Ecologie du hêtre (Fagus sylvatica L.) en marge sud-ouest de son aire de distribution

Daniel E Silva

▶ **To cite this version:**

Daniel E Silva. Ecologie du hêtre (Fagus sylvatica L.) en marge sud-ouest de son aire de distribution. Sylviculture, foresterie. Université Henri Poincaré - Nancy 1, 2010. Français. NNT : 2010NAN10136 . tel-01746152

HAL Id: tel-01746152
https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01746152

Submitted on 29 Mar 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4
Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10
http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php
http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm

U.F.R Faculté des Sciences & Technologies
Ecole Doctorale Sciences et Ingénierie Ressources Procédés Produits Environnement
UMR INRA-UHP 1137 Ecologie et Ecophysiologie Forestières

Thèse

En vue de l'obtention du Doctorat de l'Université Henri Poincaré,
en Biologie Végétale et Forestière
Présentée et soutenue publiquement par

Daniel E SILVA

Le 9 novembre 2010

Ecologie du hêtre (*Fagus sylvatica* L) en marge sud-ouest de son aire de distribution.

Composition du Jury :

Pierre DIZENGREMEL	Professeur, Nancy-Université	Président
Didier ALARD	Professeur, Université de Bordeaux I	Rapporteur
Bruno FADY	Directeur de Recherches, INRA-Avignon	Rapporteur
Myriam LEGAY	Ingénieur, ONF-Nancy	Examinatrice
Emmanuel CORCKET	Maître de Conférences, Université de Bordeaux I	co-Directeur
Jean-Luc DUPOUEY	Directeur de Recherches, INRA-Nancy	Directeur

Remerciements

Cette thèse a été pour moi un moment inoubliable, tant par l'expérience professionnelle qu'elle a représentée, que par l'épanouissement personnel qui a accompagné mon travail. Cependant, tout aurait été différent sans les rencontres que j'ai faites et sans le soutien de mon entourage. Je voulais, ici, remercier en quelques mots – puisque cela ne sera jamais suffisant, autant faire concis – ces personnes qui, activement ou inconsciemment, de près ou de loin, ont participé à sa réalisation et m'ont en quelque sorte permis de la réaliser avec passion.

Je tiens tout d'abord à remercier Myriam, mon encadrante et Jean-Luc mon directeur qui m'ont accordé leur confiance dès le démarrage de ma thèse, qui comme chacun le sait, se fait souvent dans une certaine précipitation. Vous m'avez appris à être autonome, à persister dans mon travail et à confronter mes idées avec les opinions de mon entourage, sans oublier d'avancer. Vous avez contribué à mon épanouissement de tous les jours en adoptant à mon égard une attitude formatrice. S'approprier des méthodes, imaginer de nouvelles approches de travail, apprendre à organiser des idées, du temps ou travailler en équipe sont bien plus que de simples composantes du doctorat, ce sont des aspects qui me serviront toute ma vie. Merci de m'avoir montré la voie. À Emmanuel, mon co-directeur, j'adresse mes plus sincères remerciements. Ton écoute et ton engagement n'ont eu de pareil. Tu as constamment et rapidement répondu à toutes mes questions, t'es toujours montré volontaire, accueillant et impliqué, et a apporté à cette thèse une vision nouvelle et limpide, un recul plus qu'intéressant. Je ne cache pas un certain regret de ne pas avoir encore plus "profité" de tes qualités et compétences, mais l'heure est plus aux remerciements qu'aux regrets.

Merci aux membres du jury qui ne seraient pas encore cités pour avoir accepté d'évaluer mon travail.

Je tiens bien sûr à remercier ceux qui ont participé au travail par leurs compétences : Nathalie Bréda, Vincent Badeau, Yves Lefevre et Erwin Dreyer, par votre réflexion, vos remarques et critiques vous avez grandement contribué à régler certains problèmes et montré les astuces pour améliorer mon travail et le rendre encore plus rigoureux. Nathalie, tu as toujours su remettre les idées en place, insisté sur les voies à suivre et fait en sorte de ne pas être coincé par des détails. Vincent, ton appui sur les aspects de modélisation et de gestion des bases de données a été d'un grand secours et ton humour un moyen simple et efficace pour se sentir apaiser. Yves, tes compétences de pédologue reconnues dans l'ensemble de la communauté des forestiers m'ont été nécessaires et me serviront plus tard sans aucun doute. Erwin tu as initié scientifiquement la manip écotype de hêtre, mais tu as également permis d'en faire une expérimentation très intéressante et durable, malgré les difficultés techniques qu'elle a posées. Je te remercie de t'être rendu disponible et d'avoir toujours suivi l'avancement de ce travail.

Une reconnaissance particulière vers les techniciens qui beaucoup contribué, dans la bonne humeur, à la réalisation de ce travail. Thierry Paul, Fabrice Bonne, Rolland Herbeck et Alain Nassau de l'UEFL, Nicolas Métral, Patrick Behr, et François Gérémia de la Phyto. Ils ont su transmettre une partie de leurs connaissances acquises au prix d'un travail rigoureux, volontaire et très souvent irréprochable. Thierry, la qualité de ton travail a toujours été étonnante, ta disponibilité un exemple et ta bonne humeur profitable, merci pour ton amitié qui continuera à se renforcer. Nicolas, mes remerciements pour ta compagnie toujours très agréable, ta gentillesse, et ton investissement dans le travail, reconnus par tous.

Merci aux sigistes, au pôle analytique, à Pierre Legroux pour leur aide technique, à la communauté Dryade pour les discussions enrichissantes et à Christian pour ma première semaine de relevé floristique avec un spécialiste, moment inoubliable. Je n'oublie pas les stagiaires Paola et François avec qui j'ai apprécié de travailler et qui m'ont offert des moments très agréables et quelques fous rires en prime!

A tous ceux, jeun's ou moins jeun's (ne te sens pas visé Stéphane, je t'assure), qui ont participé à l'ambiance du labo, contribué à rendre les conversations pendant les repas et pauses café aussi intéressantes, apporté des éclairages nouveaux sur mes idées ou de solides arguments pour faire évoluer mon opinion, merci : Marianne, Stéphane, Hélène, Pauline, Rana, Anne-So, Sandrine, Lu, Delphine, Jeanne, Vincent, Rosine, Laurence, Pascal, Marion, Bastien et bien d'autres...

Parmi les plus fous, trippants, dérangés mais dans ma boîte à superZamis on y trouve Thierry et Nico (déjà cités les coquins), Clément (compagnon des soirs, peu importe les conditions!), Laëti (allez souris un peu!) et Anny pour les inra. Pour tous les non-inra qui, peut-être sans le savoir, ont aussi contribué à ce travail, en le rendant possible, par leur soutien, leur joie de vivre, leur humour... Grâce à vous, mes fils se sont suffisamment touchés et les neurones bien entrechoqués pour entraîner les déconnexions nécessaires. En plus, grâce à vous je n'ai pas oublié de profiter de ma vie : un grand merci à toute ma famille, Matt & Juju, Matéo & Caro, la Minsh & Alban, Gaby net, Gleisse, les deux Filou's, Amel, Vitor & son béret, Marc, Boby (o carro é caro), Nino (señor companheiro), Ana, PaolO, Ellen, Fernanda, Gabriela, Neelesh, Anne-So, Mathieu...

N'oublions pas tous les personnages étranges qui ont peuplé le monde de ma thèse : monsieur grenouille, la fée dryade (qui veille sur le labo), pink lady, tous les bisounours dont je comprends le langage, Prince, la petite mexicaine verte et le baobab dégarni moins vert!

Enfin, merci à toi Flora, je ne peux pas m'étendre car cela deviendrait indécent, mais tu m'as toujours soutenu et encouragé comme personne n'a réussi à le faire. Tu as accepté beaucoup de sacrifices pour que cette thèse se passe au mieux et en prime tu ne m'as apporté que du bonheur, même si c'est avec toi que j'ai compris la vraie signification du mot saudade*. Mes remerciements ne seront jamais suffisants.*

A Flora, ma *mistura fina*
A Grand-Père que je n'oublie pas

Cette thèse a été financée par :

◊ L'Agence Nationale de la Recherche[1] (ANR), à travers le programme Vulnérabilité : milieux et climat 2006, Projet Vulnérabilité des forêts face aux changements climatiques DRYADE[2].

◊ Le Ministère de l'Education Nationale[3], de la Recherche et de la Technologie (MENRT)

L'organisme d'accueil fut l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), centre de Recherches forestières de Nancy[4], département Ecologie des Forêts, des Prairies et des milieux Aquatiques (EFPA), Unité Mixte de Recherche Ecologie et Ecophysiologie Forestières[5] (EEF, UMR 1137 INRA/UHP) et laboratoire Phytoécologie Forestière.

[1] http://www.agence-nationale-recherche.fr/
[2] http://www.inra.fr/dryade
[3] http://www.education.gouv.fr/
[4] http://www.nancy.inra.fr/
[5] http://www4.nancy.inra.fr/eef

Ecologie du hêtre (*Fagus sylvatica* L) en marge sud-ouest de son aire de distribution.

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE 13

ZONES D'ETUDES ET APPROCHE GENERALE 21

PARTIE I DISTRIBUTION DU HETRE EN LIMITE D'AIRE 27

CHAPITRE I. AIRE POTENTIELLE DU HETRE : APPROCHE DE MODELISATION PAR LES COMMUNAUTES VEGETALES ..29

1. Introduction 29

2. Matériel et méthodes 30

2.a. Données IFN 30

2.b. Données météorologiques AURELHY 31

2.c. Approche 32

2.d. Méthodes d'analyse 33

3. Résultats 38

3.a. Espèces indicatrices de la présence ou de l'absence du hêtre 38

3.b. Modélisation de l'aire potentielle du hêtre 39

3.c. Effets anthropiques sur l'aire de répartition du hêtre 46

4. Discussion 48

CHAPITRE II. COMPENSATION LOCALE DE LA CONTRAINTE CLIMATIQUE 51

1. Introduction 51

2. Méthode 52

3. Résultats 53

4. Discussion 55

5. Conclusion 56

PARTIE II PROCESSUS DEMOGRAPHIQUES ET DE CROISSANCE 57

CHAPITRE I. DONNEES HETRAIES LIMITES 59

1. Echantillonnage 59

2. Descriptions écologiques 60

3. Relevés de végétation 61

4. Régénération naturelle du hêtre 62

5. Mesures dendrométriques et état de santé du hêtre 63

6. Mesure des accroissements annuels 67

7. Postes météorologiques synoptiques 68

8. Calcul de bilan hydrique journalier 69

CHAPITRE II. EVOLUTION DE LA CROISSANCE DU HETRE A L'APPROCHE DE SA LIMITE DE REPARTITION 71

1. Introduction 71

2. Méthodes d'analyses 73

2.a. Indice de croissance radiale moyenne IR_0 à partir des données de l'IFN 73

2.b. Indice de croissance moyenne Ic_{33} dans l'échantillon « hêtraies limites » 74

2.c. Indice de croissance interannuelle standardisé Ic_{int} dans l'échantillon « hêtraies limites » 76

2.d. Anomalie de croissance en hauteur Ic_{H0} 77

3. Résultats 79

3.a. Croissance radiale du hêtre dans l'échantillon des « hêtraies limites » 79

3.b. Analyse des variations interannuelles de la croissance radiale 89

3.c. Anomalie de croissance en hauteur en limite d'aire 91

3.d. Variations spatiales de la croissance radiale du hêtre à large échelle au travers des données de l'Inventaire Forestier National 91

4. Discussion 93

4.a. Compromis entre performances de croissance et maintien du hêtre en limite d'aire 93

4.b. Contraintes majeures et compensation locale de la croissance en limite d'aire du hêtre 94

5. Conclusion 96

CHAPITRE III. REGENERATION NATURELLE DU HETRE EN LIMITE D'AIRE 97

1. Introduction 97

2. Approche et analyse de données 98

3. Résultats ... 100
3.a. Relations entre l'abondance de fructifications et les variables écologiques et de peuplement ... 100
3.b. Relations entre le facteur peuplement et la production de fruits ... 101
3.c. Modèle de fructification chez le hêtre ... 102
3.d. Relations entre la densité de semis et les variables écologiques et de peuplement ... 105
3.e. Modèle de densité de régénération naturelle chez le hêtre ... 105
3.f. Relations entre la production de fruit ou la densité de la régénération et le déclin du hêtre ... 107
4. Discussion ... 109
4.a. Fiabilité de l'identification des principaux effets déterminant la régénération du hêtre ... 109
4.b. Déterminants locaux de la fructification du hêtre en peuplement fermé ... 109
4.c. Etablissement naturel du hêtre dans les peuplements fermés en marge sud-ouest de son aire ... 110
4.d. Stratégie de la régénération sous contraintes environnementales ... 112
5. Conclusion ... 112
CHAPITRE IV. DEGRADATION DE LA VITALITE DU HETRE A L'APPROCHE DE SA LIMITE CLIMATIQUE ... 113
1. Déterminisme et caractéristiques de la dégradation de l'état général des hêtraies à l'échelle de l'aire de répartition ... 113
1.a. Méthode ... 113
1.b. Influence des facteurs écologiques et de peuplement sur l'état des houppiers du hêtre en limite d'aire ... 115
1.c. Relations entre état des houppiers et croissance en limite d'aire ... 118
1.d. Discussion : déterminisme écologique de l'état des houppiers, relation état de santé - croissance ... 121
2. Dépérissement du hêtre : approche locale en forêt de Fontainebleau ... 122
2.a. Caractérisation du dépérissement des deux peuplements de hêtre ... 123
2.b. Relation croissance radiale et état des houppiers ... 124
3. Discussion générale sur le dépérissement du hêtre ... 129

PARTIE III CARACTERISATION DE LA VARIABILITE ECOTYPIQUE DU HETRE EN RELATION AVEC LE CONTEXTE HYDRIQUE LOCAL ... 131

1. Introduction ... 133
2. Echantillonnage et caractéristiques des populations de hêtre ... 134
2.a. Récolte ... 134
2.b. Préparation des graines ... 134
2.c. Dispositif de semis en pépinière ... 135
2.d. Mesures des traits fonctionnels ... 138
3. Analyse de données ... 143
4. Variabilité des traits fonctionnels ... 143
4.a. Poids des graines ... 143
4.b. Germination ... 144
4.c. Phénologie du débourrement printanier ... 146
4.d. Croissance et biomasse ... 151
4.e. Discrimination isotopique du ^{13}C ... 155
4.f. Teneurs en carbone et azote foliaires ... 157
4.g. Analyse de l'effet famille sur la variabilité des traits fonctionnels ... 158
5. Discussion ... 164
6. Conclusion et perspectives ... 167

SYNTHESE ... 171

CONCLUSION ET PERSPECTIVES ... 181

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES ... 185

ANNEXES ... 193

Résumé

En Europe, les séries climatiques révèlent un réchauffement global et une augmentation de la fréquence des sécheresses estivales. Le facteur climatique est considéré comme le principal déterminant de l'aire de répartition d'une espèce forestière. Les zones où les espèces sont les plus menacées de disparition en Europe sont donc les marges sud des aires de répartition, où les conditions climatiques sont actuellement les plus chaudes et sèches de leur niche. Il est donc crucial de mieux connaître le comportement des essences forestières dans ces bordures sud. Le hêtre (*Fagus sylvatica)*, essence majeure des forêts européennes et à large amplitude écologique, représente une espèce modèle pour de telles études. De récents travaux de modélisation statistique suggèrent une forte régression vers le centre de son aire sous climats futurs. La présence actuelle de l'espèce en plaine diminue fortement dans le sud-ouest de la France, qui correspond à sa limite sud de répartition pour l'ouest de l'Europe. Dans cette zone, des îlots de présence de hêtre sont cependant observés dans les données d'inventaire, peu de dépérissements ont été notés et sa probabilité de présence modélisée sous climat actuel n'est pas nulle. Nous avons donc cherché à redéfinir le concept d'aire de distribution par l'utilisation de différents descripteurs et à caractériser les contraintes d'ordre climatique, microclimatique et édaphique, déterminant le succès de l'espèce en limite d'aire.

Trois approches ont été utilisées : (i) les données de l'Inventaire Forestier National (IFN) ont fourni une vision biogéographique, (ii) un échantillonnage phytoécologique et dendrochronologique des hêtraies de la bordure sud-ouest a permis d'étudier plus finement le comportement de l'espèce en limite climatique et (iii) une expérimentation en plantation comparative de populations de hêtre soumises à des contraintes hydriques contrastées a permis d'aborder la différenciation écotypique de l'espèce pour le fonctionnement hydrique, auquel *F. sylvatica* est particulièrement sensible.

Une aire potentielle de présence plus étendue que l'aire observée a été modélisée pour l'espèce. Ce décalage est en partie expliqué par les conditions de gestion sylvicole. Cela alimente le débat sur la naturalité des limites d'aire du hêtre en Europe. L'état de santé et la régénération naturelle des hêtraies se dégradent à l'approche de la bordure sud-ouest et peuvent donc conduire à la limitation de l'espèce. L'état des houppiers de hêtre constitue un indicateur de la vitalité des peuplements, en présentant des corrélations significatives avec les accroissements radiaux et en hauteur d'une part et les contraintes environnementales aux échelles régionale et locale d'autre part. La croissance radiale n'est pas apparue corrélée avec les principales contraintes climatiques agissant sur la présence du hêtre et est améliorée par des températures modérément élevées. Nous avons identifié des facteurs locaux (microclimat et sol) compensateurs de la contrainte climatique régionale en limite d'aire, agissant sur la croissance, l'état de santé et la présence du hêtre. La mesure en plantation comparative des traits morphologiques et physiologiques liés au fonctionnement hydrique de l'arbre a montré une différenciation écotypique des populations à travers leur phénologie et leur croissance, mais pas en termes d'efficience d'utilisation de l'eau.

Mots-clés : *Fagus sylvatica*, hêtre, aire de répartition, limite d'aire, présence potentielle, croissance radiale, régénération naturelle, composition floristique, impact anthropique, modèle de niche, bio-indication, plantation comparative, écotype, fonctionnement hydrique.

Abstract

In Europe, climatic series show a global warming and an increase in frequency of summer drought. Climate is considered to be the main factor determining forest species distribution. Consequently, the zones where species are more prone to disappear in Europe are the southern margins, where current climatic conditions are the warmest and the driest of their range. So, an improved understanding of growth and health of forest tree species in these border areas becomes more than a challenge, a necessity. European beech (*Fagus sylvatica*), a major tree species of European forests with a broad ecological niche, represents a model species for such studies. Recent works based on statistical modelling suggested a sharp reduction of its distribution towards its core range, under future climates. Current presence of the species in lowlands strongly decreases in the south-west of France which corresponds to its southern margin in Western Europe. In this zone, spots of beech trees are however still observed in inventory databases, few stand declines have been noted and the modelled probability of presence of the species under current climate is not null. We therefore thought to redefine the distribution range concept using various descriptors and to characterize climatic, microclimatic and soil constraints that control the niche of this species.

Three approaches have been used: (i) the National Forest Inventory databases provided a biogeographical scope of the potential presence of beech at its limit, (ii) a phytoecological and dendrochronological sampling of beech stands in the south-western border zone allowed to study more precisely the species behaviour at its climatic limit, and (iii) a common garden experiment comparing beech populations from sites with contrasted water availability addressed the issues of ecotypic differentiation within the species for water relations, to which *Fagus sylvatica* is particularly sensitive.

A wider potential than the observed distribution has been modelled for the species. This discrepancy is partly explained by silvicultural management, which fuels the debate on the naturalness of beech distribution limits in Europe. Crown health and natural regeneration of beech stands tend to decline close to the south-western distribution limit and can therefore be the cause of the distribution limit. General crown health of beech was found to be a descriptor of the vitality of the stands, as it is correlated to radial growth, dominant height and ecological constraints at regional and local scales. Radial growth was not correlated with the climate constraints influencing the presence of beech and was improved by moderately high mean temperatures. We identified local factors (microclimate and soil) compensating the unsuitable regional climate at the distribution margin, that influence vitality and presence of beech. The measurement of morphological and physiological traits in the common garden experiment, which are related to water relations in trees, showed an adaptive differentiation of populations through phenology, growth, but not on water-use efficiency.

Keywords : *Fagus sylvatica*, beech, distribution range, distribution margin, potential presence, radial growth, natural regeneration, plant community composition, anthropogenic impact, niche model, bio-indication, common garden experiment, ecotype, water relations.

Introduction générale

En Europe, les séries climatiques des températures moyennes révèlent un réchauffement global (IPCC, 2001 ; Luterbacher et al., 2004) et une augmentation de la fréquence des évènements climatiques extrêmes durant les dernières décennies, tels que des températures moyennes anormalement élevées et de fortes sécheresses en période estivale (Schär et al., 2004; Stott et al., 2004). Le facteur climatique est considéré comme le principal déterminant de la présence d'une espèce forestière (Woodward, 1987; Davis & Shaw, 2001) et, par conséquent, définit une aire de répartition potentielle qui lui correspond. Les zones les plus vulnérables à la disparition des espèces en Europe sont les marges sud des aires de répartition, où les conditions climatiques sont actuellement les plus chaudes et les plus sèches de leur niche climatique, et où les évolutions climatiques attendues entraineront une aggravation de ces conditions. Ces zones constituent donc des hauts lieux (« *hotspots* ») de changement de végétation et de nombreux résultats de modélisation statistique des distributions futures, basée sur des scénarios climatiques, y prédisent des régressions importantes pour plusieurs essences forestières dans les prochaines décennies (Badeau et al., 2010 ; Attorre et al., 2008 ; Benito Garzon et al., 2008 ; Berry et al., 2002). Comme l'ont montré Badeau et al. (2010), les essences forestières auraient toutes tendance à s'étendre vers le nord, et les essences à affinité médio-européenne comme le hêtre auraient tendance à régresser dans leur marge sud, ce qui profiterait en France aux essences méditerranéennes comme le chêne vert.

Les réponses de la forêt au changement climatique constituent un enjeu majeur de la recherche et de la gestion forestière, qui engendre un double défi. A l'échelle biogéographique et des communautés, il s'agit d'identifier les hauts lieux de changement de végétation forestière et de caractériser le fonctionnement des écosystèmes forestiers dans ces zones. A l'échelle de la population et de l'essence forestière, il devient essentiel de développer les connaissances concernant l'autécologie des essences, l'identification des causes des dépérissements forestiers et la modélisation du comportement des essences en environnement changeant. Plus précisément les répercussions des contraintes climatiques sur les populations en limite sud doivent être caractérisées grâce à un ensemble d'indicateurs utilisables à l'échelle de l'aire biogéographique et dans la gestion des peuplements forestiers.

La distribution géographique d'une essence intègre un ensemble de processus-clés qui interviennent dans l'installation, le développement et la persistance de l'espèce. La modélisation de niche permet de construire des modèles relativement fiables de présence potentielle actuelle ou future d'une espèce (Guisan & Zimmermann, 2000) à partir de sa présence observée et de descripteurs écologiques, même si leur simplicité peut représenter une limite à leur validité (Pearson & Dawson, 2003). Les descriptions utilisées peuvent

inclure le climat, le contexte topographique et les paramètres édaphiques. Cet outil a montré des améliorations significatives de ses performances durant les dernières décennies (Guisan & Thuiller, 2005 ; Guisan et al., 2006), permettant de modéliser des aires potentielles actuelles très proches des aires de répartition observées.

L'abondance relative d'une espèce dans un peuplement est également intégratrice des contraintes exercées. Tatsuhara et Antatsu (2007) ont modélisé la composition en essences à l'échelle du massif, à partir de données de présence de six espèces ligneuses, de la topographie, de l'hydrologie et du niveau de lumière. Les résultats obtenus se sont montrés plus satisfaisants que ceux issus de modèles utilisant des variables climatiques et étaient bien en accord avec les optima écologiques connus pour chaque espèce.

