : Précipitation annuelle cumulée

TmanMoy : Température minimale moyenne

TManMoy: Température maximale moyenne

(P-ETP)AnMoy : Déficit hydrique climatique annuel moyen

GAnCum : Nombre de jours de gel annuel cumulé



Matrice graphique de corrélation entre les paramètres climatiques.

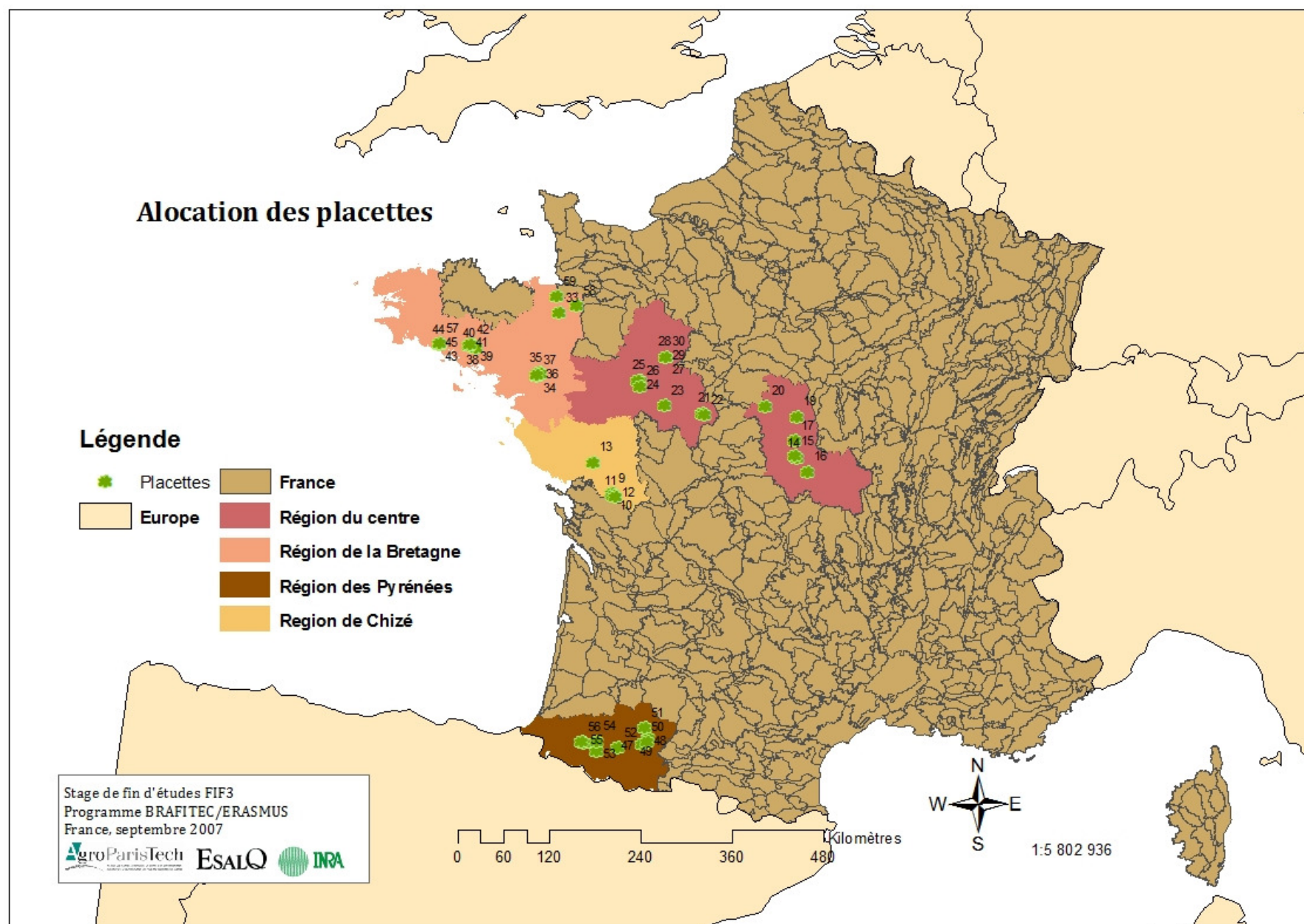
Annexe 2 : Nombre moyen de cupules par m² et par forêt