S'il est bien connu que la croissance radiale (Douglass, 1935) et en hauteur (Gamache & Payette, 2004) des espèces ligneuses est dépendante du climat, il n'est pas toujours évident que les limites de leur présence correspondent à une limitation de croissance (Loehle, 1998 ; Tardif et al., 2006) ni même à des contraintes climatiques (Tardif et al., 2006). L'importance du rôle du climat sur la croissance et la mortalité en limite d'aire a posé et pose encore question (Loehle et Leblanc, 1996). Loehle (1998) s'est intéressé à la limite sud de plusieurs ligneux boréaux. Les résultats indiquent que les taux de croissance en hauteur des espèces augmentent dans cette zone de bordure. L'auteur explique ce phénomène par l'existence d'un compromis entre résistance des espèces au gel et taux de croissance. Cette interaction apparaît également à un niveau intra-spécifique, indiquant que ce phénomène est de caractère adaptatif. Il est donc possible que certaines essences ne répondent pas à l'augmentation de la contrainte climatique par des chutes de croissance, mais plutôt par des limitations à d'autres étapes-clé de la réussite de l'espèce. Les travaux de Tardif et al. (2006), visant à étudier les déterminants de la limite entre *Quercus rubra* et *Q. alba*, ont montré que les espèces présentaient un patron de croissance similaire en réponse aux variations du climat et que les faibles températures ne représentaient pas un facteur de contrôle de cette limite comme cela était supposé. Cependant, de nombreuses études ont clairement révélé une diminution de la croissance en hauteur (Paulsen et al., 2000 ; Shi et al., 2008) et radiale (Takahashi et al. 2003 ; Shi et al., 2008), aux marges de leur répartition.

La vitalité représente un indicateur des variations de conditions environnementales des forêts (Innes, 1993). Cette vitalité n'est cependant pas directement estimable, c'est pourquoi des diagnostics basés sur l'observation d'un certain nombre de caractères indicateurs de dysfonctionnements sont utilisés dans le suivi des peuplements forestiers. La description de l'état et de la morphologie des houppiers permet de détecter de tels dysfonctionnements, à travers des colorations ou pertes anormales de feuillage, des mortalités de branches et d'individus (Nageleisen, 1996). La réduction de surface foliaire est positivement corrélée à la mortalité dans les peuplements (Dobbertin & Brang, 2001). Ces

signes sont généralement observés suite à des phénomènes climatiques extrêmes, tels que les sécheresses des étés 1976 (Power, 1994 ; Peterken & Mountford, 1996), 1989 (Innes, 1992) et 2003 (Bréda & Badeau, 2008) en Europe, ou biotiques comme des défoliations par des insectes (Bréda & Badeau, 2008). Comme nous savons que le bon fonctionnement du houppier de l'arbre est crucial pendant la saison de végétation, contrairement à la croissance radiale, la dégradation de la couronne en réponse à une contrainte environnementale est plus tardive que la diminution de croissance en diamètre, hormis lors d'attaques d'insectes défoliateurs. L'observation de l'état des houppiers constitue donc un complément par rapport à la croissance radiale pour décrire la vitalité des forêts, et peut par conséquent participer à l'identification des limites des espèces.

La régénération d'une population regroupe des processus clés tels que la pollinisation, la fructification, la germination et le développement des semis. Elle peut représenter une limitation forte pour l'espèce en limite d'aire, car ces étapes interviennent l'installation de l'arbre et le renouvellement de la population. Asselin et al. (2001) ont reporté une occupation incomplète de la limite nord de l'aire de répartition de *Pinus banksiana* Lamb, à l'est de son aire de distribution. Aucun lien fort avec la croissance n'a été constaté. Les auteurs ont conclu que des problèmes de viabilité des graines étaient en partie responsables de l'absence de l'espèce au nord. Mizunaga et al. (2005) ont observé les mêmes problèmes sur *Fagus crenata* à sa limite sud au Japon, avec cependant une diminution de la croissance radiale. Une diminution de la quantité de régénération pour la même espèce a été attribuée à l'effet compétiteur du bambou nain pour la lumière, dont le couvert a augmenté suite aux changements de régime de chutes de neige (Shimano, 2002). Enfin, Gallé (2007) a montré dans une plantation en limite sud de l'aire du hêtre que la sécheresse affectait significativement les performances physiologiques des semis.

L'ensemble de ces résultats souligne bien l'intérêt de prendre en compte plusieurs indicateurs complémentaires pour identifier les principales contraintes pour les espèces et pour définir sur une base écologique et physiologique les limites de leur distribution le long de gradients environnementaux ou de pression anthropique.

Le hêtre (*Fagus sylvatica* L.) est une essence majeure des forêts européennes et françaises et représente dans les deux cas la troisième espèce la plus importante en termes de superficie forestière couverte. De nombreux travaux de modélisation de sa répartition (Casalegno et al., 2006 ; Badeau et al., 2010), sa croissance (Lebourgeois et al., 2005 ; Seynave et al., 2008) et sa productivité (Bontemps et al., 2009), ou définissant son comportement face à des contraintes environnementales fortes (Granier et al., 2007 ; Peñuelas et al., 2008), font d'elle une espèce modèle pour étudier la réponse des forêts aux changements climatiques.

Dans les plaines ouest européennes, cette espèce atteint sa marge sud de distribution, avec une présence rare et diffuse sur une surface conséquente (Fig. 1 et Fig. 2). En effet, en réponse à une augmentation spatiale du déficit hydrique estival (Badeau et al., 2010 ; Lebourgeois et al., 2005) et des températures hivernales (Seynave et al., 2008), la probabilité de présence (Badeau et al., 2010), les performances de croissance radiale (Lebourgeois, 2005) et en hauteur (Seynave et al., 2008) diminuent. Badeau et al. (2010) et Kramer et al. (2010) prédisent une régression importante de l'espèce dans cette zone de bordure sud-ouest pour les prochaines décennies. Etant donné son statut d'essence majeure, l'impact sur la composition de la forêt française sera fort. C'est pour cette raison que les gestionnaires et scientifiques se questionnent sur l'avenir du hêtre en Europe, et sur l'ampleur des changements qu'il subira (Geßler et al., 2007).

Cependant, dans cette zone de régression potentielle, peu de dépérissements durables ont été observés, contrairement aux zones centrales de l'Europe, où l'espèce est l'une des plus affectées depuis 1990 en termes de dégradation des houppiers (défoliation et décoloration, UN/ECE and EC, 2000, in Dittmar et al., 2003). De plus, sa croissance en hauteur analysée à travers les données de l'Inventaire Forestier National (IFN) n'a pas montré de fortes diminutions à l'approche de la bordure ouest de son aire (Seynave et al., 2008). Cela suggère (i) l'existence d'autres mécanismes de limitations, (ii) des données d'observation de l'espèce inappropriées ou insuffisantes dans les zones où elle est rare, (iii) une recolonisation post-glaciaire encore inachevée, ou encore (iv) que l'espèce n'occupe pas l'ensemble de sa niche potentielle au sud de son aire pour des raisons anthropiques.

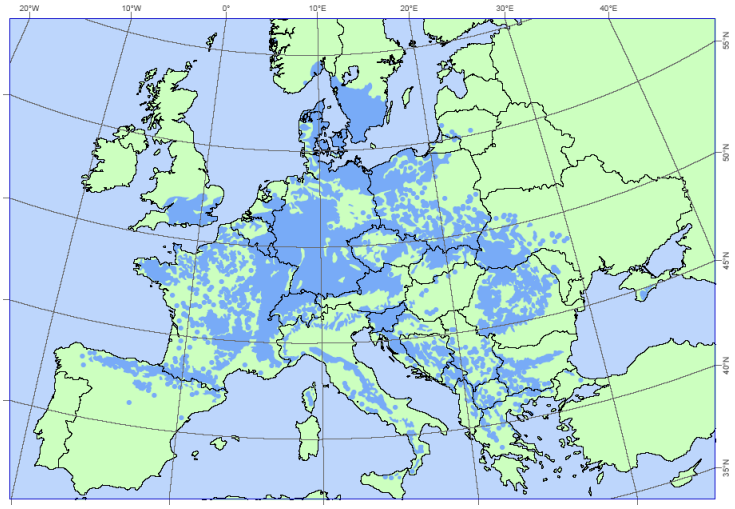


Fig. 1. Distribution du hêtre (*Fagus sylvatica*) en Europe. EUFORGEN 2009. **www.euforgen.org/distribution_maps.html**.

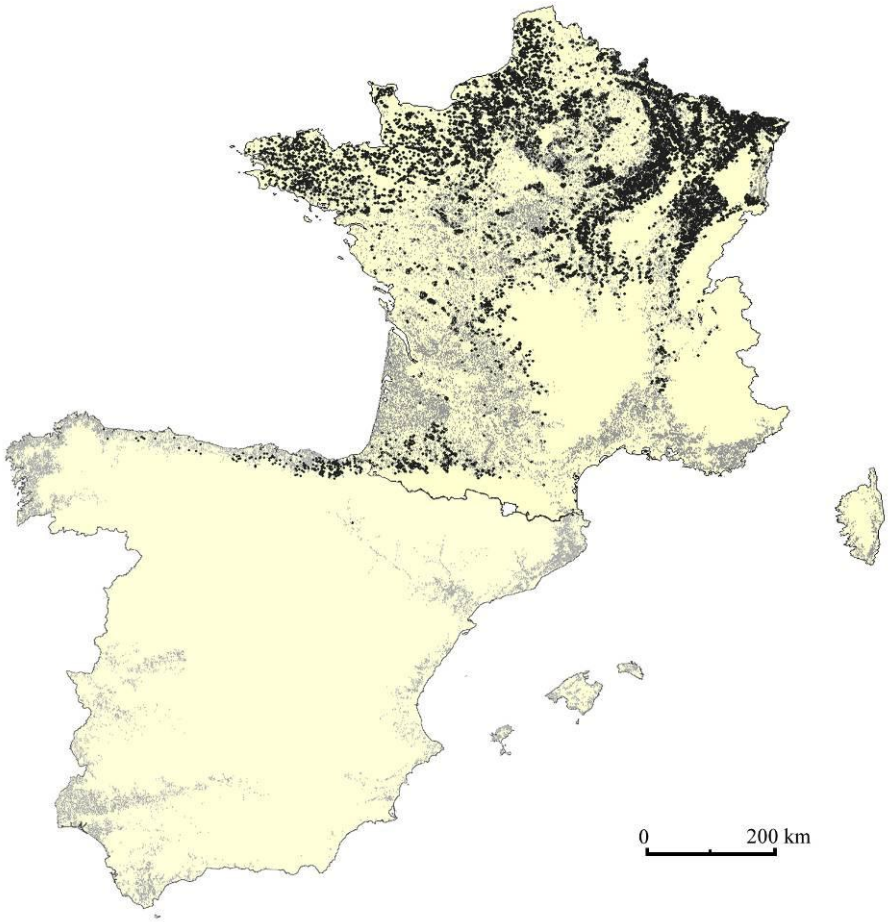


Fig. 2. Distribution du hêtre dans les plaines du sud-ouest de l'Europe (altitude ≤ 350 m). En noir, présence de l'espèce; en gris, absence. Inventaires Forestiers Nationaux de France et d'Espagne.

Les modèles de niches utilisent généralement des descripteurs climatiques, puisque ce sont les principaux déterminants de la présence des espèces (Woodward, 1987). Cependant, d'autres facteurs agissant à une échelle plus locale pourraient permettre à l'espèce de se maintenir en dehors de son aire climatique. Utiliser uniquement des variables climatiques conduirait à une sous-estimation de l'aire de présence modélisée. Le modèle de niche de Badeau et al. (2010), prédisant une forte régression de l'aire du hêtre sous les climats futurs, utilise une approche pédoclimatique qui intègre des descripteurs climatiques et des variables combinant climat et sol. D'autres variables pourraient être incluses dans les modèles, comme la topographie, influençant potentiellement le microclimat, l'alimentation en eau et donc le bilan hydrique, déterminant dans l'écologie du hêtre. Des conditions locales particulières permettraient au hêtre de se maintenir dans des zones climatiquement contraintes, aux marges sud de son aire, comme cela a déjà été avancé pour le hêtre dans le sud de la France (Comps, 1972 ; Thiébaut et al., 1978 ; Thiébaut, 1982). De Candolle (1898) donna le nom de *zone d'épreuve* à l'espace géographique dans lequel une espèce soumise à des conditions défavorables se maintient malgré tout. Si dans cette zone la présence du hêtre est possible, on devrait pouvoir la modéliser en construisant des modèles basés sur des

descripteurs plus complets de conditions environnementales, capables de capter ces situations locales particulières.

Le hêtre présente une importante plasticité phénotypique pour de nombreux traits liés à la lumière et à la sécheresse (Valladares et al., 2002 ; Mészáros et al., 2002 ; Parelle et al., 2006 ; Bolte et al., 2007 ; Kraj & Sztorc, 2009). Cela explique la large gamme de conditions climatiques (Comps, 1972) et édaphiques (Leuschner et al., 2006) que l'espèce peut occuper et suggère des capacités à répondre à la sécheresse et à une augmentation de la compétition cruciales pour faire face aux changements climatiques. Le facteur hydrique est déterminant pour le comportement du hêtre, car l'espèce est sensible aux excès d'eau au printemps (Ellenberg, 1996), mais surtout à la sécheresse en été (Leuschner et al., 2001 ; Granier et al., 2007). Il convient donc de tenir compte de la plasticité phénotypique des populations de hêtre conduisant à une acclimatation sous des contraintes de sécheresse. Aux marges sud de l'espèce, plusieurs travaux ont mis en évidence une plus forte tolérance à la sécheresse (Peñuelas et al., 2008 ; Fotelli et al., 2009) et aux températures élevées (Jump et al., 2006a) pour les populations sous contraintes, in situ. García-Plazaola et al. (2006) ont observé de plus fortes tolérances aux températures élevées chez le hêtre par rapport à des essences atlantiques, dans le sud-ouest de l'Europe. Cependant, ces études ne permettent pas de tester si ces tolérances sont d'ordre génétique. Une capacité à s'adapter aux contraintes climatiques futures aux marges sud de l'aire viendrait compliquer la modélisation de la présence du hêtre sous climat futur, car l'aire de répartition serait sous-estimée. Il est donc nécessaire (i) de bien étudier l'écologie locale du hêtre en limite d'aire, afin d'identifier les éventuels facteurs topo-édaphiques expliquant sa présence en dehors de son aire climatique, (ii) de coupler ces études avec une analyse de la capacité adaptative des populations de hêtre en marge sud de son aire de répartition.

La variabilité génétique des populations de hêtre a déjà été abordée à travers des traits morphologiques liés à la valeur adaptative (« *fitness* ») de l'espèce (phénologie, croissance et mortalité) sur des gradients géographiques larges (von Wuehlisch et al., 1995 ; Chmura & Rozkowski, 2002) ou altitudinaux (Vitasse et al., 2009). Cependant, aucune étude n'a testé la variabilité génétique du hêtre dépendante des conditions locales, sur les facteurs de contraintes pour lesquels l'espèce est sensible, comme les contraintes hydriques d'ordre édaphique et topographique.

Ainsi, ce travail de thèse s'attachera-t-il à redéfinir le concept d'aire de distribution par l'utilisation de différents descripteurs, et à préciser quelles sont les contraintes environnementales et les caractéristiques autécologiques susceptibles d'influencer l'aire biogéographique d'une espèce. Plus particulièrement, il s'agit ici de :

(i) *déterminer les processus par lesquels s'exprime la limitation du hêtre en marge sud de sa répartition, dans l'ouest de l'Europe. Nous utiliserons un ensemble d'indicateurs : la croissance radiale et en hauteur du hêtre, sa régénération naturelle et son état de santé par l'observation des houppiers ;*

(ii) *identifier les contraintes climatiques, microclimatiques et édaphiques exercées sur le hêtre dans cette zone, à travers ces indicateurs ;*

(iii) *déterminer si des effets anthropiques peuvent expliquer la rareté de l'espèce dans sa marge sud. Si le gestionnaire intervient sur la présence du hêtre dans le sens d'une disparition, justifiée par des motifs économiques ou la meilleure productivité d'autres essences, alors l'aire actuelle du hêtre sur laquelle les modèles d'enveloppe climatique sont calibrés est biaisée, entraînant une sous-estimation des aires prédites sous des scénarios climatiques futurs ;*

(iv) *identifier les facteurs locaux, topographiques et édaphiques, permettant d'expliquer la présence du hêtre malgré des contraintes climatiques élevées, principalement en marges sud de son aire de répartition ;*

(v) *Rechercher l'existence d'adaptations génétiques à grain spatial fin, pour des traits liés au fonctionnement hydrique de l'arbre. Pour cela, nous travaillerons avec des couples de populations de centre d'aire présentant un fort contraste de conditions hydriques locales. La comparaison des populations à bonne disponibilité en eau avec celles à mauvaise conditions hydriques en plantation comparative pourrait permettre la mise en évidence d'adaptations pour la phénologie, la croissance, la mortalité et l'efficience d'utilisation de l'eau.*

Dans un premier temps, nous présenterons les zones d'études, l'approche générale adoptée pour traiter des différents objectifs et les données acquises et utilisées.

La première partie redéfinira l'aire de répartition du hêtre et cherchera à identifier les impacts de la gestion sylvicole sur la présence de l'espèce.

Dans la deuxième partie, nous tenterons de déterminer les contraintes écologiques s'exerçant sur *Fagus sylvatica* et d'analyser les indicateurs de limitations de l'espèce en marge sud de son aire.

La troisième partie sera consacrée à l'estimation des capacités adaptatives du hêtre, en analysant sa variabilité génétique associée à des conditions hydriques localement contrastées, à travers la mesure de traits connus pour agir sur sa *fitness*.

Enfin, une synthèse générale nous permettra de discuter les différents résultats obtenus.

Zones d'études et approche générale

Nos questionnements portent sur la limitation du hêtre dans sa marge sud, car c'est à cette bordure que l'espèce devrait montrer les premières réponses aux changements climatiques. Ces changements devraient faire repousser les populations de hêtre vers la zone centrale de son aire de répartition et en altitude, comme le montrent Badeau et al. (2010). En altitude, les gradients climatiques sont plus abrupts qu'en plaine, où les isolignes de précipitations et de températures sont plus distantes. Ainsi, la succession biogéographique des essences forestières est plus graduelle dans les zones de plaines, aux gradients climatiques moins accentués, ce qui limite la vitesse de migration de ces espèces.

En Europe de l'Ouest, le hêtre dans ce contexte de plaine atteint la limite de sa présence dans le sud-ouest de la France. L'espèce est bien présente dans des zones plus méridionales, mais seulement en altitude, comme dans les montagnes de Montseny en Espagne (Peñuelas & Boada, 2003) ou bien le long de la côte nord de la péninsule ibérique (Fig. 2), où le climat est beaucoup plus océanique et tempéré. Ainsi, Jump et al. (2007) ont montré que l'effet négatif des contraintes de sécheresse et de températures élevées sur l'établissement du hêtre et sa croissance radiale dans les montagnes de Montseny n'était plus significatif dans les sites à plus haute altitude.

Cependant, la limite exacte de l'aire potentielle du hêtre dans le sud-ouest reste toujours incertaine. L'impact des pratiques sylvicoles sur la distribution de cette essence pourrait être important dans cette partie marginale de l'aire, où les conditions sont plutôt défavorables pour l'espèce. Comme le hêtre pousse en mélange avec le chêne, de valeur économique plus importante, et avec d'autres espèces à plus forte productivité (par exemple le châtaignier et les pins), le gestionnaire forestier a pendant longtemps favorisé d'autres espèces au dépens du hêtre (Bolte et al., 2007; Leuschner et al., 2009). Dans la partie non marginale de son aire (Europe Centrale et de l'Ouest, forêt de Fontainebleau), plusieurs études ont montré qu'en l'absence de gestion, *F. sylvatica* recolonise rapidement des peuplements jusqu'alors dominés par le chêne (Lemée, 1990; Véra, 2000).

De grandes bases de données d'inventaire forestier sont aujourd'hui et depuis peu disponibles en Europe. En France, l'Inventaire Forestier National (IFN) se charge de dresser l'inventaire des ressources forestières depuis 1958, à travers la description des peuplements forestiers (sylviculture et dendrométrie), de la végétation et des conditions stationnelles (Fig. 3). Les relevés de l'IFN sont regroupés géographiquement dans 309 régions forestières, définies sur des critères d'homogénéité des conditions écologiques. L'utilisation de telles bases de données, composées de plusieurs dizaines de milliers de relevés également répartis et sur plusieurs décennies ouvre de nouvelles perspectives sur les études à larges échelles

spatiales et à long terme. Dans le contexte des changements globaux, un tel outil représente un atout pour analyser les contraintes écologiques et anthropiques agissant sur la végétation, et faire des hypothèses sur son évolution future.

Notre travail porte sur les plaines françaises, et plus précisément sur les plaines du sud-ouest de la France au sens large. Nous avons retenu les altitudes inférieures à 350 m, car elles correspondent à un seuil de rareté du hêtre dans les données d'inventaire de l'IFN, particulièrement dans le sud-ouest de la France (Fig. 4). A partir de ces mêmes données, nous avons délimité cartographiquement la zone de plaine où l'espèce est rare dans les relevés de végétation, dans le sud-ouest de la France. Nous avons utilisé ce découpage pour délimiter notre zone d'étude (Fig. 5).

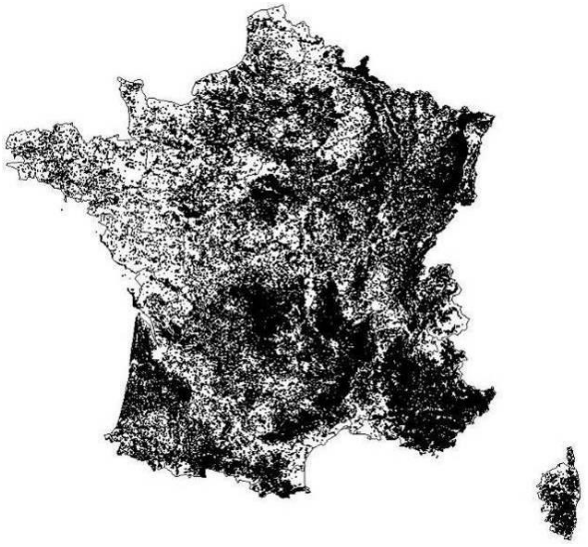


Fig. 3. Points d'inventaires forestiers disponibles dans les données IFN (n = 127.163)

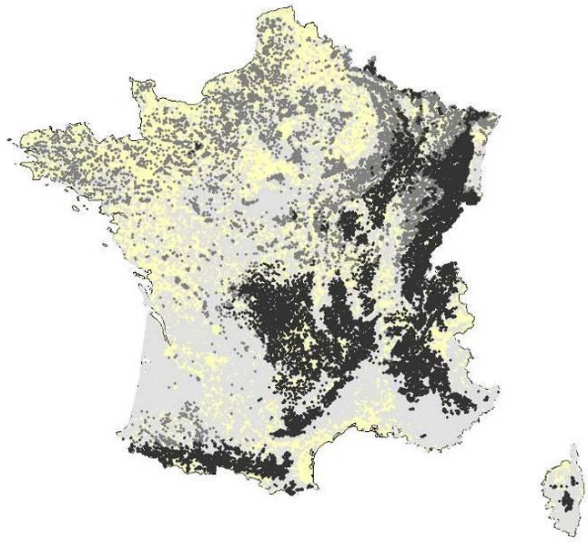


Fig. 4. Répartition du hêtre au dessus de 350 m d'altitude (en noir), en plaine (en gris foncé). En gris clair : absence du hêtre. Données IFN.

Fig. 5. Zone de rareté du hêtre sélectionnée pour construire l'échantillonnage « hêtraies limites » dans les plaines du sud-ouest de la France.

Si l'inventaire de l'IFN est représentatif des essences et des pratiques sylvicoles existantes dans la forêt française, les observations sont limitées lorsque l'on s'intéresse aux zones de bordure d'une espèce, où sa présence est rare. Un inventaire plus exhaustif des peuplements en conditions extrêmes, structuré *a priori* sur des facteurs de contraintes, est indispensable pour étudier les contraintes exercées sur l'espèce. Des descriptions pédologiques et floristiques plus complètes et précises sont nécessaires, ainsi que l'observation des indicateurs courants de vitalité de la population (croissance, état sanitaire et régénération).

Il convenait donc de construire, en complément des bases de données d'inventaire de l'IFN, un échantillonnage phytoécologique des hêtraies dans la zone de marge sud-ouest que nous avons délimitée, pour étudier plus finement le comportement de l'essence. Nous avons sélectionné 86 peuplements de hêtre (Fig. 6) par prospection dans les forêts de la zone de bordure où l'espèce a été signalée, grâce aux informations fournies par l'Office National des Forêts (ONF), le Centre Régional de la Propriété Forestière (CRPF), les indications obtenues par une enquête auprès des acteurs scientifiques et la littérature scientifique. Cet échantillonnage se structure sur deux facteurs climatiques très corrélés à la présence du hêtre dans la zone, le déficit pluviométrique estival et la température annuelle (moyennes trentenaires). Un troisième facteur, la réserve utile du sol que nous supposons compensatrice des déficits de pluviométrie, est ajouté. A partir de peuplements de la zone sud-ouest inventoriés par l'IFN ayant au moins trois hêtres inventoriés (diamètre > 7,5 cm), nous avons défini trois classes pour chacun des deux premiers facteurs en tentant de produire un plan suffisamment équilibré. Trois classes sont définies pour le troisième facteur, mais la précision

du calcul des réserves en eau pouvant être limitée, la classe intermédiaire n'est pas conservée. 602 peuplements sont sélectionnés. Le Tableau 1 résume le plan d'échantillonnage construit à partir de ces peuplements. Les valeurs seuil définissant les classes de déficit pluviométrique d'été sont 179 et 200 mm, celles de température annuelle sont 135 et 142°C (mensuelles cumulées) et celles de réserve utile 70 et 90 mm (en ne conservant que les classes extrêmes).

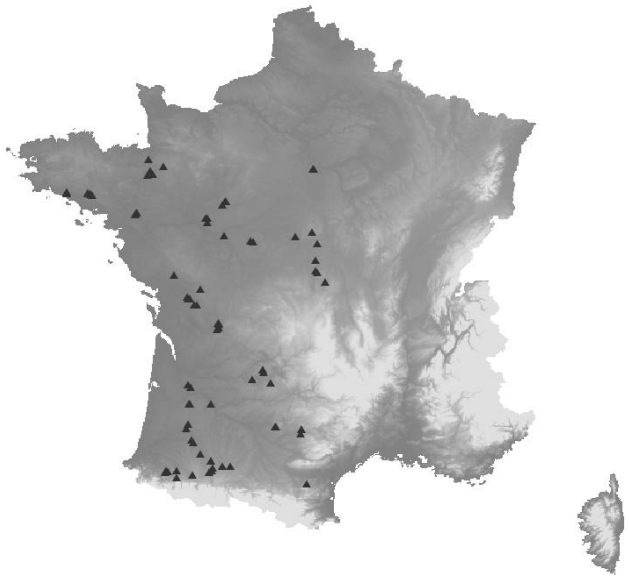


Fig. 6. Localisation des sites d'étude « hêtraies limites » (n = 86).

Tableau 1 Fréquence (%) des peuplements de hêtre dans le plan d'échantillonnage du sud-ouest de la France, à partir des données de l'IFN, et basé sur 18 classes combinant le déficit pluviométrique d'été, la température annuelle et la réserve utile en eau du sol. n = 602 relevés. En grisé : les fréquences pour les fortes réserves en eau (≥90 mm) ; non-grisé : les faibles réserves (<70 mm).

Température annuelle (cumul des moyennes mensuelles)	**Déficit pluviométrique estival**						Sous-total
	Faible (<179 mm)		Intermédiaire (179 à 200 mm)		Fort (≥200 mm)		
Faible (<135 °C)	4,32	22,74	0,94	9,77	0,94	3,01	41,73
Intermédiaire (135 à 142 °C)	0,56	0,75	8,65	3,01	14,85	10,71	38,53
Forte (≥142 °C)	3,38	6,77	0,94	3,57	4,51	0,56	19,74
Sous-total	8,27	30,26	10,53	16,35	20,30	14,29	100
Sous-total	34,59		26,88		38,53		

Concernant l'étude de la variabilité génétique du hêtre (traitée dans la Partie III), la zone d'étude sélectionnée se situe dans la région géologique des plateaux calcaires de Lorraine, dans la partie centrale de l'aire climatique de l'espèce, dans le nord-est de la France. Cette zone est géologiquement homogène, constituée par des affleurements calcaires du Jurassique, et couvre une faible gamme d'altitude (200 à 500 m environ). Le climat continental présente des températures minimales (moyenne annuelle) d'environ 5°C et maximales d'environ 14°C, avec des précipitations annuelles très régulières oscillant entre 700 et 800 mm. Les gelées printanières et automnales y sont fréquentes et les brouillards réguliers. De nombreuses études dressant la typologie des hêtraies, leur croissance et leur

régénération ont été menées sur ces plateaux calcaires au cours des dernières décennies (Teissier du Cros, 1981).

Sur ces plateaux calcaires, nous avons sélectionné huit paires de populations pour lesquelles les homologues se situent à faible distance (de l'ordre de quelques centaines de mètres) et présentent des conditions hydriques locales contrastées. Les facteurs microclimatiques (topographie) et édaphiques sont choisis pour qualifier le contexte hydrique de chaque population par rapport à son homologue. Nous avons récolté au sol les graines d'une vingtaine de semenciers dominants dans chaque population afin d'élever leurs descendants dans une plantation comparative de la même région climatique. En pépinière, les traits intervenant sur la *fitness* de l'espèce ont été mesurés pendant quatre années (phénologie, croissance et mortalité) et des mesures d'efficience d'utilisation de l'eau ont été réalisées. Par cette expérimentation, nous avons cherché à caractériser la différenciation des populations de hêtre sous l'effet des variations de conditions hydriques locales, indépendamment d'une contrainte climatique ou d'un effet provenance géographique.

Partie I Distribution du hêtre en limite d'aire

Chapitre I. Aire potentielle du hêtre : approche de modélisation par les communautés végétales

1. Introduction

Comme le climat est considéré comme le principal facteur expliquant la distribution des espèces (Woodward, 1987; Davis & Shaw, 2001), l'amélioration de notre capacité à modéliser la niche climatique des espèces est nécessaire pour mieux prédire l'évolution de leurs aires de répartition sous climat futur (Berry *et al.*, 2002 ; Parmesan & Yohe, 2003 ; Pearson & Dawson, 2003), surtout aux marges de leurs aires (Hamann & Wang, 2006 ; McKenney *et al.*, 2007 ; Normand *et al.*, 2009).

La modélisation de niche établit une relation statistique entre la présence des espèces et les conditions environnementales. Cependant, les distributions observées sur lesquelles sont basés ces modèles peuvent être modifiées par les activités anthropiques, qui affectent la concordance de la niche des espèces avec leur distribution actuelle. Dans ce cas, la qualité des modèles de niche risque d'être diminuée.

Les interactions biotiques (Davis et al., 1998) et les limitations de la dispersion peuvent augmenter les différences entre la distribution observée et la niche fondamentale de l'espèce. Svenning & Skov (2004) ont d'ailleurs expliqué que des problèmes de dispersion dans les zones de bordure d'aires pouvaient être responsables d'une recolonisation postglaciaire inachevée.

La modélisation de niche climatique est souvent limitée par des problèmes de résolution et de représentativité spatiales des données utilisées (Araujo et al., 2005c), souvent constituées par du climat moyenné à l'échelle d'une maille de 1x1 km ou plus. Il existe une variabilité du microclimat à l'intérieur de cette maille qui va influencer les potentialités de présence de l'espèce à faible échelle. Si ce type de climat n'est pas représenté dans les données de modélisation, des décalages entre l'information présence/absence de l'espèce dans la maille et le climat associé diminuent la qualité du modèle.

L'utilisation de la bio-indication, et plus précisément de la végétation du sous-bois, pourrait aider à l'amélioration des modèles de niches, en résolvant en partie les problèmes évoqués ci-dessus. La composition des communautés végétales dépend à la fois de facteurs régionaux et locaux et intègre aussi bien du climat que des contraintes édaphiques (Ellenberg et al., 1992 ; Wamelink et al., 2005). Même si une essence dominante du peuplement est artificiellement remplacée par une autre, la végétation au sol continuera d'indiquer les conditions écologiques indiquant la présence potentielle de cette essence. Ainsi, la végétation peut permettre d'identifier la distribution potentielle d'une espèce d'arbre, indépendamment de la distribution actuelle de cette dernière. Peu de travaux ont tenté de modéliser la

distribution potentielle d'une espèce d'arbre à partir de la végétation. Rasmussen & Kollman (2004) ont cherché à définir la niche de *Sorbus torminalis* en se basant sur les communautés végétales. A partir de relevés phytosociologiques, une flore caractéristique des hêtraies a été clairement identifiée dans de nombreux endroits en Europe, incluant la zone de bordure sud-ouest de cette espèce (Comps et al., 1986). Il semble donc possible d'utiliser la flore pour modéliser la présence du hêtre. De plus, les grandes bases de données des inventaires forestiers nationaux, disponibles depuis peu, fournissent une description de la végétation forestière française à une échelle fine.

Dans cette étude, nous avons traité les questions suivantes : (i) Pouvons-nous modéliser avec précision la distribution du hêtre à partir de la flore accompagnatrice, et quelles sont les différences par rapport à un modèle climatique ? Nous nous attendons à ce qu'un modèle basé sur la végétation rende compte de la variabilité de la distribution à faible échelle dans les zones marginales, ce qu'un modèle climatique ne peut faire. (ii) La flore accompagnatrice prédit-elle une aire plus étendue ou plus contractée dans le sud-ouest de la France par rapport à la présence observée ? Nous supposons qu'en conséquence des effets de l'homme, la distribution actuelle du hêtre est réduite en comparaison de celle prédite par bio-indication. Nous avons estimé l'importance du facteur humain dans l'explication des différences entre les répartitions potentielle et observée. Nous avons fait l'hypothèse que certaines pratiques forestières, comme les traitements sylvicoles ou le statut de propriété peuvent conduire localement à la disparition du hêtre. Nous avons également fait l'hypothèse que cette disparition anthropique du hêtre s'intensifiait dans les zones ou sites de contraintes climatiques, topographiques ou édaphiques.

2. Matériel et méthodes

Deux bases de données ont été utilisées pour la construction et l'analyse de l'aire de répartition potentielle du hêtre dans sa marge au sud-ouest de l'Europe : les données de l'IFN composées de descriptions écologiques et de végétation, et la base de données climatiques issues du modèle AURELHY de Météo-France.

2.a. Données IFN

i Echantillonnage

La forêt française est échantillonnée selon une répartition spatiale systématique et régulière de points. Nous avons utilisé des données récoltées durant les trois derniers cycles de relevés entre 1981 et 2004. La méthode consiste à échantillonner 7 à 8 départements administratifs par an, avec des cycles de rotation de 10 à 12 ans. Les points sont photo-interprétés et associés à des formations végétales identifiées. A partir de ces points, un

échantillon est préparé. Une surface d'extension correspondant à une zone où les conditions écologiques et les peuplements sont similaires est attribuée à chaque point. Le type de propriété est identifié. Un point ne peut représenter plus de 200 ha. Les points inclus dans les formations boisées de production font ensuite l'objet d'observations sur le terrain, où des données écologiques, les caractéristiques dendrométriques et la flore sont décrites. L'échantillon de base mis à notre disposition s'élève à 127.163 placettes sur le territoire forestier français métropolitain, ce qui correspond en moyenne à environ 103 ha de forêt par point. Les relevés s'effectuent sur une placette circulaire subdivisée en quatre sous-unités circulaires concentriques ayant des rayons de 6 m, 9 m, 15 m et 25 m. Parmi les nombreuses données collectées sur les placettes par l'IFN, nous décrivons ci-après celles que nous avons utilisées dans nos traitements.

ii Descriptions écologiques

Un ensemble de variables décrit la topographie de la placette sur la plus grande sous-unité : l'altitude, la pente, l'exposition, un indice de rayonnement et la position topographique. La description du sol consiste en une identification de la roche-mère à partir de l'étude cartographique de la géologie locale et du type de sol. A partir d'une fosse pédologique et d'un sondage à la tarière pédologiques, une description des différents horizons (texture, épaisseur et charge en cailloux) permet d'estimer une réserve maximale en eau du sol. La profondeur de sol, d'apparition de signes d'hydromorphie et de $CaCO_3$ sont notés. Sur la sous-unité de 15 m de rayon (700 m²), la proportion de recouvrement des affleurements rocheux et le type d'humus sont déterminés.

iii Relevés de végétation

Des relevés de végétation sont effectués dans la sous-unité de 15 m de rayon, toutes strates de hauteur confondues. Un coefficient d'abondance-dominance (recouvrement global de l'espèce) est associé à chaque taxon identifié (Braun-Blanquet, 1964).

2.b. Données météorologiques AURELHY

Des données climatiques utilisées sont celles du modèle AURELHY de Météo France. Ce modèle ajuste chaque variable climatique mesurée et moyennée sur 30 ans (1961-1991) en un nombre limité de postes à la topographie. Les précipitations mensuelles, les températures minimales et maximales, le nombre mensuel de jours de gel et le nombre annuel de jours où la température moyenne est inférieure à 5°C et 10°C sont interpolés par krigeage à une résolution de 1x1 km (Benichou & Le Breton, 1987). Nous avons calculé les températures mensuelles et annuelles moyennes, les précipitations annuelles, la continentalité pluviométrique (Eq. 1) et l'amplitude thermique annuelle (Eq. 2) sont calculées à partir des

variables précédentes. Nous avons utilisé le rayonnement mensuel délivré par Satmos entre 1996 et 2002, avec une résolution de 3x3 km pour calculer une évapotranspiration potentielle de Turc (Turc, 1951) (Eq. 3). Les déficits pluviométriques mensuels et saisonniers sont calculés comme la différence entre l'évapotranspiration potentielle et les précipitations de la même période. Nous avons également estimé un bilan hydrique mensuel (Eq. 4) en soustrayant les valeurs de déficits pluviométriques mensuels à la réserve en eau du sol du mois précédent. Le déficit hydrique et l'excès d'eau mensuels dans le sol sont définis respectivement comme la valeur de déficit pluviométrique mensuel pour les mois où la réserve en eau du sol est nulle, et comme l'excédent pluviométrique mensuel pour les mois où la réserve en eau du sol atteint la réserve maximale en eau du sol.

Eq. 1 $$Continentalité\ pluviale = \frac{P_{cum.\,6+}}{P_{cum.\,6-}}$$

où $P_{cum\,6+}$ = Précipitations cumulées des 6 mois consécutifs les plus chauds
$P_{cum\,6-}$ = Précipitations cumulées des 6 mois consécutifs les plus froids

Eq. 2 $$Amplitude\ thermique\ annuelle = \frac{T_{max\ an}}{T_{min\ an}}$$

où $T_{max\ an}$ = Température maximale moyenne annuelle
$T_{min\ an}$ = Température minimale moyenne annuelle

Eq. 3 $$Evapotranspiration\ potentielle_{mensuelle}\ (Turc) = \frac{0{,}40}{j} \times (Rg + 50) \times \frac{T_{moy}}{T_{moy} + 15}$$

où Rg = rayonnement global en calories.cm^{-2}
T_{moy} = température mensuelle moyenne
j = nombre de jours dans le mois

Eq. 4 $$Bilan\ hydrique\ mensuel = réserve\ en\ eau_{mois\ n-1} - déficit\ hydrique_{mois\ n}$$

2.c. Approche

Dans une première étape, nous avons calibré un modèle de présence du hêtre à partir de la végétation accompagnatrice. Ces informations ont été collectées par l'IFN. Parce que nous supposons que la présence du hêtre en limite sud-ouest de plaine a été largement modifiée par l'homme, nous avons ôté cette zone des données de calibration. L'échantillon sur lequel le modèle floristique a été calibré inclut les plaines du nord et du nord-est de la France (cœur de l'aire de l'espèce, Fig. 7a) et celles du sud-est où l'absence du hêtre est due à de fortes contraintes climatiques. Nous avons appelé cette zone de calibration la zone nord et est (notée zone N&E). La naturalité du hêtre dans la partie sud-est s'appuie sur les résultats de Seynave et al. (2008) qui montrent que dans cette zone la limite du hêtre est marquée par une forte décroissance de ses performances de croissance en hauteur. Nous avons uniquement

utilisé les espèces de la flore présentes dans la zone N&E et dans la zone limite du sud-ouest pour la construction du modèle. Les zones d'altitudes (>350 m) sont soustraites des analyses. Nous avons construit un modèle de présence du hêtre à partir des données climatiques AURELHY avec le même échantillon de points IFN.

Dans une deuxième étape, les modèles précédents sont utilisés pour prédire les sites de présence dans la zone limite sud-ouest (Fig. 7b). La comparaison entre la carte de présence potentielle du hêtre obtenue par le modèle floristique avec celle de la présence actuelle nous a permis d'identifier les points où le hêtre pourrait avoir été limité ou favorisé par l'homme. Une comparaison entre les aires modélisées par la flore et le climat est effectuée.

Dans une troisième étape, nous avons étudié les variables anthropiques, topo-édaphiques et climatiques qui pourraient expliquer l'absence du hêtre dans la zone limite (i.e. expliquer l'absence du hêtre dans des sites où sa présence est attendue selon la végétation accompagnatrice).

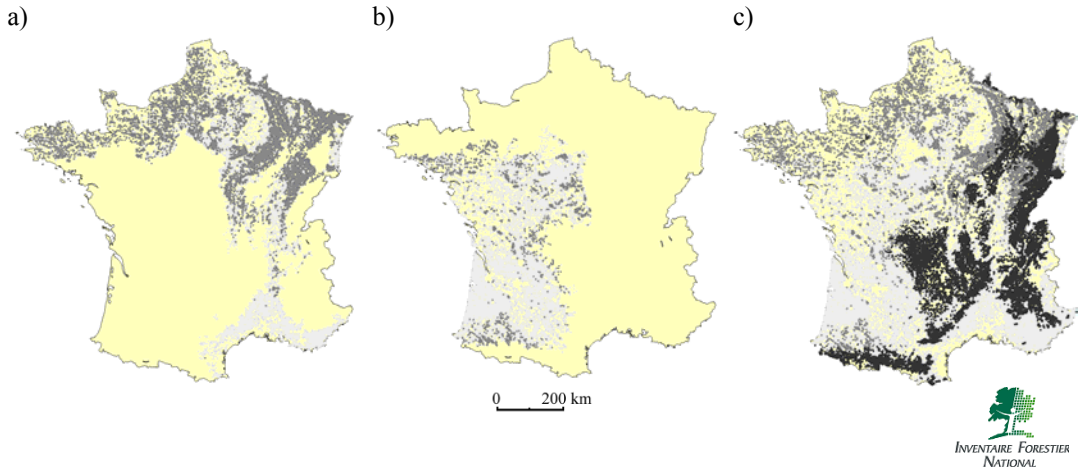


Fig. 7. Présence du hêtre observée dans les relevés IFN : a) en plaine dans la zone N&E (parmi 42417 points) ; b) en plaine dans le sud-ouest en zone bordure (24559 points) ; c) en France (127163 points). La présence du hêtre à des altitudes supérieures à 350 m est symbolisée en noir (60187 points), à des altitudes inférieures à 350 m en gris foncé (66976 points) et son absence en gris clair.

2.d. Méthodes d'analyse

i Construction du modèle

Des modèles de probabilité de présence du hêtre sont construits par régression logistique en utilisant les données climatiques et floristiques. Comme les variables descriptives (prédicteurs) utilisées dans la régression sont trop nombreux pour les modèles climatique (variables climatiques mensuelles) et floristique (présence/absence des espèces), nous avons tout d'abord réduit le nombre de variables à l'aide d'une méthode d'analyse multivariée avant les régressions proprement dites. Une réduction des dimensions est obtenue par une analyse factorielle des correspondances (Saporta & Niang, 2006) pour les données floristiques et par une analyse en composante principale (Aguilera et al., 2006) pour les

données climatiques. Les premiers axes de chaque analyse multivariée sont utilisés dans les régressions logistiques, à la place des variables prédictives initiales.

1285 espèces étaient présentes dans les relevés des plaines françaises, parmi lesquelles 746 dans la zone limite et la zone N&E. Nous avons conservé les espèces étant présente au moins 50 fois dans la zone N&E et 10 fois dans la zone limite pour réaliser l'analyse factorielle des correspondances (427 espèces). Certains auteurs ont montré que la composition en essence influençait la végétation du sous-bois (Augusto et al., 2003 ; Berger & Puettmann, 2000 ; Barbier et al., 2008). Cependant, Barbier (2007) et Wulf & Naaf (2009) ont conclu que les arbres influençaient principalement la composition des espèces non-forestières et héliophiles. Afin de réduire l'effet de la composition de la canopée sur la flore, nous avons supprimé ces espèces de nos analyses. Nous nous sommes référés à Rameau et al. (1989), Rameau et al. (2008) et Ellenberg et al. (1992) pour l'identification des espèces à caractère héliophile et à Julve (1998) pour établir la liste des espèces non-forestières. Les espèces introduites, principalement ligneuses, sont également supprimées car leur distribution n'est souvent pas en équilibre avec le climat. Le hêtre a de la même façon été supprimé. 252 espèces composent l'échantillon final pour réaliser l'analyse factorielle des correspondances. Les relevés IFN ayant une richesse spécifique inférieure à 5 espèces ne sont pas utilisés. Le nombre de points d'inventaire est alors de 59670 en plaine.

Pour la construction du modèle climatique, nous avons réalisé l'analyse en composantes principales sur les mêmes points IFN et 133 variables climatiques.

Nous avons utilisé la régression logistique pour déterminer les relations entre la présence du hêtre et les axes synthétiques de la flore, puis du climat. Les régressions fournissent une probabilité p de présence du hêtre dans chaque point IFN ($0 < p < 1$). Une fonction logit et une distribution binomiale de l'erreur sont utilisées (McCullagh & Nelder, 1989), où la transformation logit de p a été modélisée comme une fonction des n axes potentiellement explicatifs de la présence du hêtre (xk, k = 1, n) :

Eq. 5 $$\text{logit}(p) = \log\left(\frac{p}{1-p}\right) = \alpha + \sum_{k=1}^{n} \beta_k x_k + \varepsilon$$

Seuls les premiers axes issus des analyses multivariées précédentes, retenant la plus grande part de la variance totale, sont utilisés dans la construction des modèles. Ces derniers sont ajustés en utilisant la méthode du maximum de vraisemblance (McCullagh & Nelder, 1989) et une procédure de sélection pas-à-pas de type *stepwise* (Hocking, 1976) de ces axes. Nous avons cherché le meilleur compromis entre le nombre d'axe introduits dans les modèles et leurs performances, représentées par le coefficient de détermination (Nagelkerke, 1991) noté R^2_N, les valeurs d'AIC (Akaike Information Criterion) et le Khi² du score. Les 27 premiers axes floristiques de l'analyse factorielle des correspondances sont retenus et les 19

premières composantes de l'analyse en composante principale. Les contributions cumulées respectives de ces axes ont atteint 25% et 99% de la variance.

Les modèles sont ajustés sur deux tiers des données de la zone N&E (24291 points d'inventaire), sélectionnés aléatoirement. La validation se fait sur le tiers restant (12174 points). Ces modèles sont ensuite utilisés pour calculer la probabilité de présence du hêtre selon la flore et selon le climat, dans la zone de bordure sud-ouest de la France.

ii Evaluation du modèle

Nous avons évalué les deux modèles sur deux critères : la fiabilité et la capacité de discrimination (Pearce and Ferrier, 2000). Le premier représente la concordance entre la probabilité estimée et la fréquence observée de l'espèce, alors que le second est une mesure de la capacité du modèle à dissocier un site occupé par l'espèce et un site inoccupé.

La fiabilité est évaluée par le test d'Hosmer-Lemeshow de *goodness-of-fit* (Hosmer and Lemeshow, 2000) qui teste l'absence de différence entre les valeurs observées et modélisées, en divisant les valeurs de probabilité en déciles.

La capacité de discrimination est déterminée graphiquement en superposant les distributions des valeurs prédites dans les sites d'absence et de présence de l'espèce. Nous avons également calculé l'AUC (*Area Under the Curve*) de la courbe ROC (*Receiving Operating Curve*). Nous avons suivi la classification des valeurs d'AUC proposée par Hosmer & Lemeshow (2000) en considérant AUC $\geq$ 0.7 acceptable, AUC $\geq$ 0.8 excellent et AUC $\geq$ 0.9 exceptionnel.