Placette	Localisation	Région	Dep	Cuptotmoy/m ²
25	FD de Chandélais	c	49	867,2
31	FD de Rennes	b	35	848
24	FD de Chandélais	c	49	788,8
44	FD de Carnouet	b	29	703,2
59	FD de Villecartier	b	35	687,2
39	FD de Floranges	b	56	683,2
40	FD de Lanvaux	b	56	670,4
34	FD du Gavre	b	44	621,6
51	FD de Armagnac - Betplan	p	65	604
32	FD de Liffré	b	35	574,4
50	FD de Armagnac - Betplan	p	65	554,4
33	FD de Saint-Aubin du Cormier	b	35	550,4
57	FD de Carnouet	b	29	548
22	FD des Loches	c	37	542,8
35	FD du Gavre	b	44	536,4
29	FD de Bercé	c	72	534,4
23	FD de Chinon	c	37	498,4
26	FD de la Monnaie	c	72	404
30	FD de Bercé	c	72	393,2
54	FC d'Oloron Sainte Marie	p	64	365,6
15	FD de Tronçais	c	3	365,2
53	Bois du Bager	p	64	308,8
14	FD de Tronçais	c	3	307,6
36	FD du Gavre	b	44	285,6
52	FC de Bénéjacq	p	64	279,6
43	FD de Carnouet	b	29	275,6
37	FD du Gavre	b	44	259,2
47	FC de Souyeaux	p	64	248,4
41	FD de Camors	b	56	243,2
16	FD de Dreuille	c	3	223,2
55	FC de Guës d'Oloron	p	64	212,4
27	FD de Bercé	c	72	195,2
17	Bois du Leux	c	18	167,2
45	FD de Carnouet	b	29	166,4
19	FD de Saint-Igny	c	18	152,6
13	FD du Mervent Vouvent	v	85	150,6
21	FD des Loches	c	37	146,8
42	FD de Camors	b	56	140,8
56	FC de Chéraute	p	64	117,6
58	FD de Fougères	b	35	117
20	FD de Vierzon (Vouzeron)	c	18	112,8
9	FD de Chizé	v	79	84,6
28	FD de Bercé	c	72	84,4
18	Bois des Mindons	c	18	78,8
49	Bois d'Osmets	p	64	74,8
38	FD de Floranges	b	56	70
46	FC de Souyeaux	p	64	53,2
11	FD de Chizé	v	79	52,6
10	FD de Chizé	v	79	51,6
12	FD de Chizé	v	79	43
48	Forêt de Peyriguère	p	65	42,2

Annexe 3 : Nombre moyen de plantules de hêtre par m² et par forêt

Placette	Localisation	Zone	Dep	NbFagHermoy/m ²
15	FD de Tronçais	c	3	6,7
16	FD de Dreuille	c	3	4,8
26	FD de la Monnaie	c	72	3,2
52	FC de Bénéjacq	p	64	2,2
24	FD de Chandelais	c	49	1,9
9	FD de Chizé	v	79	1,8
17	Bois du Leux	c	18	1,7
42	FD de Camors	b	56	1,6
18	Bois des Mindons	c	18	1
46	FC de Souyeaux	p	64	1
34	FD du Gavre	b	44	0,8
54	FC d'Oloron Sainte Marie	p	64	0,8
21	FD des Loches	c	37	0,8
44	FD de Carnouet	b	29	0,7
30	FD de Bercé	c	72	0,7
10	FD de Chizé	v	79	0,7
25	FD de Chandelais	c	49	0,5
22	FD des Loches	c	37	0,5
32	FD de Liffre	b	35	0,4
20	FD de Vierzon (Vouzeron)	c	18	0,4
28	FD de Bercé	c	72	0,4
53	Bois du Bager	p	64	0,3
36	FD du Gavre	b	44	0,3
47	FC de Souyeaux	p	64	0,3
48	Forêt de Peyrigure	p	65	0,3
33	FD de Saint-Aubin du Cormier	b	35	0,2
41	FD de Camors	b	56	0,2
45	FD de Carnouet	b	29	0,2
13	FD du Mervent Vouvent	v	85	0,2
58	FD de Fougères	b	35	0,2
49	Bois d'Osmets	p	64	0,2
38	FD de Floranges	b	56	0,2
11	FD de Chizé	v	79	0,2
31	FD de Rennes	b	35	0,1
51	FD de Armagnac - Betplan	p	65	0,1
50	FD de Armagnac - Betplan	p	65	0,1
29	FD de Bercé	c	72	0,1
14	FD de Tronçais	c	3	0,1
37	FD du Gavre	b	44	0,1
27	FD de Bercé	c	72	0,1
19	FD de Saint-Igny	c	18	0,1
56	FC de Chéraute	p	64	0,1
12	FD de Chizé	v	79	0,1
59	FD de Villecartier	b	35	0
39	FD de Floranges	b	56	0
40	FD de Lanvaux	b	56	0
57	FD de Carnouet	b	29	0
35	FD du Gavre	b	44	0
23	FD de Chinon	c	37	0
43	FD de Carnouet	b	29	0
55	FC de Guès d'Oloron	p	64	0