Nous avons également retenu un ensemble de critères statistiques, dérivés des matrices de confusions qui confrontent les présences et absences modélisées ou attendues aux présences et absences observées (Tableau 2). La sensibilité (Ss) et la spécificité (Sp) représentent respectivement la proportion de prédictions correctes des présences et des absences. La précision des présences (Pp) et la précision des absences (Pa) correspondent quant à elles à la proportion des prédictions correctes respectivement quand une présence ou une absence est attendue. Pour construire une telle matrice, une valeur seuil de probabilité (notée P_{fair}) doit être fixée. Les sites présentant une valeur de probabilité supérieure sont considérés comme potentiellement occupés par l'espèce, et les sites ayant une valeur inférieure à P_{fair} sont supposés inoccupés. Comme le choix de ce seuil influence clairement l'évaluation du modèle, en augmentant ou en diminuant l'erreur de prédiction (Hosmer & Lemeshow, 2000), nous avons testé deux méthodes recommandées par Liu et al. (2005) pour le déterminer. Dans la première méthode P_{fair} est sélectionnée de manière à ce que la somme Ss + Sp soit maximisée, et dans la seconde Ss soit égal à Sp. Comme aucune différence dans les résultats qui suivront n'a été observée entre les deux approches, nous n'avons travaillé qu'avec la seconde méthode.

La fréquence d'occurrence du hêtre (prévalence) dans les données d'ajustement du modèle peut influencer les résultats de modélisation (Manel et al., 2001). Liu et al. (2005) recommandent l'utilisation de données respectant une prévalence de 50%. C'est pourquoi nous avons effectué les analyses avec une telle valeur de prévalence en réalisant un tirage aléatoire, en plus des données originales dont la prévalence est égale à 40%. Les équations des modèles n'ont montré aucune différence significative, c'est pourquoi nous avons conservé le jeu de données initial. Allouche et al. (2006) ont développé un critère d'évaluation des modèles indépendant de la prévalence, la TSS (*True Skill Statistic*). A partir des matrices de confusion, nous avons calculé TSS dans la zone N&E et dans la zone limite sud-ouest afin d'évaluer les changements de performances globales de nos modèles entre ces deux zones.

Tableau 2 a) Matrice de confusion confrontant les présences et absences observées et modélisées b) Critères d'évaluation des performances du modèle, calculés à partir de la matrice de confusion en a).

a)

		Observée		
		absence	**présence**	
Modélisée	**absence**	a = vraies absences	c = fausses absences	a + c = absences modélisées
	présence	b = fausses présences	d = vraies présences	b + d = présences modélisées
		a + b = absences observées	c + d = présences observées	

b)

Critères de performances	**Formules**
Sensibilité (*Ss*)	$d/(d+c)$
Spécificité (*Sp*)	$a/(a+b)$
Précision des présences (*Pp*)	$d/(d+b)$
Précision des absences (*Pa*)	$a/(a+c)$
True Skill Statistic (*TSS*)	$Ss + Sp - 1$

iii Espèces indicatrices de la présence du hêtre

Nous avons listé les espèces associées à la présence du hêtre. Nous avons comparé les fréquences d'occurrence des 1285 espèces présentes dans les plaines françaises, entre les sites où le hêtre est présent et ceux où il est absent, en utilisant un test exact de Fisher, à un seuil de significativité $p < 0{,}001$.

iv Identification des facteurs liés à l'absence du hêtre malgré une présence potentielle, prédite par le modèle floristique

Nous avons sélectionné dans la zone de bordure sud-ouest les sites où le modèle floristique a prédit la présence du hêtre. Dans ces sites potentiellement occupés, nous avons

étudié la présence ou l'absence de l'espèce actuellement observée comme une fonction des facteurs anthropiques, topographiques et édaphiques présentés dans le Tableau 3, en utilisant une régression logistique *stepwise*. Nous avons testé le rôle du traitement sylvicole, du type de régénération, du statut de propriété et de l'introduction d'essences exotiques. La probabilité de présence estimée par le modèle climatique est introduite dans la régression comme une mesure de la contrainte climatique globale sur le hêtre.

Nous avons également déterminé les espèces observées à la place du hêtre quand celui-ci n'était pas observé malgré sa présence potentielle prédite par le modèle flore, dans la bordure sud-ouest. Pour cela nous avons calculé les ratios f_b / f_d pour toutes les autres espèces d'arbre présentes dans la bordure sud-ouest, où f_b et f_d sont les fréquences observées de l'essence considérée quand le hêtre est prédit par la flore et respectivement absent ou présent. Pour cette analyse, une essence est considérée comme présente dans un site uniquement lorsqu'elle correspond à l'espèce ayant le plus fort couvert de la placette. Seules les essences observées au moins 10 fois comme essence potentielle de remplacement sont analysées. Les fortes valeurs du ratio indiquent que l'essence remplace le hêtre dans les sites où il est prédit présent, mais non observé.

L'ensemble des analyses statistiques est réalisé avec le logiciel SAS/STAT® (version 9.2).

Tableau 3 Variables édaphiques, topographiques et anthropiques observées dans les données de l'IFN et utilisées dans la présente étude.

Facteur	Variable	Nombre de classes	Description
Edaphique	Réserve maximale en eau du sol	10	gradient: capacité faible à forte
	Présence d'hydromorphie	3	absence – intermédiaire – fort
	profondeur	10	gradient : superficiel à profond
	Acidité	3	gradient : basique à acide
	Activité de l'humus	8	gradient : mor à eumull
	Humus hydromorphe	2	présence – absence
	Affleurement rocheux	10	pourcentage de roche affleurante
	Charge en cailloux	10	pourcentage de volume de sol
	Texture	9	gradient : sableux à argileux
Topo-graphique	Pente	2	pente ≤5° – pente >5°
	Rayonnement local	continue	gradient : faible à fort
	Exposition	continue	gradient : du sud au nord
	Confinement	2	oui – non
	effet sur l'alimentation en eau	4	gradient : diminue à augmente
Anthropique	statut de propriété	2	public – privé
	traitement en futaie	2	oui – non
	traitement en taillis	2	oui – non
	traitement en taillis-sous-futaie	2	oui – non
	reforestation ou substitution d'espèce par plantation	2	oui – non
	prédominance d'une essence exotique	2	oui – non

3. Résultats

3.a. Espèces indicatrices de la présence ou de l'absence du hêtre

103 espèces sont significativement associées à la présence du hêtre dans les plaines françaises, à un niveau de significativité $p < 0,001$. Les trente premières sont listée dans le Tableau 4. 154 sont associées à l'absence du hêtre. Les espèces accompagnant le hêtre sont plus tolérantes à l'ombre que les espèces associées à son absence, au vu des moyennes des valeurs indicatrices d'Ellenberg pour la lumière (respectivement 4,6 et 5,8 avec $p < 0,0001$). La liste complète d'espèces accompagnatrices de la présence ou de l'absence du hêtre est donnée en Tableau annexe 1 et Tableau annexe 2.

Tableau 4 Espèces les plus significativement ($p < 0,001$) associées à la présence du hêtre dans les plaines françaises (≤ 350 m d'altitude). Les espèces sont classées par ordre décroissant de la valeur du ratio de présence sur absence. En gras : les espèces d'arbres.

	Fréquence (%) dans les relevés où le hêtre est	
Espèces	**absent**	**présent**
Vaccinium myrtillus	1,1	8,8
Galium odoratum	1,5	10,2
Oxalis acetosella	1,2	6,6
Abies alba	1,4	7,5
Luzula sylvatica	1,1	4,9
Melica uniflora	1,8	7,2
Sorbus aria	2,0	7,3
Milium effusum	4,2	14,0
Luzula pilosa	2,8	8,4
Dryopteris dilatata	2,1	6,1
Rubus idaeus	1,9	5,4
Lamiastrum galeobdolon	4,4	12,0
Athyrium filix-femina	3,4	9,1
Anemone nemorosa	4,7	12,1
Cornus mas	2,7	6,9
Ilex aquifolium	13,4	31,7
Polytrichum formosum	15,6	36,9
Atrichum undulatum	5,9	13,7
Acer pseudoplatanus	7,2	16,7
Carex sylvatica	12,6	28,1
Quercus petraea	26,1	58,0
Dryopteris carthusiana	4,0	8,7
Crataegus laevigata	6,4	13,2
Carpinus betulus	30,5	59,2
Dryopteris filix-mas	7,1	13,0
Deschampsia flexuosa	11,0	17,6
Betula pendula	24,2	38,2
Acer campestre	14,9	23,1
Corylus avellana	33,1	45,0
Hedera helix	55,1	64,5

3.b. Modélisation de l'aire potentielle du hêtre

Dans l'échantillon de 24291 points IFN constituant les données de calibration pour les modèles, le hêtre affiche une prévalence de 40%. Les régressions logistiques pour la flore et pour le climat incluent toutes deux 13 axes multivariés (Tableau 5). Le seuil de probabilité P_{fair}, la sensibilité et la spécificité sont P_{fair} = 0,45, *Ss* = 0,74 et *Sp* = 0,74 pour le modèle floristique, et P_{fair} = 0,44, *Ss* = 0,72 et *Sp* = 0,73 pour le modèle climatique.

Tableau 5 Khi² de Wald et valeurs estimées des paramètres du modèle de régression logistique de la présence du hêtre, construit à partir d'axes multivariés floristiques issus d'une analyse factorielle des correspondances et d'axes climatiques issus d'une analyse en composante principale. Toutes les valeurs de Khi^2 sont significatives à un niveau $p < 0.001$ de significativité.

Variables entrées	**Khi² de Wald**	**Coefficient standardisé**
Modèle floristique		
constante	875,7	-
axe 6	700,4	0,3177
axe 1	396,5	–1,7861
axe 4	371,1	–0,2949
axe 10	292,7	0,4047
axe 12	142,7	–0,1579
axe 3	108,4	–0,1778
axe 2	106,5	0,1804
axe 18	103,2	0,1427
axe 19	90,7	0,1009
axe 14	79,1	0,1954
axe 24	58,7	0,0714
axe 17	30,8	–0,0621
axe 11	22,4	0,0850
Modèle climatique		
constante	1193,1	-
axe 1	1399,6	–1,2211
axe 15	333,8	–0,1929
axe 2	324,1	–0,2092
axe 18	292,1	–0,1763
axe 14	202,6	0,1690
axe 3	150,4	0,1453
axe 11	80,6	0,0980
axe 10	69,5	0,0920
axe 4	62,9	–0,0849
axe 13	33,5	0,0718
axe 16	30,7	–0,0507
axe 12	16,7	–0,0493
axe 17	8,1	0,0308

i Evaluation du modèle

La Fig. 8 présente les courbes ROC pour les modèles floristique et climatique. La capacité de discrimination selon le classement d'Hosmer et Lemeshow (2000) basé sur les valeurs d'AUC est excellente pour les deux modèles et pour les données de calibration et de validation (Tableau 6). Les faibles valeurs de probabilités sont bien représentées par les modèles et correspondent à un premier pic de fréquence dans les sites d'absence du hêtre uniquement (Fig. 9). Le deuxième pic est localisé dans la gamme de fortes probabilités, supérieures à P_{fair} et correspond principalement aux sites de présence de l'espèce. Ces observations indiquent une bonne capacité de discrimination de nos modèles.

Les critères de performances sont calculés pour les données de calibration et de validation (Tableau 6), après construction de la matrice de confusion (Tableau 7). Les deux modèles sont apparus fiables, avec des valeurs *Ss* et *Sp* supérieures à 0,7. Le modèle floristique présente des performances sensiblement meilleures que celle du modèle climatique pour l'ensemble des critères.

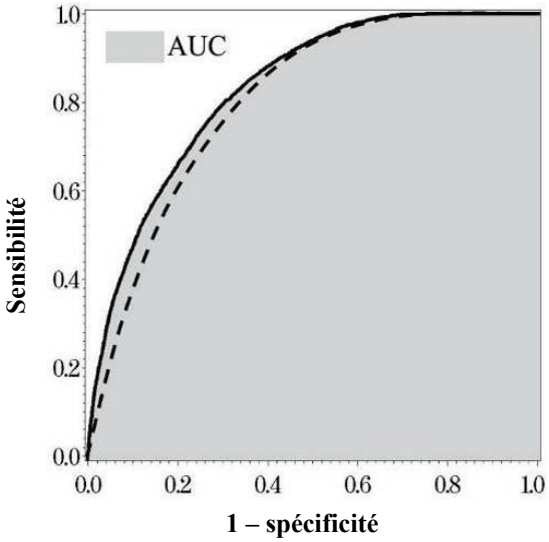


Fig. 8. Courbes ROC (*Receiving Operating Curves*) du modèle floristique (ligne continue) et du modèle climatique (ligne pointillée). Les surfaces sous la courbe (*Area Under the Curve* AUC) sont symbolisées en gris.

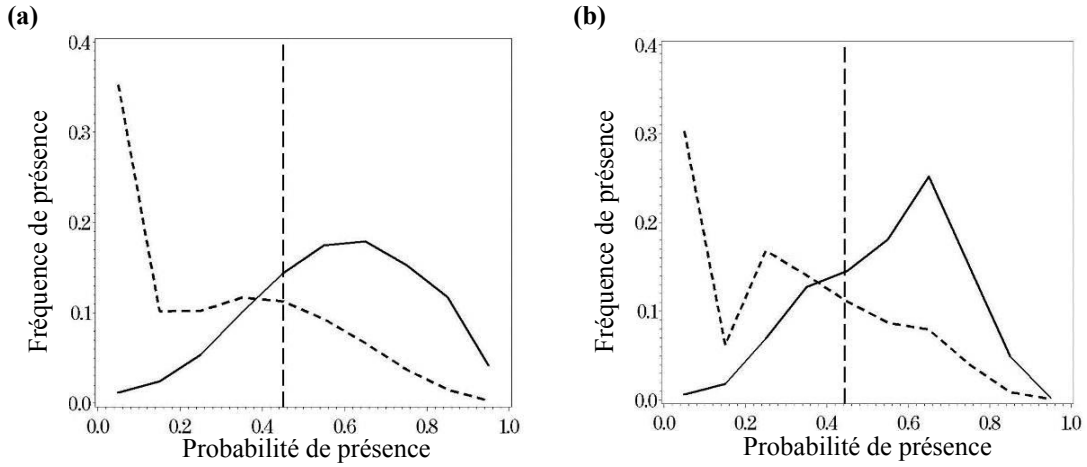


Fig. 9. Distribution de la probabilité de presence où le hêtre est present (ligne continue) ou absent (ligne pointillée) dans l'échantillon de validation. (a) model floristique et (b) modèle climatique. La ligne verticale en tireté indique la valeur de probabilité seuil.

Tableau 6 Critères d'évaluation des performances des modèles de régression logistique construits à partir de la flore et du climat.

Statistiques	**Modèle floristique**			**Modèle climatique**		
	données de calibration	données de validation	zone sud-ouest	données de calibration	données de validation	zone sud-ouest
Goodness of fit test d'Hosmer-Lemeshow (valeur de Khi²)	26,4 ($p < 0,001$)	21,1 ($p < 0,01$)	-	66,8 ($p < 0,0001$)	39,6 ($p < 0,0001$)	-
AUC	0,834	0,827	-	0,805	0,802	-
$R^2_{Nagelkerke}$	0,43	0,42	-	0,37	0,37	-
Gamme de probabilités	0 to 0,99	0 to 0,99	0 to 0,99	0 to 0,93	0 to 0,93	0 to 0,66
Sensibilité (Ss)	0,74	0,74	0,61	0,72	0,72	0,11
Spécificité (Sp)	0,74	0,74	0,88	0,72	0,73	0,98
Précision de la présence (Pp)	0,65	0,65	0,39	0,63	0,64	0,46
Précision de l'absence (Pa)	0,82	0,82	0,95	0,80	0,79	0,90
True skill statistic (TSS)	0,49	0,48	0,49	0,44	0,44	0,09

Tableau 7 Matrice de confusion comparant présence et absence observées à présence et absence modélisées, pour les modèles floristique et climatique, dans les données de validation (zone N&E) et la zone limite sud-ouest.

Modèle flore — observé

zone N&E données validation		absence	présence	
modélisé	absence	5 421 / 0,45	1 257 / 0,10	6 678 / 0,55
	présence	1 920 / 0,16	3 576 / 0,29	5 496 / 0,45
		7 341 / 0,61	4 833 / 0,39	12 174 / 1,00

Modèle flore — observé

zone de bordure sud-ouest		absence	présence	
modélisé	absence	18 057 / 0,78	1 026 / 0,04	19 083 / 0,82
	présence	2 531 / 0,11	1 591 / 0,07	4 122 / 0,18
		20 588 / 0,89	2 617 / 0,11	23 205 / 1,00

Modèle climat — Observé

zone N&E données validation		absence	présence	
modélisé	absence	5 309 / 0,44	1 388 / 0,11	6 697 / 0,55
	présence	1 987 / 0,16	3 493 / 0,29	5 480 / 0,45
		7 296 / 0,60	4 881 / 0,40	12 177 / 1,00

Modèle climat — observé

zone de bordure sud-ouest		absence	présence	
modélisé	absence	20 250 / 0,87	2 327 / 0,10	22 577 / 0,97
	présence	338 / 0,01	290 / 0,01	628 / 0,03
		20 588 / 0,89	2 617 / 0,11	23 205 / 1,00

ii Prédiction de la présence du hêtre dans la bordure sud-ouest

Les résultats des modèles floristique et climatique dans la zone limite sud-ouest sont nettement différents. Les deux modèles présentent de faibles fréquences de hêtre dans la zone limite par rapport à la zone N&E. Cependant, le modèle floristique prédit globalement plus de présences que ce qui est actuellement observé dans les données d'inventaire (18% contre 11%), alors que le modèle climatique ne modélise qu'une fréquence de 3%. Les performances globales du modèle floristique restent stables entre les deux zones selon TSS, en atteignant 0,49, contrairement à celles du modèle climatique (0,09).

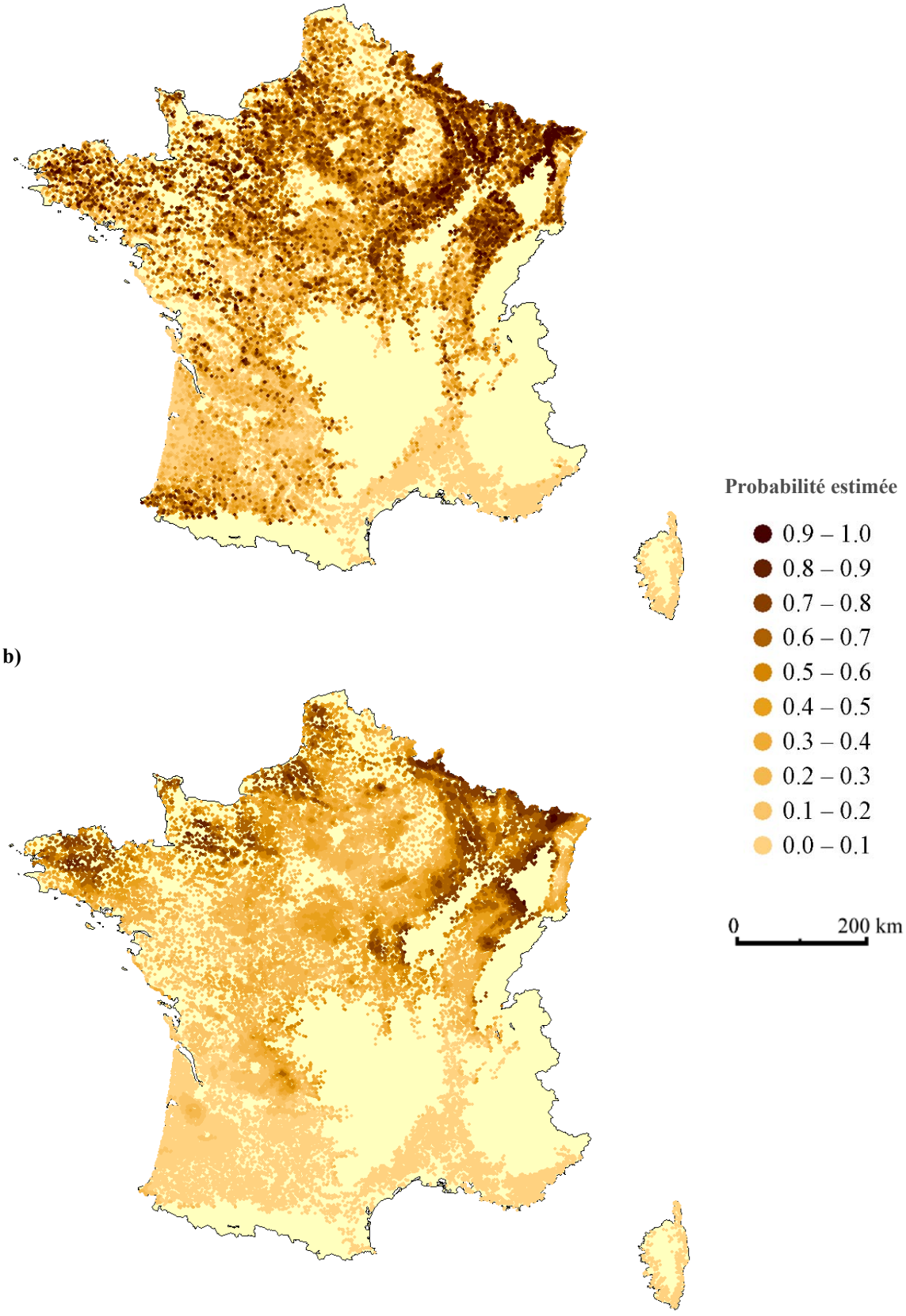
Les probabilités prédites par les modèles floristique (Fig. 10a) et climatique (Fig. 10b) sont représentées géographiquement pour les 59 670 points d'inventaire de l'IFN des plaines françaises et comparées à la distribution actuelle (Fig. 10c). L'aspect dispersé de la présence actuelle du hêtre dans le sud-ouest de la France est préservé par le modèle flore alors que le modèle climatique prédit une faible et homogène probabilité de présence dans l'ensemble de cette zone. Cette observation couplée aux résultats précédents, qui montraient une sous-estimation globale de la prévalence du hêtre par le modèle climatique, conduit à une faible valeur de sensibilité pour ce modèle dans la zone sud-ouest (0,11) par rapport au modèle floristique (0,61). En d'autres termes, la plupart des présences actuelles de hêtre dans cette zone de bordure coïncident avec un climat défavorable pour l'espèce. Concernant l'aire globale de présence potentielle du hêtre, la zone géographique définie par le modèle floristique (Fig. 10a) est plus étendue que l'enveloppe climatique modélisée (Fig. 10c).

La proportion de sites où le hêtre est absent parmi les sites où il est prédit par le modèle floristique ($1 - Pp$) s'élève à 35% dans la zone N&E et 61% dans la zone limite sud-ouest, ce qui suppose une disparition du hêtre dans cette dernière. En prenant la surface totale correspondant à ces sites de disparition, calculée à partir de la surface d'extension associée à chaque relevé IFN, nous obtenons 67% de surface de disparition parmi la surface potentielle de hêtre, ce qui représente plus de 300.000 ha. Pour le modèle climatique, la proportion d'absence parmi les sites de présence potentielle est plus faible, mais reste conséquente (54%).