Annexe 4 : Allocation des placettes



Annexe 5 : Données moyennes par placette concernant l'exposition, la pente, le recouvrement et épaisseur des horizons organiques (OL, OF et OH), le type de humus, la profondeur prospectable du sol et le type de substrat

Placette	Ru_min	Expo	Pente	Rec_oln	Rec_olv	Rec_of	Rec_oh	Ep_oln	Ep_olv	Ep_of	Ep_oh	Humus	Prof	Substrat
9	21,06	.	0	100	100	20	0	2	2	1	0	oligomull	38	calcaire en plaque
10	56,7425	.	0	100	70	0	0	3	0,5	0	0	mesomull	83	calcaire friable
11	28,44	0	2	100	80	5	0	3	0,5	0,5	0	oligomull	40	calcaire en plaque
12	61,725	80	1	100	80	75	0	3	1	0,5	0	dysmull	65	calcaire
13	115,65	58	5	100	100	100	100	2	1	3	5	mor	85	.
14	34,53	100	3	100	100	100	0	2	1	1	0	dysmull	55	.
15	158,625	210	3	100	100	70	0	2	1	0,5	0	oligomull	130	.
16	151,13	.	0	100	100	50	0	1	0,5	0,5	0	oligomull	102	plaquage argile
17	20,18	340	2	100	100	100	0	1	1	1	0	oligomull	40	.
18	55,77	270	4	100	100	80	0	3	1	0,5	0	dysmull	60	.
19	76,1	320	2,5	100	100	0	0	3	1	0	0	oligomull	50	calcaire
20	140,16	3	2,5	100	100	80	0	3	1	0,5	0	dysmull	100	.
21	146,25	350	3	100	100	100	100	5	1	0,5	5	mor	75	.
22	84,405	335	4	100	90	80	0	4	1	0,5	0	dysmull	95	.
23	204,69	170	10	100	100	100	100	3	1	0,5	4	mor	125	.
24	90,295	0	0	100	100	100	100	3	1	2	5	mor	80	.
25	116,1	359	2,5	100	80	100	80	2	0,5	0,5	0,5	eumoder	91	.
26	153	84	1	100	75	60	100	1	0,5	0,5	2	dysmoder	125	.
27	110,3	.	0	100	90	80	70	2	1	0,5	0,5	eumoder	60	plaquage limon et argile à silex
28	106,37	12	4	100	90	100	100	2	1	1	3	dysmoder	80	argile à silex
29	43	76	5	100	90	95	100	3	0,5	1	.	mor	60	argile à silex
30	183,1	10	2,5	100	90	70	100	2	1	1	1	eumoder	100	limon
31	232,83	310	3,5	100	90	100	100	1	1	2	1,5	dysmoder	125	limon induré
32	121,8375	38	1	100	80	80	0	1	1	1,5	0	dysmull	68	limon
33	207	350	5	100	60	100	0	2	0,5	1	0	hemimoder	110	limon
34	136,0125	35	0,5	100	90	100	100	1	1	2	2,5	mor	80	alluvions
35	94,965	65	0,5	100	80	80	0	1	1	1,5	0	dysmull	60	limon sur granite
36	124,4295	.	0	100	80	100	0	1	0,5	1	0	dysmull	70	limon sur granite
37	158,92	.	0	50	80	100	100	0,5	0,5	3	4	mor	103	limon sur granite
38	57,2225	30	1,5	100	70	100	70	0,5	0,5	2	0,5	eumoder	50	granite
39	125,1525	215	2	100	90	100	100	2	1	2	3	dysmoder	80	limon sur arène granitique
40	179,205	285	2	100	100	100	85	2	2,5	3	2,5	dysmoder	180	limon sur arène granitique
41	119,52375	20	2,5	25	70	100	100	1	1	6,5	2,5	dysmoder	70	limon sur granite