Les probabilités climatiques montrent que la zone sud-ouest est caractérisée par un gradient climatique régulier, alors qu'une transition spatiale abrupte est observée entre les plaines de l'est et du sud-est, le long de la vallée du Rhône (Fig. 10b et Fig. 11). La gamme des probabilités climatiques observée dans la zone N&E, utilisée pour la calibration, englobe bien celle de la zone de bordure sud-ouest.

a)

b)


Probabilité estimée
0.9 – 1.0
0.8 – 0.9
0.7 – 0.8
0.6 – 0.7
0.5 – 0.6
0.4 – 0.5
0.3 – 0.4
0.2 – 0.3
0.1 – 0.2
0.0 – 0.1
0
200 km

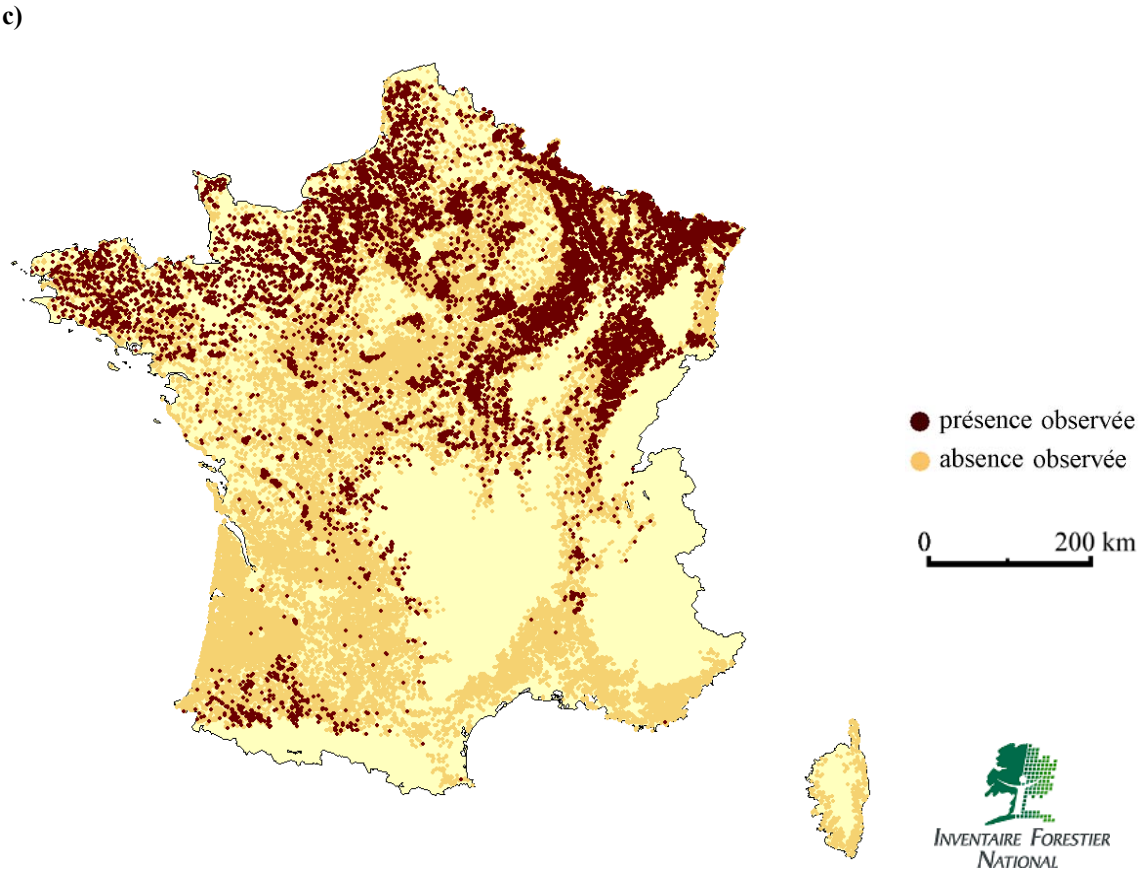


Fig. 10. Probabilité de présence du hêtre dans les plaines françaises (≤ 350 m d'altitude) estimée à partir de a) la composition en espèces (approche de modélisation par la flore) et b) le climat (approche de modélisation d'enveloppe climatique). c) Distribution observée du hêtre dans les données de l'IFN.

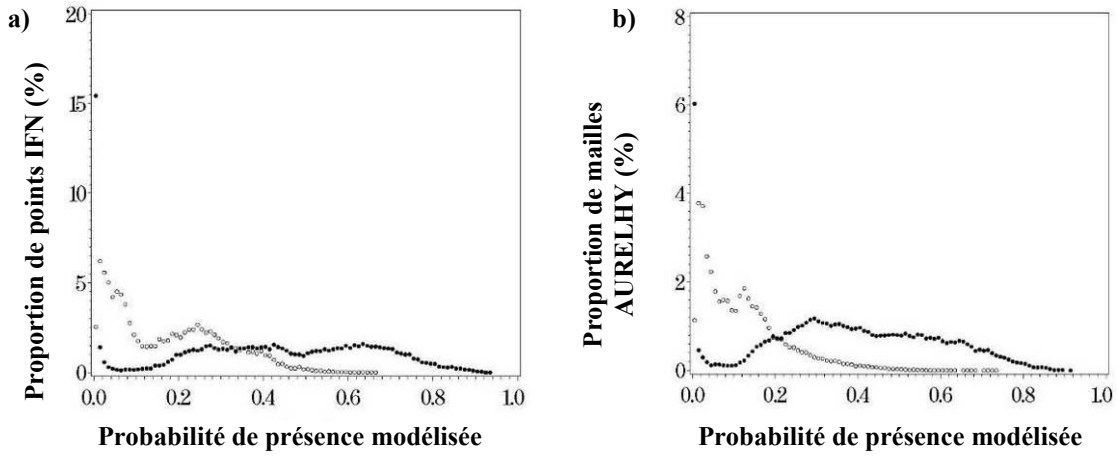


Fig. 11. Distribution des probabilités de présence du hêtre dans les plaines françaises par le modèle climatique. La zone N&E est symbolisée par les points noirs et la zone sud-ouest par les cercles noirs. a) parmi la surface forestière (proportion de points IFN) et b) pour toute la surface de plaine (proportion de mailles AURELHY). Division des probabilités en classes de valeur 0,01.

3.c. Effets anthropiques sur l'aire de répartition du hêtre

Parmi les 4122 sites de la zone limite où la présence du hêtre est prédite par la composition floristique, 3276 sites sont décrits par des variables de gestion, du climat et des paramètres topo-édaphiques. Nous avons testé si ces variables peuvent expliquer la présence ou l'absence actuellement observée de l'espèce. Pour cela nous avons utilisé un modèle de régression logistique pas à pas *stepwise*. Nous obtenons AUC =0,775, R^2N = 0,29 et Khi^2 = 17,7 (p = 0,0239) pour le modèle final. Les impacts anthropiques représentent la meilleure explication de l'occurrence actuelle du hêtre dans les sites potentiels (diminution de la déviance de 13,5% entre le modèle réduit de ce facteur et le modèle complet). Les variables significatives sont le statut de propriété (effet positif de la propriété publique sur la présence du hêtre), la structure forestière (effet positif du traitement en futaie et négatif du taillis), prédominance d'une essence exotique et plantation forestière (effets négatifs sur la présence). La contrainte climatique pour le hêtre, représentée par la valeur de probabilité issue du modèle climatique, influence de façon significative et négative la présence du hêtre, avec une diminution de la déviance totale de 3,5% entre le modèle réduit de cette variable et le modèle complet (

Tableau 8). Cela signifie que le hêtre est d'autant plus absent des sites potentiels selon la flore lorsque le climat est contraint. En effet, 64,2% des sites potentiels sont actuellement inoccupés par l'espèce en dehors de son enveloppe climatique, pour seulement 19,8% dans son enveloppe climatique. Les variables topo-édaphiques significatives sont représentées par le type d'humus (gradient d'activité agissant négativement sur la présence), la pente et l'alimentation en eau selon la topographie (effets positifs). La diminution de la déviance est de 4,5% entre un modèle réduit de ces variables et un modèle complet.

Parmi les sites de présence potentielle selon la flore dans la marge sud-ouest, la présence actuelle est observée dans 60,4% des forêts publiques contre 26,8% des forêts privées. Une différence légèrement plus faible mais similaire est également observée dans la zone N&E (respectivement 72,3% et 56,8%). Nous avons noté le même phénomène pour presque toutes les autres contraintes humaines identifiées (

Tableau 9) : les effets anthropiques s'intensifient dans le sud-ouest, en agissant encore plus négativement sur la présence du hêtre que dans la zone N&E.

Les essences remplaçantes du hêtre quand sa présence est attendue selon le modèle floristique mais non observée sont présentées Tableau 10. Ces essences sont en même temps des espèces favorisées par les plantations forestières, la plupart du temps allochtones (*Castanea sativa*, *Pinus nigra* ssp. *laricio*, *Pinus pinaster*, *Pseudotsuga menziesii*, *Quercus*

rubra, *Robinia pseudoacacia*) ou bien plutôt héliophiles et pionnières (*Betula* sp., *Populus tremula*, *Quercus robur*).

Tableau 8 Variables expliquant la présence ou l'absence du hêtre quand il est prédit par le modèle floristique dans la zone de bordure sud-ouest (n = 3674 relevés). La diminution de la déviance entre un modèle réduit de chacune des variables et le modèle complet est calculée.

Variables	Khi² Wald	p	Effet sur la présence	Diminution de la déviance (%)
constante	138,9	<0,0001	(–)	-
statut de propriété publique	200,8	<0,0001	(+)	5,0
contrainte climatique (probabilités modélisées)	136,6	<0,0001	(+)	3,5
activité de l'humus	79,7	<0,0001	(–)	2,0
traitement en futaie	57,5	<0,0001	(+)	1,4
pente	43,8	<0,0001	(+)	1,1
prédominance d'une essence exotique	16,6	<0,0001	(–)	0,4
reforestation ou substitution d'espèce par plantation	12,5	0,0004	(–)	0,3
alimentation en eau selon la position topographique	10,0	0,0189	(+)	0,2
traitement en taillis	7,1	0,0077	(–)	0,2

Tableau 9 Rôle du contexte sylvicole sur la proportion de bonnes prédictions de la présence du hêtre par le modèle floristique.

Conditions sylvicoles		Proportion de sites occupés parmi les sites à présence prédites (%) zone N&E	zone de bordure sud-ouest
statut de propriété	public	72,3	60,4
	privé	56,8	26,8
traitement en futaie	non	59,4	24,9
	oui	70,1	50,5
prédominance d'une essence exotique	non	67,2	41,7
	oui	42,5	20,7
reforestation ou substitution d'espèce par plantation	non	68,8	39,2
	oui	44,1	30,3
traitement en taillis	non	66,3	41,4
	oui	39,5	13,7

Tableau 10 Espèces remplaçant le hêtre dans les sites où le modèle flore prédit sa présence mais dont il est actuellement absent, dans la zone limite sud-ouest (n = 23205).

	Parmi les sites où la présence de hêtre est prédite par la flore	
Espèces	**fréquence dans la zone sud-ouest (%)**	**ratio des fréquences d'espèces dans les sites où le hêtre est absent sur celles où il est présent**
Robinia pseudoacacia	0,5	12,6
Populus tremula	0,3	6,3
Pinus nigra ssp. laricio	1,2	5,7
Betula sp. (incl. pendula et *pubescens)*	3,9	4,4
Pinus pinaster	1,6	3,0
Castanea sativa	7,2	2,6
Quercus robur	24,6	2,1
Quercus rubra	0,6	1,7
Pseudotsuga menziesii	2,0	1,6
Carpinus betulus	1,0	1,2

4. Discussion

Le résultat principal est que la composition des communautés végétales indique une aire potentielle de présence du hêtre plus étendue que l'aire de distribution actuelle, dans la zone de bordure sud-ouest de la France. Cette différence peut être attribuée à trois causes : un biais possible du modèle, une recolonisation et donc une réoccupation postglaciaire de la niche climatique plus rapide chez les espèces du sous-bois comparées au hêtre, à cause de limitations variables de la dispersion, et des effets anthropiques sur la présence de l'espèce.

La qualité du modèle floristique dans la zone N&E est bonne, et apparaît même légèrement meilleure que celle du modèle climatique. Cette zone, utilisée pour calibrer le modèle, englobe largement la gamme de conditions d'humidité et de température du sud-ouest. De plus, il a été montré que la niche, au moins édaphique, des espèces herbacées est stable entre l'Est et l'Ouest de la France (Coudun & Gégout, 2005a). Ainsi, il n'y aucun signe évident de biais du modèle floristique qui pourrait conduire à une surestimation de la présence modélisée du hêtre, dans la zone de bordure.

Il est difficile d'attribuer les différences observées entre les limites actuelles de la distribution du hêtre et celles de son aire potentielle à une recolonisation moins avancée que celle de la flore de sous-bois. Des refuges glaciaires du hêtre ont été identifiés à proximité de notre zone sud-ouest d'étude (Magri et al., 2006), dans le nord de la péninsule Ibérique et dans les Alpes de l'Ouest. Les mêmes auteurs ont montré qu'à environ 1000 ans BP, le hêtre avait déjà atteint son extension maximale, très similaire de celle d'aujourd'hui. Enfin, nous observons dans notre étude que les principales espèces associées à la présence du hêtre dans les plaines françaises sont tolérantes à l'ombre ou sciaphiles, comme le hêtre lui-même. De plus, un grand nombre de ces espèces accompagnant le hêtre sont indicatrices de forêts anciennes (Wulf, 1997), comme *Anemone nemorosa*, *Carex sylvatica*, *Galium odoratum*, *Lamiastrum galeobdolon*, *Luzula pilosa*, *Melica uniflora*, *Milium effusum* ou *Oxalis acetosella*, qui colonisent les milieux particulièrement lentement (Bossuyt et al., 1999). Ainsi, ces espèces ont peu de chance de coloniser le front de migration plus rapidement que le hêtre. C'est pourquoi leur présence dans des sites d'absence du hêtre indique bien une disparition de *F. sylvatica*.

La surface relative de forêt potentiellement concernée par la disparition du hêtre dans la marge sud-ouest est au moins deux fois supérieure à celle de la zone N&E. Le facteur gestion est le plus explicatif de l'absence du hêtre lorsque l'espèce est prédite par la flore. Sur six variables de gestion testées, quatre sont significatives : statut de propriété, traitement sylvicole (futaie/taillis), la plantation forestière et l'utilisation d'essences exotiques.

Le statut de propriété est le facteur principal que nous avons identifié. Les forêts publiques en France sont des forêts anciennes, alors que la moitié des forêts privées sont issues d'une recolonisation récente d'anciennes terres agricoles, durant les deux derniers siècles. Le cycle d'exploitation est en moyenne plus long dans les forêts publiques. Les tendances historiques ont conduit ces forêts à contenir un volume de bois par hectare plus important (en moyenne 19% en France). Ces trois caractéristiques ont favorisé le hêtre, espèce de fin de succession. Dans le sud-ouest des plaines françaises, 80% des points inventoriés par l'IFN sont des forêts privées, beaucoup plus que dans la zone N&E (59%). Cette forte proportion explique en partie pourquoi le hêtre est aussi souvent absent des sites potentiels de la zone limite.

Le régime de sylviculture présente un impact significatif sur la présence du hêtre. Les effets positifs du traitement en futaie et négatif du taillis que nous observons sont en accord avec ce que nous connaissons du comportement du hêtre. L'espèce a une faible capacité à rejeter de souche après une coupe ce qui l'élimine progressivement des taillis. La futaie permet d'éviter une intensité lumineuse trop forte au sol, connue pour être limitante pour sa régénération (Peltier et al., 1997 ; Emborg et al., 1998 ; Tognetti et al., 1998).

La plantation forestière tend à éliminer le hêtre des sites favorables, pour des raisons de valeur économique et de succès d'établissement plus faibles que pour les essences à plus forte valeur et héliophiles. Cet effet de reforestation et de régénération artificielles est illustré par la liste d'espèces remplaçant le hêtre dans ses sites potentiels. La plupart de ces espèces sont clairement des essences de plantation, souvent exotiques, comme *Pseudotsuga menziesii* ou *Quercus rubra*. Elles ont été longtemps favorisées par les grands programmes de plantation du gouvernement de la seconde moitié du 20ème siècle. Certaines espèces sont natives de France mais ont été largement répandues par l'homme dans les périodes précédentes, comme *Pinus pinaster* ou *Castanea sativa*. Dans certains cas, des espèces autochtones sont observées à la place du hêtre. Cela pourrait résulter d'un faible succès de la régénération des peuplements de hêtre ou bien correspondre à une récente recolonisation naturelle d'anciens terrains agricoles, où le hêtre ne s'est pas encore installé. Nous devons noter que *Quercus robur* est une espèce de remplacement du hêtre dans nos résultats, alors que *Quercus petraea* ne l'est pas.

En plus de ces facteurs de gestion, la disparition du hêtre est également corrélée à l'intensité de la contrainte climatique, et à certaines conditions topo-édaphiques. Plus les sites sont climatiquement contraints, et plus souvent le hêtre est absent alors que la flore prédit sa présence. Une interprétation possible est que le choix du forestier conduit à uns contraction de l'étendue de la distribution de l'espèce. Là où les conditions macro- et microclimatiques se dégradent, l'indice de croissance diminue (Seynave et al., 2008), la vulnérabilité augmente probablement et le forestier est poussé à remplacer le hêtre par une autre essence, plus

productive, bien avant que le hêtre n'atteigne la limite de sa distribution. Selon nos résultats, *Fagus sylvatica* est mieux préservé sur les pentes plutôt que sur les zones planes. Cela pourrait être lié à une diminution globale de l'intervention du forestier ou du propriétaire dans les pentes, pour des raisons d'exploitabilité plus faible, conduisant à une élimination moins importante du hêtre dans ces zones de pentes.

Un autre résultat intéressant du modèle floristique est que l'aire potentielle dans le sud-ouest est plus étendue et que le grain de la probabilité modélisée est plus fin que dans les sorties du modèle d'enveloppe climatique classique. Deux raisons peuvent expliquer cela. Premièrement, bien que la densité de points est la même pour la construction des deux modèles (environ 1 point pour 100 ha de forêt), ils représentent des échelles différentes en termes de processus écologiques. Les données climatiques sont moyennées sur des grilles de 1x1 km, alors que les données floristiques sont représentatives de 700 m². Ainsi, ces dernières peuvent capturer les variations microclimatiques contrairement aux données climat. Deuxièmement, comme la végétation du sous-bois répond bien aux variations de conditions du sol, le modèle floristique intègre une part de la relation entre la présence du hêtre et les paramètres édaphiques comme par exemple le statut nutritif ou les contraintes hydriques, alors que le modèle climatique ne le peut pas. Cependant, comme le hêtre est présent sur une large gamme de conditions de sol (Leuschner et al., 2006), nous pensons que le facteur nutrition joue un rôle secondaire dans la qualité de notre modèle.

Notons que notre approche, basée sur une description locale par la flore, se limite aux forêts actuelles. L'aire potentielle de l'espèce pourrait englober des zones actuellement en culture ou en prairies.

Le facteur anthropique est apparu comme expliquant majoritairement l'absence du hêtre dans sa zone limite, dans le sud-ouest de la France. Les travaux visant à mieux comprendre la réponse du hêtre aux changements climatiques, basés sur l'étude de la niche réalisée, sont probablement affectés. Cependant, si le décalage entre aire potentielle et aire observée est important en termes de surface forestière, le pouvoir explicatif de nos analyses est modéré. Des variables non testées pourraient expliquer la part de variabilité restante.

Chapitre II. Compensation locale de la contrainte climatique

1. Introduction

L'approche de modélisation de niche utilise la plupart du temps des données à faible représentativité et résolution spatiales (Araujo *et al.*, 2005), dans lesquelles chaque information unitaire est plus ou moins représentative d'une surface constante, représentée par une maille. Les données climatiques utilisées sont souvent issues de techniques de krigeage à partir de séries chronologiques de paramètres mesurés sur un nombre limité de stations météorologiques. Ces données ne peuvent ni capturer tous les effets topographiques locaux ni l'effet de l'exposition, alors que nous savons pertinemment qu'ils influencent le microclimat et, par conséquent, la performance de chaque espèce. Svenning & Skov (2004) ont montré de très faibles taux d'occupation actuelle (< 50 %) des niches climatiques modélisées à partir de données d'atlas, et ce pour de nombreuses espèces d'arbres. Les auteurs ont conclu à des problèmes de limitation de la dispersion des espèces, mais Welk & Bruelheide (2006) mettent en cause l'effet déterminant de la résolution spatiale des données.

Les résolutions et représentativités spatiales de ces données pourraient être augmentées par l'intégration de facteurs locaux tels que le sol, la topographie et les caractéristiques du peuplement, fournissant ainsi une meilleure description écologique pour chaque occurrence relevée de l'espèce. Cela pourrait améliorer significativement les résultats de prédiction des modèles. Tatsuhara & Antatsu (2007) ont modélisé la proportion de *Fagus crenata* dans le peuplement, à partir de la topographie, et des conditions hydrologiques et de lumière. Les résultats de modélisation ont été sensiblement améliorés par rapport à un simple modèle climatique. Dans une autre étude menée par Coudun et al. (2005), un modèle de distribution d'*Acer campestre* en France a été construit en intégrant des variables de sol. Ces variables locales peuvent agir sur la présence de l'espèce en interaction avec le climat, notamment sous des contraintes climatiques fortes. Les conditions locales peuvent limiter les effets de la sécheresse en réduisant l'évapotranspiration. Un tel phénomène a été suggéré pour le hêtre dans le pourtour méditerranéen en France (Thiebaut et al., 1978 ; Thiebaut, 1982), où les brouillards, supposés dépendant de la topographie, peuvent représenter des compensations locales de la sécheresse. Lennon et al. (2002) ont déterminé des facteurs clés compensant les conditions défavorables pour de nombreuses espèces d'arbres d'Alaska. Les compensations locales ont potentiellement une grande importance aux marges des aires de répartition, car elles fournissent des conditions favorables au maintien d'îlots de présence à l'extérieur du cœur de l'aire, qui deviennent des îlots diffus de résistance de l'espèce lors de phénomènes de régression d'aire de répartition, dans le contexte des changements climatiques.

Nous avons vu à travers le cas du hêtre dans le Chapitre I de la Partie I qu'aux marges de la distribution d'une espèce la gestion forestière pouvait conduire à une diminution significative de sa présence plus qu'au cœur de l'aire. Comme les approches actuelles de modélisation des aires de répartition futures considèrent uniquement la présence observée de l'espèce pour la calibration des modèles, des îlots de présence potentielle ne sont pas pris en compte lors de l'étape de calibration. Par conséquent, nous supposons que les projections des présences futures sont sous-estimées. Comps (1972) souligne l'importance des conditions locales sur la limite potentielle du hêtre dans le sud-ouest de la France. Comme cette zone est composée de gradients climatiques faibles et réguliers, une transition spatiale des isolignes de température suite à des changements climatiques concernerait de très vastes superficies, comparativement à d'autres marges comme la zone sud-est de la France où les gradients sont beaucoup plus abrupts.

Toujours dans le Chapitre I, nous avons observé que la disparition du hêtre, c'est-à-dire la différence entre la présence potentielle modélisée et la présence observée, se situait essentiellement dans des zones de très faibles probabilités modélisées par notre modèle climatique. L'élimination de l'espèce se fait par conséquent principalement en dehors de son enveloppe climatique, où des compensations locales lui permettraient de se maintenir. Notre objectif est d'identifier les principales variables locales compensant les contraintes climatiques dans les plaines françaises, à partir des sites de disparition de l'espèce détectés par le modèle floristique. La connaissance des facteurs de compensation locale des contraintes climatiques dans les marges sud de l'aire de répartition et agissant à l'échelle biogéographique permettrait de construire des aires de répartition sous climats futurs plus en accord avec les potentialités locales du hêtre.

2. Méthode

Un facteur de compensation peut-être défini comme étant un facteur écologique atténuant les contraintes provoquées par un autre facteur écologique, ce qui peut ainsi augmenter les potentialités de présence d'une espèce et donc sa distribution potentielle. Pour qu'un facteur écologique soit susceptible de compenser un facteur de contrainte, l'interaction entre ces deux facteurs doit donc être significative. Les facteurs aggravants sont détectables de la même façon : interaction entre deux facteurs, l'un diminuant les potentialités de présence d'une espèce en limitant l'effet positif de l'autre.

Dans notre cas, la contrainte étudiée est climatique et est représentée par la probabilité du modèle climatique (Chapitre I) et les facteurs de compensation que nous testons sont les variables topo-édaphiques relevées dans les données de l'IFN. Nous avons tenté de mettre en relation la présence du hêtre avec le gradient de contrainte climatique et les conditions topo-édaphiques. Nous avons retenu la présence potentielle du hêtre modélisée par

l'approche floristique, car elle permet de prendre en compte les sites de disparition du hêtre liée à l'homme, principalement situés dans les zones les plus propices à l'identification de compensations locales de la contrainte climatique. Nous avons cependant vérifié que les résultats demeuraient stables en utilisant uniquement la présence observée.

Les compensations de la contrainte climatique ont tout d'abord été identifiées en utilisant une régression logistique dans les plaines françaises (altitude ≤ 350 m, n = 52 984) expliquant la présence potentielle du hêtre par le climat (probabilité climatique modélisée), les variables topo-édaphiques et les interactions entre la contrainte climatique et ces variables locales. Nous avons utilisé une procédure de sélection pas-à-pas de type *stepwise* et n'avons conservé que les variables significatives ($p<0,05$) et non corrélées entre elles (coefficient de corrélation de Pearson $\rho<0,4$). Nous avons ensuite représenté les principaux effets locaux expliquant la présence potentielle du hêtre en fonction du niveau de contrainte climatique pour déterminer si l'effet de la variable s'amplifiait sous cette contrainte ou s'il ne s'exprimait que sous la contrainte. Pour cela nous avons représenté le long du gradient de contrainte climatique la variation relative de la valeur prédite par la régression logistique, entre un modèle soustrait de l'effet local et un modèle complet. Nous avons également représenté la même variation relative en fonction de la variable locale elle-même, pour un climat favorable et un climat défavorable, afin de déterminer si l'effet de la variable de compensation sur la présence potentielle de l'espèce était linéaire ou complexe. Le seuil de la probabilité fixé pour distinguer climats favorable et défavorable pour le hêtre est la valeur P_{fair} utilisée dans le paragraphe 2 du Chapitre I et déterminée par la méthode sensibilité-spécificité dépendante. L'ensemble des analyses statistiques est réalisé avec le logiciel SAS/STAT® (version 9.2).