42	83,2575	90	4	100	60	100	85	1	0,5	2,5	0,5	eumoder	135	limon sur arène granitique
43	116,355	0	4	100	90	100	100	1,5	1,5	3	2	dysmoder	88	limon sur granite
44	38,8125	180	19	45	70	100	100	1	1	3	2	dysmoder	55	granite
45	43,1625	238	6	50	90	100	100	1	1,5	3	2	dysmoder	43	granite
46	116,592	280	16	90	1	0	0	0,5	0	0	0	eumull	75	limon sur galets siliceux
47	210	.	0	95	60	75	0	1	0,5	1,5	0	dysmull	120	limon
48	144,135	170	19	85	5	0	0	1	0,5	0	0	eumull	120	conglomérat de galet siliceux et argile
49	139,959	340	22	90	45	0	0	1	0,5	0	0	mesomull	78	limon
50	236,337	28	34	40	25	0	0	1	0,5	0	0	mesomull	130	conglomérat de galet siliceux et argile
51	151,9235	193	28	85	40	0	0	1	0,5	0	0	mesomull	90	conglomérat de galet siliceux et argile
52	148,80375	265	13	90	60	0	0	1	0,5	0	0	mesomull	80	conglomérat de galet siliceux et argile
53	118,2	290	12	60	45	0	0	1	0,5	0	0	mesomull	85	siliceux friable
54	125,61	.	0	60	50	0	0	1	0,5	0	0	mesomull	93	siliceux dur et plaquage de limon
55	209,7	294	16	90	75	0	0	1,5	1	0	0	mesomull	126	plaquage limon sur roche siliceuse
56	232,407	40	7	95	80	0	0	1	0,5	0	0	mesomull	130	siliceux et argileux
57	167,52	210	3	100	100	100	100	1,5	1,5	3	3	mor	127	plaquage limon sur granite
58	282	120	1	100	95	100	100	1	1	2	4	mor	152	plaquage limon sur granite
59	240,95	.	0	100	100	100	100	2	1	2	5	mor	125	plaquage limon

Annexe 6 : Données moyennes de recouvrement pour toutes les strates de chaque placette, la distance moyenne du hêtre plus proche du centre de la sous-placette et son CHP, le nombre moyen de hêtre dans la strate arborescente de sous-placette et son recouvrement

placette	RecAmoy	RecAHmoy	RecABmoy	RecHmoy	RecMmoy	RecSolmoy	d_fructifmoy	c130fmoy	PropFagST
9	69	39	10,6	65,2	0	32,8	342	106	79,57
10	87	13	16,4	82	0	18	719	131,4	52,20
11	88	0	5,2	80,2	0	19,8	611	94,2	34,12
12	72	17	7,2	79,2	0	20,8	311	83,8	33,46
13	83	29	19	55	0	35	581	191,8	46,43
14	93	0	0,2	0,2	0	99,6	370	136,4	100,00
15	80	0	16,4	11,2	0	77,6	266	107,6	92,99
16	84	18	11	4,8	0,4	94,8	383,4	128	50,26
17	93	0	0	6,6	0,4	93	742	155,2	52,22
18	86	5	4	6,4	1,8	75,8	595	116,6	44,19
19	90	0	36	51	0	49	432	127,4	60,85
20	84	11	27	41	0	59	460	135	22,95
21	75	0,4	1	3,4	2,2	96,4	448	116,2	52,07
22	81	28	44	25	0	75	380	166	76,81
23	76	4	1	12,2	2	85,8	183	75,8	88,41
24	70	22	0,2	1,8	26,4	71,8	413	166,8	100,00
25	76	6	47	3,8	1,6	94,6	546	188	63,65
26	80	3	0	15,8	5,4	83,2	441,4	148,2	85,89
27	89	12	20	9,6	2	86,4	764	273,2	61,50
28	81	8	3	25,6	3,6	70,8	478	172,4	68,71
29	74	0	0	55	16	37	349,6	145,2	95,22
30	85	5	0	7	0,6	93	367,2	184,2	89,23
31	90	54	22	6	0	94	463	195	90,57
32	80	0	1	77	0	23	323,8	127	87,49
33	87	14	1	29,4	0,4	72,6	440,4	220,4	100,00
34	79	0	0	2	0	98	241,8	114,2	68,90
35	82	29	14	27,4	0	72,6	553	222	88,66
36	89	23	20	2,2	0	81,8	211,2	91,4	84,81
37	59	22	0	0,2	8,8	91	357	90	100,00
38	53	25,8	12	58,6	0	41,4	530,4	121,6	91,42
39	90	46	10	8,6	9	82	357	166	98,69
40	83	13,4	18	4,6	9	86,4	184,4	114,8	100,00