3. Résultats

La régression logistique a identifié des variables locales expliquant très significativement la présence potentielle du hêtre, et leurs interactions avec le climat. Le Tableau 11 résume les résultats de la régression. Le R^2_N a atteint 0,35 et l'AUC 0,81, ce qui témoigne de la pertinence des variables significatives. Le Khi² du test d'adéquation de Hosmer et Lemeshow était égal à 519,8 ($p<.0001$). Toutes les variables topo-édaphiques significatives pour un effet simple ne l'étaient pas toujours en interaction avec le climat.

Concernant les effets simples, l'indicateur climatique (**PClim**) est apparu comme la variable la plus significative et la diminution relative du R^2_N résultant de sa suppression du modèle correspondait à la plus forte valeur. Les humus (**Hum**) de types oligomull, dysmull, hemimoder et eumoder, présentant une activité biologique intermédiaire, influencent positivement et de façon importante la présence potentielle du hêtre, les humus extrêmes

pouvant diviser par deux la valeur de probabilité modélisée. Toujours par ordre décroissant d'importance et de significativité des effets simples, la réserve maximale en eau du sol (**RU**) agit positivement sur la présence du hêtre, le rayonnement local (**Rayo**) et les affleurements rocheux (**AffR**) négativement. Le rayonnement local se structure selon un axe d'exposition nord-sud ce qui explique que la variable « exposition » n'ait pas été ajoutée au modèle (corrélation de 0,75 entre les deux variables).

Trois de ces variables (**RU**, **Hum** et **Affr**) ont présenté une interaction significative avec le climat. Les variations de la valeur prédite par la régression ont été plus importantes dans les sites contraints (Fig. 12a), indiquant que chacune des trois variables correspondait principalement à des effets en conditions limites. Ces variations représentées le long de la gamme de valeurs de chaque variable locale, en distinguant les sites climatiquement contraints des non contraints (Fig. 12b), nous ont permis d'identifier trois types d'effets locaux. Le premier est représenté par **RU** qui montre un effet inverse sur la présence potentielle du hêtre selon la valeur de l'indicateur climatique. Les fortes valeurs de réserves en eau agissent positivement sur la présence de l'espèce sous contrainte climatique et négativement sous climat favorable, et réciproquement pour les faibles valeurs de **RU**. Le deuxième concerne le type d'humus (**Hum**), qui agit de manière semblable sur la présence du hêtre selon le type de climat. Les valeurs intermédiaires de **Hum** ont un effet positif et les valeurs extrêmes un effet négatif. Cependant, pour les sites climatiquement contraints, nous observons une amplification des variations relatives de la valeur prédite, par rapport aux sites climatiquement non contraints. Enfin, la dernière variable correspond à l'affleurement rocheux (**AffR**), pour lequel le seul effet visible est une diminution de la valeur prédite lorsque son recouvrement augmente. La variation de la valeur prédite sous climat non contraint semble très limitée.

Les variables locales identifiées par la même méthode mais en utilisant la présence observée de l'espèce étaient identiques, et leur importance relative très semblable.

Tableau 11 Régression logistique identifiant les variables locales et les interactions variables locales × climat déterminantes pour les potentialités de présence du hêtre dans les plaines de France (altitude ≤ 350 m, n = 52 984).

Variables agissant sur la présence potentielle du hêtre	Khi² de Wald	p	Coefficients	Diminution du R^2_N (%)
constante	921,0	<,0001	–4,01	-
PClim (probabilité climatique modélisée)	1805,0	<,0001	7,2	11,6
Hum (type d'humus, gradient d'activité croissante)	704,0	<,0001	0,080	4,2
Hum²	715,1	<,0001	–0,088	
RU (réserve maximale en eau du sol)	504,6	<,0001	0,011	2,9
Rayo (rayonnement local)	52,3	<,0001	–0,0074	0,3
AffR (affleurement rocheux)	14,9	0,0001	–0,12	< 0,1
Pclim x **RU**	551,6	<,0001	–0,027	3,1
Pclim x **Hum**	21,5	<,0001	0,13	0,1
Pclim x **AffR**	9,9	0,0016	0,26	< 0,1

a)

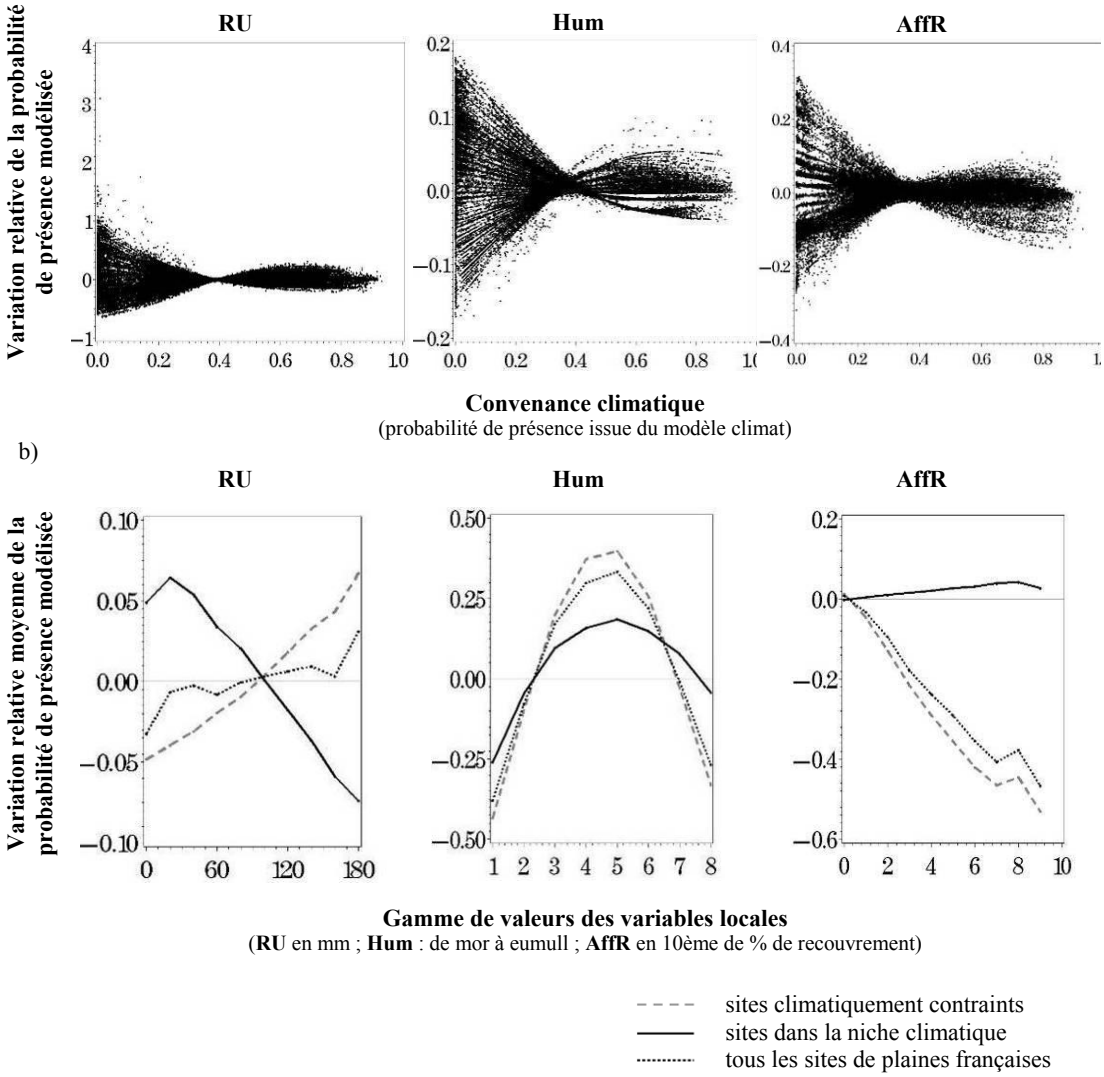


Fig. 12. Effets des interactions entre variables locales de compensation et indicateur de contrainte climatique sur la présence du hêtre dans les plaines françaises. Variations relatives de la probabilité de présence modélisée après introduction d'un terme d'interaction : A) le long du gradient de contraintes climatiques ; B) le long de la gamme de valeur de la variable de compensation en question – Nous avons considéré les variations positives sous climat défavorable comme la conséquence d'une compensation locale et les variations négatives sous climat favorable comme résultant d'une contrainte locale.

4. Discussion

La régression logistique nous a permis d'identifier les variables caractérisant les exigences écologiques locales du hêtre de plaine, et celles cruciales par leurs effets compensateur ou amplificateur de contraintes climatiques. Nous savons que le hêtre est une espèce particulièrement sensible à ces contraintes. Sa croissance peut notamment fortement varier en fonction de la réserve en eau du sol, même à l'état de jeunes plants (Madsen, 1995; Nielsen & Jorgensen, 2003). Nous avons observé que les fortes valeurs de RU compensaient la contrainte climatique et représentaient une contrainte locale sous climat favorable. Les fortes valeurs de réserves en eau peuvent être liées à l'hypoxie du sol et à l'ennoyage, représentant des contraintes pour le hêtre. De faibles valeurs de RU augmentent la contrainte

générale pour le hêtre dans les sites climatiquement défavorables, essentiellement représentés par de forts déficits pluviométriques. Cela concorde avec la signification de la probabilité climatique, qui représente un gradient de température et de sécheresse au cours de la saison de végétation. Les classes extrêmes d'activité de l'humus pourraient diminuer la compétitivité du hêtre relativement à d'autres espèces, comme cela est souvent évoqué dans la litérature. Le gradient d'activité se structure sur un gradient d'acidité du sol (Leuschner & al., 2006), avec une relation négative entre les deux variables. Si l'optimum et la gamme de l'humus pour le hêtre sont sensiblement les mêmes quel que soit le niveau de contrainte du climat, les valeurs intermédiaires voient leur effet positif sur la présence potentielle de l'espèce s'accroître sous cette contrainte. L'activité biologique du sol représente donc une compensation de la contrainte climatique. Ce facteur est relié à la fertilité chimique et aux conditions de température et d'humidité du milieu. Il est donc probable qu'il représente un facteur indirect de compensation de contraintes. Les valeurs extrêmes de la gamme semblent par contre agir comme des conditions aggravantes pour le hêtre en limite climatique. Enfin, l'affleurement rocheux correspond à un facteur aggravant des contraintes climatiques et non à un facteur de compensation, car il limite les potentialités du hêtre en conditions climatiques défavorables. L'effet responsable est indépendant de RU, intégrée dans le modèle, et pourrait correspondre à une contrainte physique d'enracinement et donc à une limitation de l'exploration racinaire, cruciale pour la nutrition hydrique en conditions de sécheresse.

5. Conclusion

L'étude des exigences écologiques locale du hêtre à travers les bases de données d'inventaire de l'IFN nous a permis de définir les conditions topo-édaphiques influençant la présence de l'espèce. Nous avons observé des interactions significatives de ces conditions avec le climat, révélant une répartition locale du hêtre complexe lorsque l'on considère sa situation sur un gradient cœur – marge de sa niche climatique. Les fortes réserves en eau du sol apparaissent comme un moyen pour le hêtre de limiter significativement les effets de la forte sécheresse climatique, mais agissent négativement dans les situations climatiques optimales. La modélisation classique d'enveloppe climatique apparaît donc insuffisante pour bien rendre compte des limites d'aire des espèces, même si le facteur climatique est considéré comme le facteur dominant pour en expliquer l'occurrence (Woodward, 1987 ; Davis & Shaw, 2001). Il convient donc d'intégrer dans les travaux de modélisation de présences actuelle et future des espèces des variables topo-édaphiques dont les interactions avec le climat définissent des situations de compensation ou d'aggravation des contraintes climatiques pour la présence des espèces. Ces situations sont d'autant plus cruciales dans les zones de marges des aires de répartition, où la réponse des espèces au changement climatique pourrait être modifiée.

Partie II Processus démographiques et de croissance

Dans cette partie, nous avons étudié le comportement des hêtraies limites selon trois principaux aspects : la régénération de l'espèce dans les peuplements, sa croissance radiale et en hauteur, et l'état de santé des houppiers. Pour cela nous avons utilisé les données recueillies dans notre réseau de 86 placettes d'étude réparties dans le sud-ouest de la France, en plaine. Pour la croissance radiale, les données dendrométriques de l'IFN ont également été considérées.

Chapitre I. Données hêtraies limites

1. Echantillonnage

Notre plan d'échantillonnage, structuré sur les facteurs de déficit pluviométrique estival, température annuelle et réserve maximale en eau du sol est présenté Tableau 12. Nous avons pu échantillonner des hêtraies bien constituées (proportion de hêtre >40%) en conservant un plan d'échantillonnage proche de celui d'origine. Cela a permis d'étudier la croissance du hêtre là où cela était impossible avec les données de l'IFN. En dehors des trois facteurs de contrôle dans l'échantillon, les 86 sites de la zone de bordure de plaine sud-ouest couvrent de vastes gammes de conditions édaphiques ; le pH du sol varie entre 3,7 et 7,9 et les types d'humus vont du mor à l'eumull. Les extrêmes de latitude sont N 43°04' et N 48°28', et de longitude E 2°53' et W 3°33'. Nous avons échantillonné en forêts soumise et privée.

Tableau 12 a) Fréquence (%) des peuplements de hêtre dans l'échantillonnage « hêtraies limites » du sud-ouest de la France, basé sur 18 classes combinant le déficit pluviométrique d'été, la température annuelle et la réserve utile en eau du sol. n = 86. b) comparaison avec le même plan dans les données IFN d'origine (n = 602). En grisé : les fréquences pour les fortes réserves en eau (≥90 mm) ; non-grisé : les faibles réserves (<70 mm).

a)

Température annuelle	**Déficit pluviométrique estival**						Sous-total
	Faible (<179 mm)		Intermédiaire (179 à 200 mm)		Fort (≥200 mm)		
Faible (<135 °C)	4,32	22,74	0,94	9,77	0,94	3,01	41,73
Intermédiaire (135 à 142 °C)	0,56	0,75	8,65	3,01	14,85	10,71	38,53
Forte (≥142 °C)	3,38	6,77	0,94	3,57	4,51	0,56	19,74
Sous-total	8,27	30,26	10,53	16,35	20,30	14,29	100
Sous-total	34,59		26,88		38,53		

b)

Température annuelle	**Déficit pluviométrique estival**						Sous-total
	Faible (<179 mm)		Intermédiaire (179 à 200 mm)		Fort (≥200 mm)		
Faible (<135 °C)	7,50	15,00	1,25	8,75	0,00	3,75	36,25
Intermédiaire (135 à 142 °C)	1,25	3,75	1,25	2,50	7,50	10,00	26,25
Forte (≥142 °C)	1,25	12,50	2,50	11,25	6,25	3,75	37,50
Sous-total	10,00	31,25	5,00	22,50	13,75	17,50	100
Sous-total	41,25		27,50		31,25		

La sélection des sites d'étude sur le terrain est soumise à plusieurs critères : homogénéité locale des conditions topo-édaphiques et du régime de sylviculture, absence de perturbation récente forte, proportion du hêtre dominant dans le peuplement supérieure à 40% (critère satisfait pour 91% des sites, proportion moyenne de 68%), une dizaine d'arbres convenant à une étude de croissance radiale, et présence de hêtres fructifiant. Les observations ont lieu pendant la saison de végétation, du mois de juin à septembre 2007 et 2008. Des placettes circulaires composées de deux unités concentriques de 15 m de rayon (700 m²) et de 11,3 m de rayon (400 m²) sont délimitées. Cinq placeaux circulaires de 0,8 m de rayon (2 m²) sont répartis sur le périmètre de la sous-unité de 400 m², systématiquement et régulièrement, avec le premier placeau en direction du Nord par rapport au centre de la placette (Fig. 13).

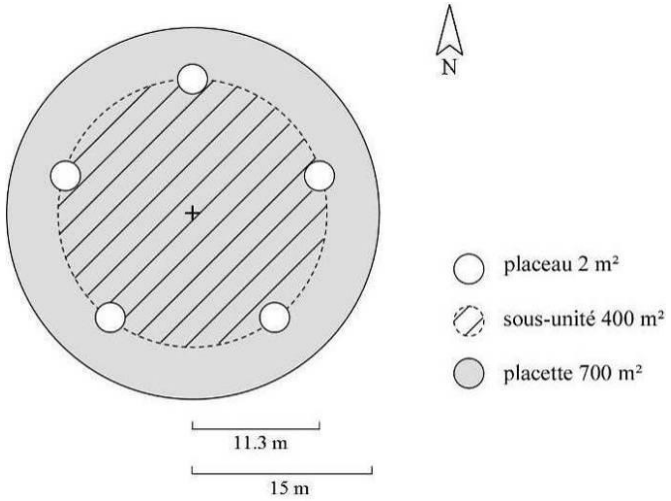
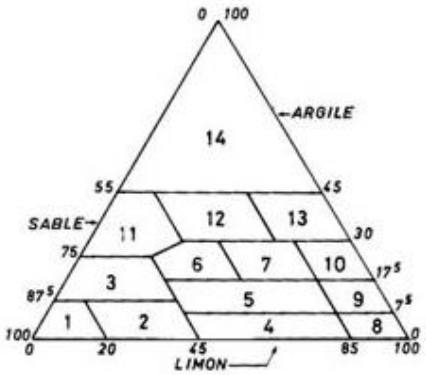


Fig. 13. Schéma d'une placette d'étude de l'échantillonnage « hêtraies limites »

2. Descriptions écologiques

La topographie (pente, exposition, position topographique et alimentation en eau selon le contexte topographique) est relevée sur la plus grande surface. Une description pédologique de chaque horizon sur la placette de 400 m² permet d'identifier la texture (selon Jamagne, 1967, Fig. 14), la structure, la compacité, l'épaisseur, la couleur (selon Munsell, 1954), la charge en cailloux, la présence d'hydromorphie, de CaCO3, la profondeur d'obstacles à l'enracinement (dalle ou forte compacité) et de décrire des profils racinaires pour les racines fines, dont l'abondance est notée en quatre classes d'abondance. Nous avons estimé la réserve utile en délimitant la profondeur maximale de prospection racinaire et en affectant des coefficients de texture pour la réserve utile à chaque texture, selon Baize et Jabiol (1995) (Tableau 13 ; Eq. 6). Le recouvrement relatif des affleurements rocheux est noté. Le type d'humus, le recouvrement et l'épaisseur de chaque horizon organique (OLn : litière nouvelle, OLv : litière vieille, OF : horizon de fragmentation, OH : horizon humifère)

sont déterminés. Des échantillons de sols sont prélevés systématiquement à des profondeurs de 0-5 cm et 10-20 cm. Des analyses chimiques sont ensuite effectuées sur l'horizon superficiel: pH (pH_{eau} et pH_{KCl}), concentrations en cations échangeables, en phosphore, en matière organique, carbone organique et azote total et une teneur en eau résiduelle à 105°C) et nous permettent de calculer la capacité d'échange cationique, le taux de saturation du sol. Une analyse granulométrique est réalisée sur les échantillons prélevés entre 10 et 20 cm de profondeur. Les analyses chimiques et granulométriques des 86 sols sont réalisées par le Laboratoire d'Analyses des Sols de l'INRA d'Arras.



1. *Sable*; 2. *Sable limoneux*; 3. *Sable argileux*; 4. *Limon léger sableux*; 5. *Limon moyen sableux*; 6. *Limon sablo-argileux*; 7. *Limon argilo-sableux*; 8. *Limon léger*; 9. *Limon moyen*; 10. *Limon argileux*; 11. *Argile sableuse*; 12. *Argile* ; 13. *Argile limoneuse*; 14. *Argile lourde.*

Fig. 14. Diagramme des textures (d'après Jamagne, 1967).

Tableau 13 Correspondance texture – coefficient de texture utilisée pour l'estimation de la réserve utile, selon Baize et Jabiol (1995).

Texture (Jamagne, 1967)	Coefficient de texture pour la réserve utile ($mm.cm^{-1}$)
Sableuse	0.70
Sablo-limoneuse	1.00
Sablo-argileuse	1.35
Limoneuse	1.75
Limono-sableuse	1.50
Limono-argileuse	1.95
Argileuse	1.75
Argilo-sableuse	1.70
Argilo-limoneuse	1.80

Eq. 6

$$Réserve\ utile = \sum_{i=1}^{n} \frac{\text{charge en cailloux}}{100} \times épaisseur_{horizon} \times coefficien\ t\ de\ réserve\ utile$$

pour *n* horizons prospectés

3. Relevés de végétation

Les relevés floristiques sont effectués sur la sous-unité de 400 m². Un inventaire exhaustif des espèces ligneuses, herbacées et des mousses terricoles est mené. Pour chaque strate de végétation verticale (strates arborescente, arbustives haute et basse, herbacée : ≥ 7,0 ≥ 2,0 ≥ 0,3 > 0 m et strate muscinale ; Fig. 15), nous avons affecté un coefficient de Braun-

Blanquet (Braun-Blanquet, 1964) pour indiquer le recouvrement de chaque espèce. A partir de ces inventaires floristiques, les valeurs indicatrices moyennes d'Ellenberg pour la lumière, la continentalité, la température, l'humidité, le pH du sol et l'azote (Ellenberg, 1992) sont calculées.

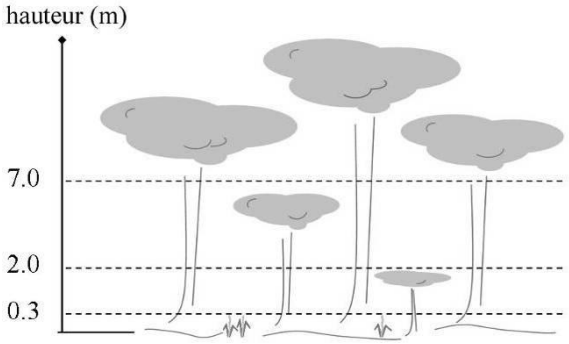


Fig. 15. Strates de végétation utilisées pour l'inventaire floristique de la sous-unité de 400 m², selon la hauteur de la végétation. Strate herbacée < 0.3 m ; arbustive basse 0.3 – 2.0 m ; arbustive haute 2.0 – 7.0 m ; arborescente ≥ 7.0 m.

4. Régénération naturelle du hêtre

Dans notre étude, la densité de fruits (cupules) produits et la densité de plantules représentent la capacité de régénération naturelle du hêtre. La densité de cupules ne reflète pas la densité de faînes viables et ne prend pas en compte la perte de graines par prédation. Ainsi la capacité de régénération, par la densité de fruits, est surestimée dans certains sites. La densité de cupules est estimée pendant la campagne de terrain de 2007 ce qui correspond aux cupules produites en 2006. Seuls 71 sites sont concernés par ce comptage. Nous n'excluons pas la possibilité que des cupules de 2005, restantes à cause de faibles vitesses de dégradation, soient aussi comptabilisées. Cependant, ces faibles vitesses concernent plutôt les sols les plus acides et peu de fruits relativement à la production de 2006, la faînée de 2005 ayant été médiocre. Les densités sont estimées dans les cinq placeaux de 2 m² de chaque placette.

Nous avons comptabilisé les cupules sur des surfaces variables et progressives selon le nombre de cupules observées, dans le but satisfaire à la représentativité de nos estimations. La surface utilisée dans le placeau est 0,25 m² quand le nombre de fruits est supérieur à 50 pour 0,25 m², 0,5 m² quand il se situe entre 10 et 50 pour 0,5 m², et 1 m² pour des valeurs inférieures à 10 cupules pour 0,5 m². Les densités de plantules de moins de 0,3 m sont estimées sur toute la surface du placeau (2 m²). Pour chaque placeau, la distance du hêtre fructifiant le plus proche, son diamètre, ainsi que le recouvrement et le nombre de hêtres dans chaque strate et enfin le recouvrement de la végétation toutes espèces confondues par strate sont déterminés.

5. Mesures dendrométriques et état de santé du hêtre

Les taux de recouvrement de chaque strate de végétation toutes espèces confondues, du sol nu sont relevés sur la sous-unité de 400 m². A partir de ces recouvrements, nous avons calculé un indice de luminosité au sol, en additionnant les recouvrements relatifs des strates arbustives basse, haute et arborescente. Le recouvrement des perturbations naturelles et anthropiques (Tableau 14) et le recouvrement global des perturbations sont relevés sur la même surface. La structure du peuplement (régime sylvicole appliqué) est notée.

Tableau 14 Perturbations naturelles et anthropiques relevées sur les placettes d'étude « hêtraies limites ». Recouvrement en proportion de surface relative à la surface de la sous-unité (400 m²).

Perturbations naturelles et anthropiques		
Tas de bois mort	Fossé ou dépression humides	Culée d'arbre chablis (hors dépression)
Grosse souche (diamètre > 0,5 m)	Fossé ou dépression secs	Talus ou butte (hors chablis)
Rocher	Boutis de sanglier	Rémanents (hors tas de bois)
Chemins, sentiers et coulées	Trouée dans la canopée	Tas de pierres
Place à feu, rond de charbonnière	Tronc d'arbre (chablis)	Ruisseau
Ornière et piste de débardage	Houppier au sol	

Nous avons réalisé un inventaire des circonférences à 1,3 m de hauteur sur la placette de 700 m² pour les individus ayant un diamètre de plus de 7,5 cm de diamètre. Ceci permet le calcul d'une surface terrière par espèce et totale, d'une proportion de surface terrière de hêtre (total ou dominant) et d'arbres selon leur statut de dominance, d'un diamètre moyen des arbres dominants, d'un diamètre moyen par espèce, ainsi que du nombre d'individus (total ou dominant) pour chaque espèce d'arbre.

Les six plus gros arbres en diamètre (Duplat, 1989) sont sélectionnés sur la placette de 700 m² pour estimer la hauteur dominante du peuplement, en période hivernale. Les hauteurs de ces six arbres (moyenne de deux valeurs de hauteur dont les mesures se sont faites sur deux axes observateur-arbre perpendiculaires), ainsi que la hauteur de la première grosse branche et hauteur de base du houppier sont mesurées au dendromètre de type vertex.

Nous avons par la suite sélectionné 10 hêtres dominants sur la placette de 700 m² et à proximité pour le prélèvement de carottes de bois à 1,3 m de hauteur et à cœur (Fig. 16), afin d'étudier la croissance radiale des peuplements. Les arbres de lisière, montrant de gros défauts au niveau du tronc (blessures, croissance anormale, fourche, etc…) ou situés dans des conditions micro-locales différentes de celles de la placette ne sont pas retenus. Une estimation de la concurrence en cime (% de la couronne en compétition avec celles des arbres voisins) et des mesures de hauteurs pour chacun des 10 arbres sélectionnés sont effectuées. Par la suite, nous avons estimé leur âge à 1,3 m par le comptage des cernes jusqu'au cœur en laboratoire après interdatation, et calculé un indice moyen de croissance en hauteur (courbe hauteur x âge) pour tous nos sites. Le prélèvement des carottes s'est effectué durant les mois de novembre et décembre 2007 et 2008. Au total 847 arbres et autant de carottes provenant de 85 placettes sont échantillonnés.

a) b)

c)

Fig. 16. Prélèvement d'une carotte de bois sur du hêtre : a) carottage au carotteur thermique, tarière de Pressler 40 cm, rayon intérieur 5 mm ; b) extraction de la carotte de la tarière ; c) vérification visuelle de la proximité du cœur et détection d'éventuelles anomalies (bois pourri, défauts de croissance).

Nous avons calculé le ratio entre la hauteur de chaque arbre et leur hauteur potentielle estimée par un modèle utilisant l'âge de l'arbre, son niveau de compétition et le traitement sylvicole (futaies régulière et irrégulière, futaie sur souche, taillis-sous-futaie, taillis-sous-futaie en conversion). L'indice de compétition est obtenu en calculant la surface terrière totale des arbres dominants ou codominants sur la placette et ayant une surface terrière de même classe que l'individu en question, toutes espèces confondues. 791 arbres sont utilisés. Les résidus de notre modèle linéaire constituent l'indice de croissance en hauteur ($\boldsymbol{Ic_H}$).

L'état de santé des houppiers de hêtre est relevé pour tous les individus dominants et codominants recensés et pour les individus carottés. Le protocole DEPEFEU (Dépérissements Feuillus) du Département Santé des Forêts (DSF) est adapté et permet d'obtenir un indice synthétique (code DEPE) de l'état de santé individuel des hêtres (Tableau 15) et plusieurs indices intégrés à l'échelle du peuplement (Tableau 16 ; Fig. 17). Deux placettes, situées en forêt de Fontainebleau, distantes de 500 m et dont les peuplements ont des âges proches, ont subi une description plus poussée. Un des deux peuplements n'affiche pas de symptômes de

dépérissement, la hauteur dominante y est importante. L'autre est composé de hêtres dépérissants avec des symptômes plus ou moins marqués, mais côtoyant des arbres sains. Des prélèvements de carottes de bois sont effectués sur une dizaine d'arbres sains dans chacun des peuplements et une dizaine d'arbres dépérissants dans le peuplement dépérissant, pour une comparaison des croissances et une estimation des âges. Les hauteurs d'arbres, de première grosse branche et de base du houppier, ainsi que l'état des houppiers sont notés et des relevés de la profondeur d'argile (quand présence) et d'apparition de $CaCO_3$, indiquant la proximité de la dalle calcaire et donc liée à la profondeur du sol, sont effectués.

Tableau 15 Protocole d'observation de l'état de santé des houppiers des hêtres dominants ou codominants, adapté du protocole DEPEFEU du Département Santé des Forêts.

Code DEPE (DEPEFEU adapté)	Symptômes observés
0	Absence de symptôme, ramifications fines très abondantes, houppier opaque
1	Rameaux fins desséchés dans la périphérie, présence de fenêtres disjointes, transparence légère.
2	Branches desséchées dans la moitié supérieure du houppier, transparence moyenne liée à une perte de plus de 50 % des ramifications fines. Echancrures nettes et feuilles en paquets, visualisation partielle du squelette de l'arbre.
3	Plus de 50 % de branches mortes, Visualisation totale du squelette de l'arbre
4	Houppier mort, arbre mort ou moribond.

Tableau 16 Indices de dépérissement calculés à partir des observations de l'état de santé des houppiers des hêtres dominants ou codominants.

Indices de dépérissement calculés
Proportion de surface terrière de hêtre pour chaque code DEPE par rapport à la surface terrière totale de hêtre
Proportion de surface terrière de hêtre ayant un code DEPE ≥ 2 par rapport à la surface terrière totale de hêtre
Proportion de surface terrière de hêtre ayant un code DEPE ≥ 1 par rapport à la surface terrière totale de hêtre
Valeur moyenne des codes DEPE de tous les hêtres du peuplement

Fig. 17. Exemples des dégradations observées dans les hêtraies limites dans les plaines du sud-ouest de la France, et classées à l'aide du protocole DEPEFEU adapté. a) Fenêtres disjointes ; b) transparence moyenne, visibilité partielle du « squelette » de l'arbre, branches desséchées dans la moitié supérieure du houppier ; c) plus de 50% de branches mortes, visibilité du « squelette » de l'arbre ; d) arbre mort ; e) et f) exemples de peuplements de hêtre fortement dépérissants.

6. Mesure des accroissements annuels

Les carottes de bois prélevées ont fait l'objet de mesures en laboratoire. La préparation de ces carottes consiste en un planage en surface, après un trempage pour les saturer d'eau. On enlève une tranche de bois perpendiculairement au fil du bois, à l'aide d'un cutter ou d'un scalpel si nécessaire. Après séchage les carottes sont prêtes à être mesurées (Fig. 18a).

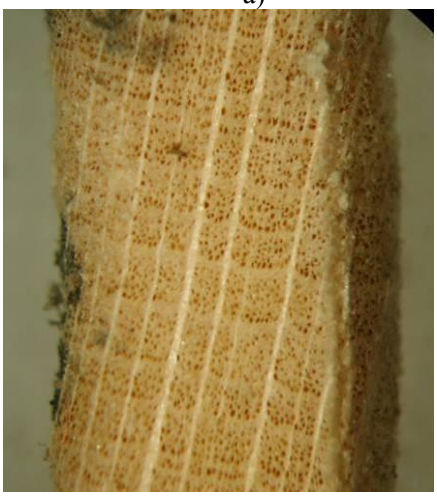
Les mesures des largeurs de cernes ont été réalisées sur une chaîne de mesures dendrométriques, développée par M. Becker dans le laboratoire de Phytoécologie forestière à l'INRA de Champenoux. La lecture de la carotte se fait à travers une loupe binoculaire dont l'image est projetée sur un moniteur. L'image d'un pointeur d'une table à digitaliser se superpose à l'image de la carotte apparaissant sur le moniteur et dans la loupe binoculaire. Grâce à ce système, la distance entre chaque limite de cerne est pointée et enregistrée sur un ordinateur équipé d'un logiciel de saisie, relié à la table à digitaliser (Fig. 18b).

Dans les cas où la carotte de bois ne traverse pas la moelle, l'âge de l'arbre prélevé doit être estimé. Nous utilisons une mire transparente où des cercles gradués concentriques et des rayons sont représentés et sur laquelle la carotte est disposée (Fig. 18d). Les rayons ligneux et la courbure des limites de cernes doivent coïncider avec les cercles et les rayons de la mire (Liu, 1986). Une fois la carotte placée, la distance entre le dernier cerne mesuré et le centre de la mire correspond à la distance au cœur. Le nombre de cernes correspondant à cette distance au cœur est ensuite estimé en utilisant la largeur du cerne moyen pour les cinq derniers cernes mesurés. Ainsi nous obtenons l'âge de l'arbre prélevé à 1,30 m de hauteur.

Après mesure, l'interdatation entres séries permet d'acquérir la certitude qu'un cerne correspond bien à l'année présumée, par la recherche des erreurs de saisie, des faux-cernes ou des cernes manquants, qui entraînent une désynchronisation entre la série de cernes mesurée et la série de référence (Fig. 18c). Elle s'effectue en deux étapes : 1) une chronologie provisoire de référence est construite avec l'ensemble des carottes d'une placette, 2) des années à croissance caractéristique sont recherchées statistiquement par le calcul d'un coefficient de coïncidence annuel.

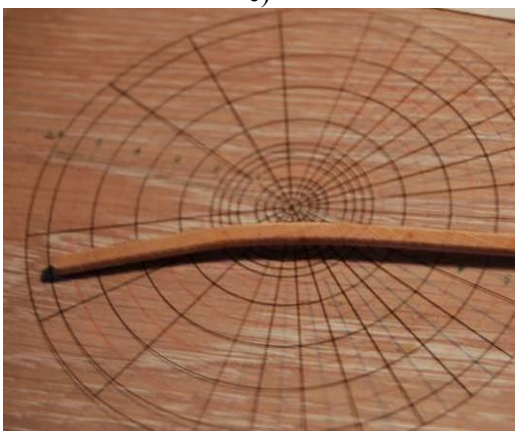
A partir des largeurs de cerne et des distances de chaque cerne au cœur, et en considérant que le fut d'un hêtre est cylindrique et que le cœur est centré dans ce cylindre, nous pouvons calculer un accroissement en surface terrière S_n (Eq. 7). Le ratio entre les accroissements en surface terrière de l'année n et n-1 noté AS_n (Eq. 8) est un indice libéré de l'effet âge.

a)



b)

c)



d)

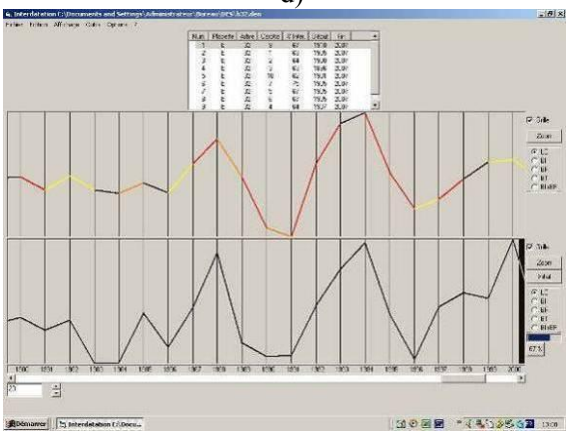


Fig. 18. Etapes de la mesure des largeurs de cernes sur une chaîne de mesures dendrométriques : a) carotte planée ; b) chaîne de mesure ; c) estimation de la distance au cœur ; d) interdatation.

Eq. 7 $$S_n = \pi.(R_{n-1} + L_n)^2 - \pi.R_{n-1}^2$$

où S_n est l'accroissement en surface de l'année n ;
R_{n-1} est le rayon de l'arbre pour l'année $n-1$;
L_n est la largeur du cerne de l'année n.

Eq. 8 $$AS_n = \left(\frac{S_n}{S_{n-1}} - 1\right) \times 100$$

où AS_n est l'accroissement relatif en surface de l'année n ;
S_{n-1} est la surface du cerne de l'année $n-1$.

7. Postes météorologiques synoptiques

Les données climatiques de 13 stations météorologiques synoptiques de Météo-France sont utilisées. Les précipitations et températures minimales et maximales journalières sont fournies au moins jusqu'à 1960. Les valeurs journalières de rayonnement, d'humidité de l'air et de vitesse du vent permettent le calcul de l'évapotranspiration selon Penman-Monteith (Monteith, 1965) jusqu'en 1976, sauf pour un poste dont les données ne sont disponibles que jusqu'en 1990. Les valeurs mensuelles pour chaque paramètre sont calculées.

8. Calcul de bilan hydrique journalier

Pour estimer les différentes composantes de la sécheresse en saison de végétation jusqu'en 1976, le modèle de bilan hydrique journalier de Granier et al. (1999) est utilisé. Le déficit hydrique dans le sol tient est calculé en paramétrant le modèle sur des valeurs de LAI (Leaf Area Index), de réserve en eau du sol compartimenté, de densité du sol, de distribution racinaire, de type d'essence, et de dates de débourrement et de sénescence. Nous avons calculé un bilan hydrique potentiel en utilisant un paramétrage identique pour l'ensemble des placettes. La réserve utile moyenne est fixée à 100 mm. Le modèle considère que le déficit hydrique est réel lorsque la réserve en eau du sol est inférieure à 40% de son maximum, soit <40 mm dans notre cas. Le modèle fournit les composantes de précocité, intensité et durée du déficit hydrique (Fig. 19).

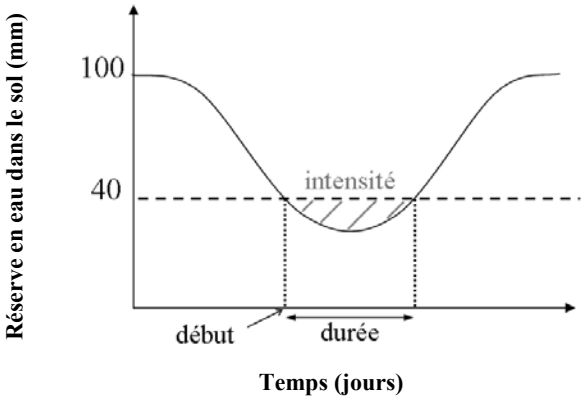


Fig. 19. Composantes du bilan hydrique journalier estimé par le modèle BilJou : le début du stress, sa durée et son intensité.

Chapitre II. Evolution de la croissance du hêtre à l'approche de sa limite de répartition

1. Introduction

Plusieurs études ont porté sur la croissance du hêtre en limite sèche de son aire de répartition, notamment dans le sud de l'Europe Centrale où Rennenberg et al. (2004) ont observé une compétitivité et une croissance réduites dans les hêtraies soumises aux plus forts niveaux de sécheresse. Geßler et al. (2007) discutent des risques potentiels de dégradation de l'état des hêtraies en Europe dans le contexte des changements climatiques, en soulignant le fait que la croissance du hêtre, sensible aux fortes sécheresses comme aux excès d'eau, ne profiterait pas nécessairement de l'augmentation du CO_2 atmosphérique.

Dans des zones climatiquement plus favorables, les évènements climatiques extrêmes ont également entraîné un dépérissement des populations de hêtre (Peterken & Mountford, 1996), montrant que le phénomène n'est pas limité aux confins de l'aire. Plusieurs études ont porté sur la croissance radiale du hêtre dans le nord-est de la France (Badeau, 1995 ; Lebourgeois et al., 2005), dans le centre de l'aire de l'espèce, et plus en altitude (Lebourgeois et al., 2005), ou encore sur la croissance en hauteur du hêtre dans le nord de la France (Bontemps, 2006) – toutes régions où le climat est en général favorable à sa présence. Ces études montrent clairement un fort contrôle du climat et pédoclimat sur la croissance de l'espèce. Plusieurs d'entre elles montrent également de très fortes accélérations de la croissance radiale (Badeau, 1995), ou de la croissance en hauteur (Bontemps, 2006), au cours du XXème siècle dans le nord-est de la France.

Cependant, très peu de travaux se sont intéressés à la croissance du hêtre dans sa limite ouest-européenne. Seynave et al. (2008) ont abordé la question de la relation entre croissance en hauteur et limite de présence du hêtre à l'échelle de la France, au travers des données de l'IFN. Les résultats ne permettent pas de tirer de conclusion dans les plaines sud-ouest, car l'échantillonnage utilisé n'est pas suffisant dans cette zone. Dans leurs résultats, on constate toutefois que le hêtre présente des performances de croissance en hauteur satisfaisantes dans la partie ouest de la France, alors que sa fréquence de présence y est limitée. Dans la Partie I, nous avons déjà montré que des causes sylvicoles ont favorisé la disparition du hêtre dans une partie du sud-ouest de la France, redessinant la limite de présence actuelle plus proche du centre d'aire. Cela pourrait expliquer les niveaux de croissance relativement soutenus observés par Seynave et al..

Jump et al. (2007) ont étudié la croissance du hêtre à plus basse latitude, mais à des altitudes plus élevées (sierra de Montseny). Ils observent un effet positif des températures de printemps et d'été aux altitudes les plus élevées, et négatif à plus basse altitude. Peñuelas et

al. (2008) ont observé une plus forte efficience d'utilisation de l'eau dans les peuplements de basse altitude, mais concluent que cette amélioration n'est pas suffisante pour empêcher une diminution de la croissance radiale.

L'ensemble de ces observations confirme l'intérêt d'étudier plus finement la croissance de *Fagus sylvatica* plus au sud de la limite de croissance dessinée par Seynave et al., en basse altitude, dans sa zone sud-ouest de faible présence. Notre échantillonnage « hêtraies limites » pourrait répondre à cette question. Dans ce chapitre, nous tentons donc de répondre aux questions suivantes.

(i) Est-ce que les performances moyennes de croissance sont corrélées avec la fréquence de présence du hêtre dans les données d'inventaires ? Si une telle relation existe, et qu'elle est positive, cela renforcerait l'idée que la diminution de croissance détermine la limite du hêtre dans le sud-ouest de la France. Nous avons dans un premier temps étudié la relation entre croissance radiale moyenne et présence du hêtre à large échelle, dans les données de l'IFN. Puis la croissance radiale moyenne entre 1976 et 2008 et un indice de croissance en hauteur sont analysés dans les 84 placettes échantillonnées dans le sud-ouest. Les trois facteurs selon lesquels notre plan d'échantillonnage « hêtraies limites » est structuré (température moyenne, sécheresse climatique et réserve en eau du sol) et la probabilité de présence modélisée par le modèle climatique (cf. Partie I), sont utilisés pour caractériser la contrainte climatique sur la présence de l'espèce.

(ii) Est-ce que la réponse interannuelle, et non plus moyenne, de croissance du hêtre à la sécheresse varie selon le gradient de fréquence de présence de l'espèce ? Nous analysons les variations interannuelles de croissance radiale, entre 1976 et 2008, en réponse aux variations interannuelles du climat, et testons l'effet des facteurs climatiques associés à la fréquence de présence de l'espèce dans notre échantillonnage de « hêtraies limites ». Les peuplements situés dans des zones climatiquement peu favorables à la présence de l'espèce pourraient montrer des chutes de croissance moins marquées dans le cas de développement de mécanismes adaptatifs particuliers en bordure d'aire, permettant le maintien de l'espèce. On peut également envisager le contraire, c'est-à-dire une réponse négative plus marquée pour les peuplements situés en zone de faible fréquence de présence de hêtre, ce qui impliquerait que l'on est bien en limite d'aire de répartition du hêtre et que les évènements climatiques extrêmes contribuent à la limitation de son aire de répartition dans le sud-ouest.

Nous étudions ensuite la relation entre l'intensité des variations interannuelles de croissance et la croissance moyenne, pour déterminer si de faibles performances moyennes sont corrélées à une réponse accusée aux accidents climatiques. La capacité de résistance du hêtre aux fortes sécheresses pourrait en effet être affectée par des conditions climatiques régionales peu favorables (fragilisation de l'arbre par diminution des réserves) ou, au

contraire, la résistance des populations pourrait être augmentée par des phénomènes adaptatifs.

(iii) Peut-on enfin mettre en évidence des compensations de la contrainte climatique agissant sur la croissance en limite d'aire ? Pour cela les facteurs microclimatiques et édaphiques intervenant significativement sur les performances de croissance radiale sont identifiés sur l'échantillon des 84 placettes du sud-ouest.

2. Méthodes d'analyses

2.a. Indice de croissance radiale moyenne IR_0 à partir des données de l'IFN

i Données dendrométriques et écologiques

Dans les données de l'IFN, un inventaire des circonférences à 1,30 m des arbres recensables (diamètre ≥ 7,5 cm) dont l'espèce est identifiée, est réalisé dans une placette de 700m². Les mesures dendrométriques individuelles sont réalisées sur les sous-unités de 6 m, 9 m ou 15 m de rayon, selon la dimension des arbres. L'essence principale du peuplement est déterminée, ainsi que son âge, en peuplement régulier, et ses accroissements radiaux moyens sur l'ensemble des 5 et 10 dernières années cumulées. Le type de sylviculture est déterminé sur la plus grande sous-unité, l'origine du peuplement, s'il est issu d'une recolonisation récente de la forêt ou d'une substitution d'espèce par plantation, est indiquée, et le statut de dominance de chacun des arbres est noté. Les données utilisées ont été collectées entre 1989 et 2004. Les données écologiques disponibles sur chaque placette sont décrites dans la Partie I, Chapitre I 2.a. Les données climatiques que nous avons utilisées proviennent du modèle AURELHY de Météo France (Benichou & Le Breton, 1987) et sont décrites dans la Partie I.

ii Modélisation de la croissance radiale

Les peuplements constitués d'au moins 50 % de surface terrière de hêtre sont conservés dans les analyses (n = 7441 placettes). Pour garder le plus possible de placettes dans le calcul, l'ensemble des structures sont conservés, et donc l'âge n'est pas déterminé pour les placettes inéquiennes. Les largeurs des 5 derniers cernes par arbre sont moyennées par placette pour représenter la croissance radiale (***IR_0***). Afin de limiter les effets de la densité du peuplement, seuls les arbres dominants, dont la croissance est moins sensible à la compétition, sont pris en compte. L'effet des variables dendrométriques sur la croissance radiale est testé par régression linéaire. Les variables de densité et de dimension de l'arbre moyen affectent peu la variable IR_0 ainsi construite. Pour étudier l'effet des variables environnementales, nous avons jugé préférable de ne pas chercher à introduire une correction basée sur ces variables dendrométriques, qui sont elles aussi sous la dépendance des facteurs

environnementaux. La procédure de sélection *stepwise* est utilisée dans une régression linéaire multiple pour déterminer les variables écologiques explicatives d'$\boldsymbol{IR_0}$. Un maximum de six variables dans le modèle est fixé. Les résultats des modèles sont représentés par mailles 8x8 km sur l'ensemble de la France (9892 mailles).