41	92	25	10	5	51,4	43,6	264,6	83,8	69,14
42	89	8	6,4	14,4	12	73,6	409,2	111,8	52,37
43	67	24	5	24,4	9	69	263	107,4	57,19
44	82	40	12	3,4	33	63,6	205	86,2	98,61
45	66	45	3,4	36,2	37	37,8	413,6	85	55,10
46	62	25	27,6	37,6	0	62,4	464	92,6	41,84
47	86	21	25	27	0	73	302,8	144,6	91,35
48	86	28	7,4	73	0	27	545	122,4	42,03
49	91	2	6	13	7	81	344,2	111,4	55,52
50	74	6	23	52	3	45	681	189	69,50
51	88	28	11,6	5	6	88	506	216	79,63
52	91	18	3	31	0,4	68,6	431	172,8	87,08
53	62	0	17	26	0,4	73,6	322,6	132	95,87
54	82	82	33,2	43	0,4	57	576,8	201,8	94,96
55	99	21	8	18	1	81	419,2	132	63,99
56	90	49	15,4	1,4	0,2	98,4	825	150	56,69
57	90	33	31	15,2	14	71,8	278	126,8	100,00
58	78	0	0	12,4	1,2	87,6	412	114	76,04
59	76	2	0	9,2	5,2	85,8	409	117,2	93,86

Le hêtre (*Fagus sylvatica* L.) est une des essences majeures de la forêt française. Il est par conséquent source de préoccupation de la part des gestionnaires et des scientifiques qui ont décidé, en partie à travers cette étude, d'unir leurs efforts quant à la compréhension des enjeux futurs.

En effet, dans un contexte de changements climatiques, nous nous sommes intéressés à la fructification et à la régénération du hêtre dans son aire limite sud de répartition, déjà écologiquement contraignante pour l'espèce, et qui tendrait à être encore moins favorable. Les objectifs ont été les suivants (i) tenter de mettre en évidence les variables climatiques moyennes et les paramètres de peuplements déterminants pour la fructification ; (ii) étudier l'effet de ces mêmes facteurs sur la régénération de *Fagus sylvatica* en milieu fermé ; (iii) mettre en relation fructification et régénération, afin d'observer une éventuelle tendance corrélative.

L'effet des gelées tardives est apparu significatif et néfaste sur la fructification, mais les paramètres du peuplement, tels que la pureté et la maturité des hêtraies ont expliqués une part de variabilité plus importante. Concernant la régénération, c'est la continentalité qui semble être déterminante et agir positivement. Aucune relation entre la fructification et la régénération n'a été mise en évidence.

En conclusion, le climat moyen ne s'est pas révélé être très déterminant pour le maintien des hêtraies dans leur zone limite de répartition actuelle, car une grande partie de la variabilité de la régénération reste encore inexpliquée par nos données. Cependant, compte tenu de notre volonté de pouvoir effectuer des hypothèses sur la réponse de la régénération à des scénarii climatiques futurs, il est important de réaliser de nouvelles analyses prenant en compte des valeurs climatiques annuelles.

Mots clés : *Fagus sylvatica*, fructification, régénération naturelle, aire limite, climat