2.b. Indice de croissance moyenne Ic_{33} dans l'échantillon « hêtraies limites »

Durant la phase de terrain, les arbres choisis pour le prélèvement de carotte ont tous un statut dominant ou codominant. Cependant, il est difficile de s'assurer des conditions de croissance de l'arbre au cours des décennies précédentes. L'intégration d'arbres concurrencés pendant une période trop longue de leur vie, ou ayant subi des accidents (perte d'une partie du houppier) dans les analyses de croissance moyenne entraînerait des biais importants dans les résultats. Nous avons donc exclus certains arbres sur des critères objectifs basés sur la relation hauteur totale / circonférence des arbres de chaque peuplement. Nous avons construit une hauteur seuil ***ConHC*** selon la formule Eq. 9, la droite d'équation H = ***ConHC*** étant représentée Fig. 20. Les arbres ayant une hauteur inférieure à la hauteur seuil définie par ***ConHC*** sont éliminés. Au final, 171 arbres sur 831 d'origine sont éliminés, soit 21%.

Eq. 9

$$ConHC = \frac{\left(Hmoy - \sigma H/2\right) - \left(Hmoy - \sigma H\right)}{\left(C130moy + \sigma C130\right) - \left(C130moy - \sigma C130\right)} \times C130 + \left(Hmoy - \sigma H/2\right) - \frac{\left(Hmoy - \sigma H/2\right) - \left(Hmoy - \sigma H\right)}{\left(C130moy + \sigma C130\right) - \left(C130moy - \sigma C130\right)} \times \left(C130moy + \sigma C130\right)$$

où : *Hmoy* = hauteur moyenne des arbres prélevés par peuplement
σH = écart-type de la hauteur par peuplement
C130 = circonférence à 1,30 m
C130moy = circonférence moyenne des arbres prélevés à 1,30 m par peuplement
σC130 = écart-type de la circonférence à 1,30 m par peuplement

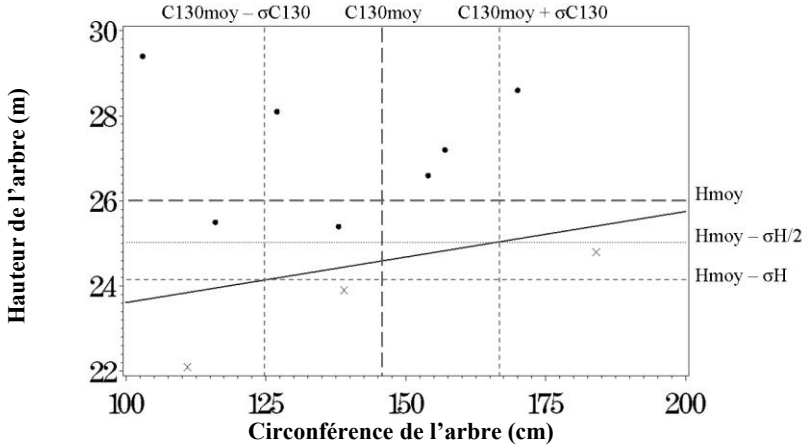


Fig. 20. Exemple d'élimination des arbres concurrencés dans un peuplement des « hêtraies limites ». Hauteur des arbres en fonction de leur circonférence à 1,30 m. La droite d'équation Eq. 9 représente le seuil en-dessous duquel un arbre est considéré comme concurrencé et est éliminé des analyses de croissance.

Nous avons retiré de la croissance moyenne entre 1976 et 2008 l'effet de l'âge de l'arbre en ajustant, pour chaque arbre, un modèle à plateau combinant une droite puis une constante. Nous avons pris en compte la compétition au niveau arbre en calculant un indice correspondant au rapport de la hauteur de l'arbre sur la hauteur maximale des hêtres du peuplement et noté ***CompH***. La Fig. 21b représente les largeurs de cernes prédites par le modèle âge + ***CompH*** et les valeurs observées dans les 670 arbres de l'échantillon. Le R^2 est égal à 0,43. Les résidus du modèle (Fig. 21c) sont moyennés par peuplement pour constituer un indice de croissance radiale moyenne entre 1976 et 2008, libéré des effets de l'âge et de la compétition individuelle.

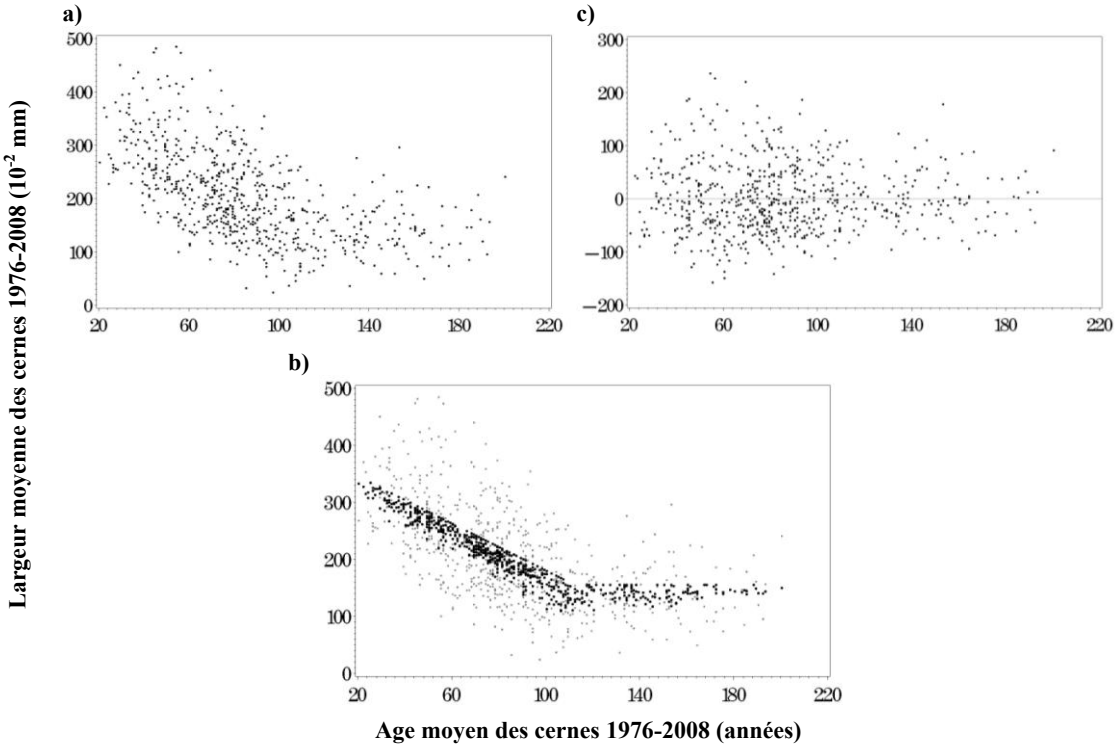


Fig. 21. a) Largeur moyenne des cernes entre 1976 et 2008 en fonction de l'âge moyen des cernes, dans les 84 peuplements du sud-ouest de la France. b) Largeurs observées (en gris) et largeurs prédites (en noir) par le modèle âge + *CompH*, en fonction de l'âge. c) résidus du modèle.

Ensuite, nous avons intégré, dans la modélisation de cette croissance radiale résiduelle, un indice de compétition lié à la densité des arbres sur la placette. Pour cela, le RDI (*Relative Density Index*) est utilisé. Il représente le ratio de la densité de tiges observées dans le peuplement et de la densité d'un peuplement du même âge à l'auto-éclaircie. La courbe d'auto-éclaircie est calculée à partir des données IFN de la zone limite (altitude ≤ 350 m), dans les futaies et taillis-sous-futaies où le hêtre occupe au moins 40% de la surface terrière (n = 3131, Fig. 22a). Une courbe est ajustée sur le percentile 90% des densités, par classe d'âge de 10 ans (Eq. 10). L'équation de la courbe obtenue est utilisée pour obtenir la densité maximale potentielle dans les hêtraies échantillonnées (Fig. 22b). Le ratio entre la

densité mesurée dans nos placettes et la densité à l'auto-éclaircie (RDI) est calculé et utilisé pour prédire la largeur dans un modèle de régression linéaire. Le R^2 s'élève à 0,13. La croissance résiduelle obtenue correspond à l'indice de croissance ***Ic*$_{33}$** (Fig. 22c).

Eq. 10 $$\log(nb\ tiges.ha^{-1}) = 7{,}90 - 0{,}015 \times age\ moyen + 1{,}33.10^{5} \times age\ moyen^2$$

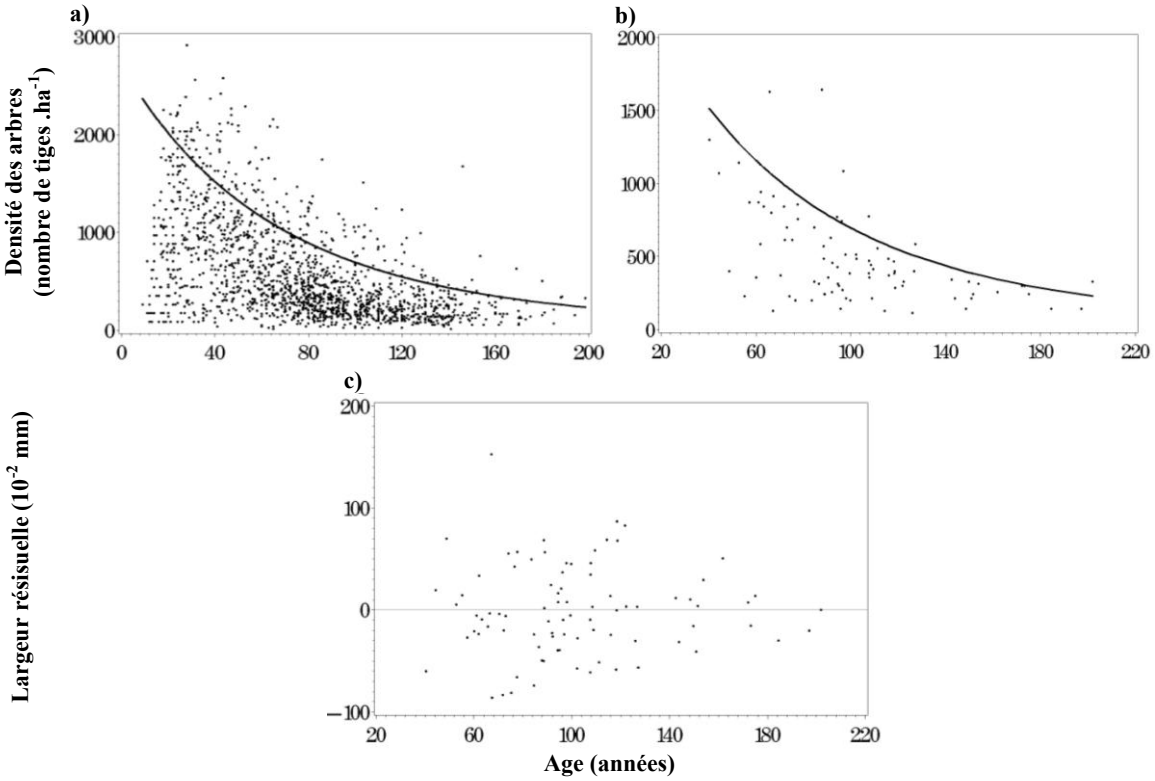


Fig. 22. Courbe d'auto-éclaircie a) estimée dans les hêtraies de la zone limite à partir des données IFN (n = 3131), ajustement de la courbe sur le percentile 90%, par classes d'âge de 10 ans ; b) projetée dans les hêtraies limites de l'échantillonnage sud-ouest (n = 84). c) Croissance résiduelle après calibration d'un modèle expliquant la largeur par le RDI, correspondant à l'indice de croissance *Ic*$_{33}$.

2.c. Indice de croissance interannuelle standardisé Ic$_{int}$ dans l'échantillon « hêtraies limites »

Nous nous intéressons ici à la variabilité à haute fréquence, interannuelle ou à l'échelle de quelques années, de la croissance radiale. Afin de retirer les effets de l'âge, nous ajustons une fonction spline cubique à chaque série individuelle (arbre), comme fait classiquement en dendrochronologie. La spline est choisie de façon à amortir le signal de 50% pour une fréquence de 25 ans. Les régressions sont construites sur les croissances de 1976 à 2008 (cf. exemple Fig. 23). Les ratios centrés sur la valeur nulle des largeurs observées et des largeurs prédites sont calculés. Les moyennes et médiane par placette et années correspondent à l'indice de croissance à analyser (noté ***Ic*$_{int}$**).

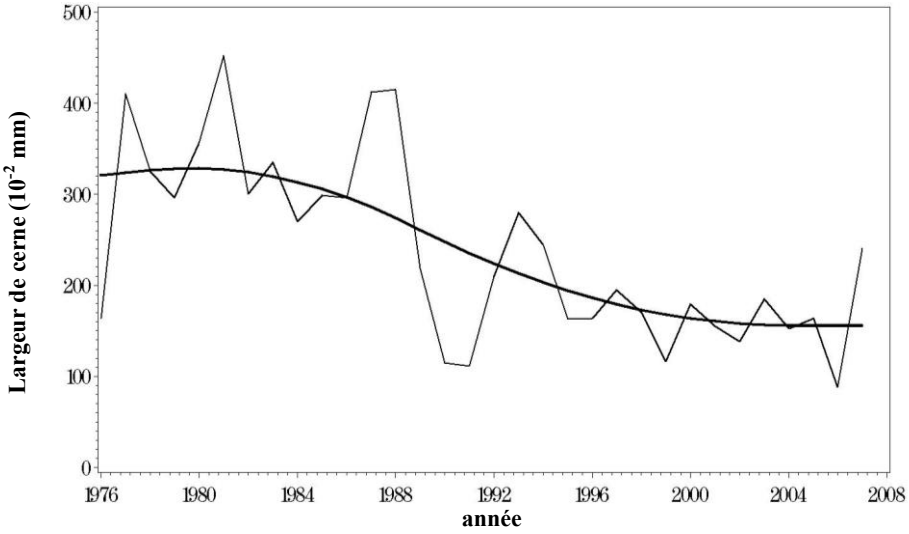


Fig. 23. Standardisation des croissances radiales interannuelles par une fonction spline (seuil de 50% à une fréquence de 25 ans). Exemple d'un arbre.

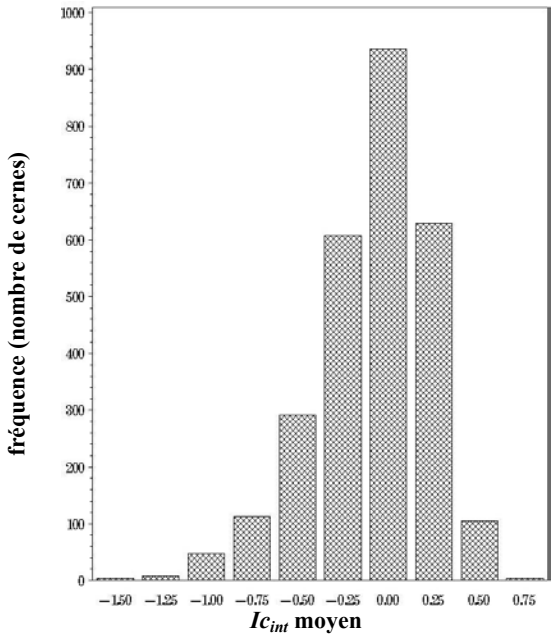


Fig. 24. Distribution de l'indice de croissance interannuel détendancé des variations à long terme dans l'échantillon des hêtraies du sud-ouest.

2.d. Anomalie de croissance en hauteur Ic_{H0}

Nous avons construit un indice permettant d'apprécier les anomalies de hauteur des peuplements. Nous avons pour cela modélisé la hauteur moyenne $\boldsymbol{H_{0het}}$ du hêtre dans les placettes échantillonnées en fonction du logarithme de l'âge moyen $\boldsymbol{Age_{0het}}$ de la placette, dans une régression linéaire (Eq. 11). Le ratio hauteur observée / hauteur prédite par le modèle constitue l'indice $\boldsymbol{Ic_{H0}}$. L'ensemble des analyses statistiques est réalisé avec le logiciel SAS/STAT® (version 9.2).

Eq. 11 $\boldsymbol{H_{0het}} = 1{,}30 + 1{,}26 \times \mathrm{Log}\,(\boldsymbol{Age_{0het}})$

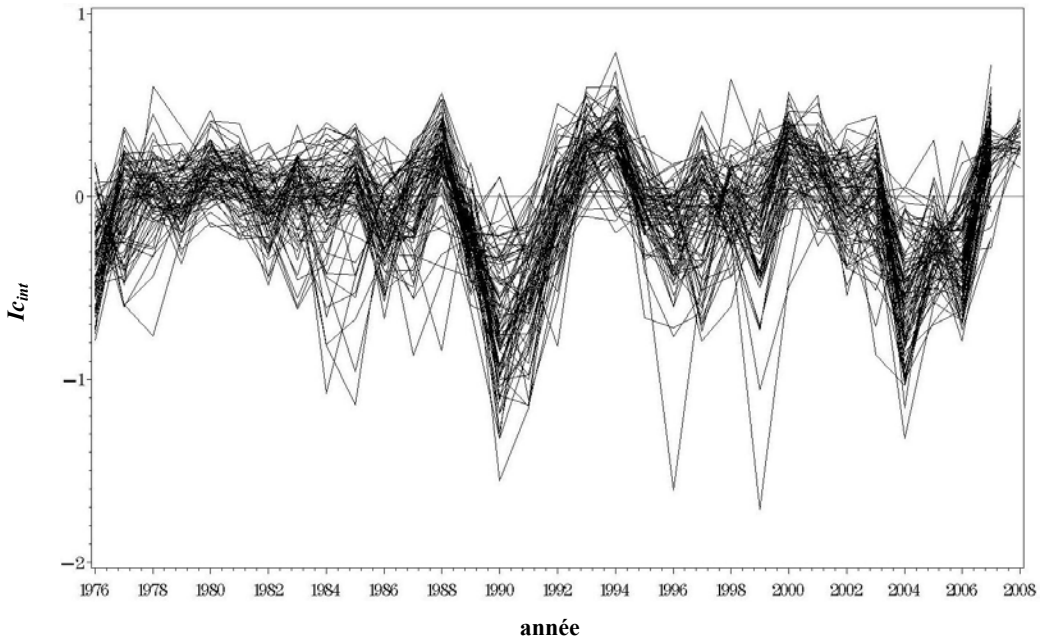


Fig. 25. Indice de croissance radiale interannuelle (Ic_{int}) standardisée par rapport aux tendances à long terme par une fonction spline (25 ans, 50%). n = 85 placettes.

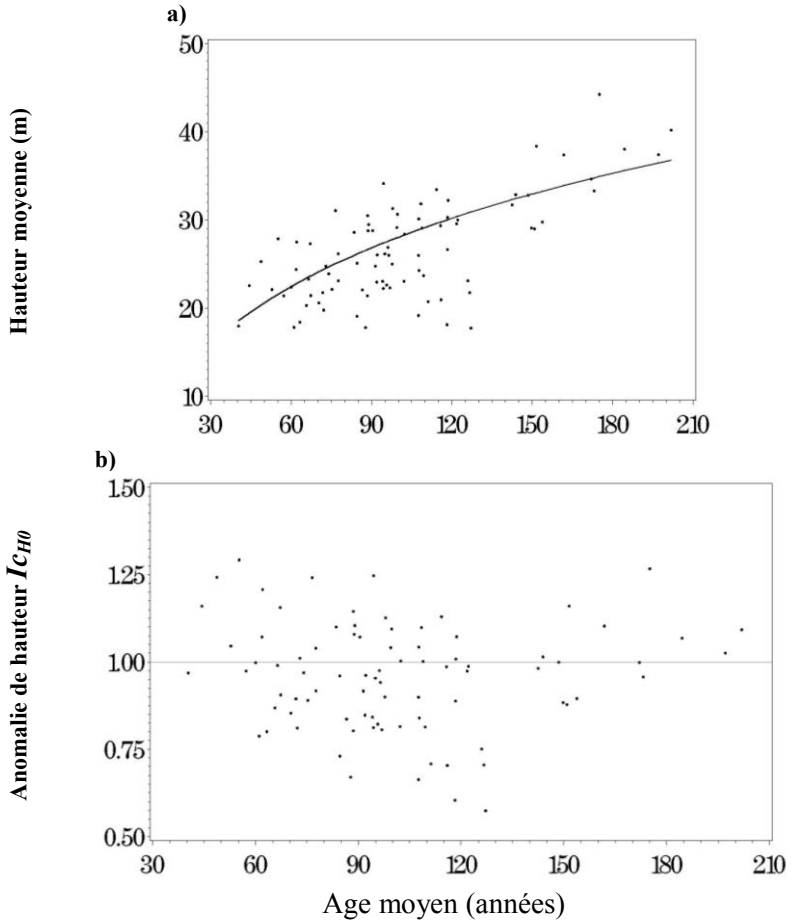


Fig. 26. a) Hauteur moyenne du peuplement modélisée en fonction de l'âge moyen des arbres prélevés. b) Ratio de la hauteur moyenne du peuplement et des résidus du modèle, centré sur la valeur nulle.

3. Résultats

Nous avons vérifié que la distribution des âges des individus est bien similaire pour chaque modalité des trois facteurs de structuration de l'échantillon et pour les classes de probabilité de présence modélisée par le climat (Fig. 27). Nous limitons ainsi les biais liés à une éventuelle dépendance de l'âge selon ces facteurs.

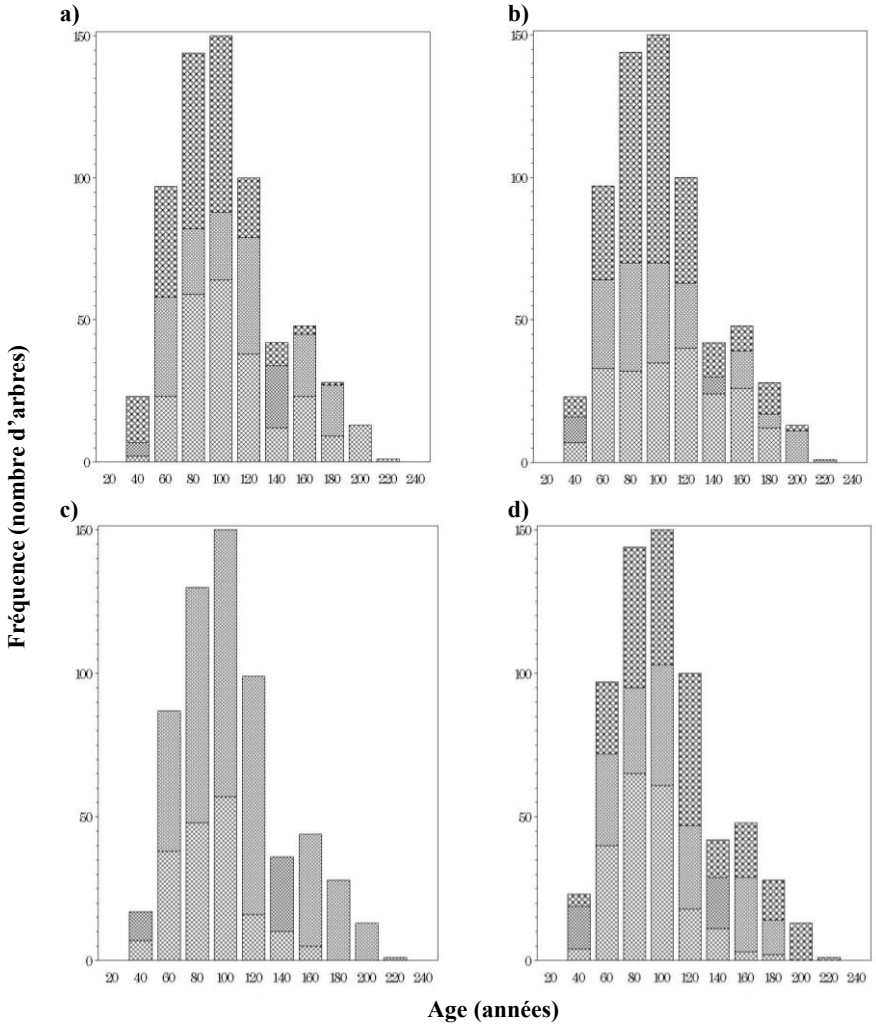


Fig. 27. Distribution de l'âge des arbres pour les facteurs structurant de l'échantillon « hêtraies limites » et pour la probabilité de présence modélisée. a) classes de température moyenne annuelle (de bas en haut : faible à forte) ; b) classes de déficit pluviométrique estival (de bas en haut : sec à humide) ; c) classes de réserves en eau du sol (de bas en haut faible et forte) ; d) classes de probabilité de présence selon le modèle de niche climatique développé dans la partie I (de bas en haut : 0-0,1 / 0,1-0,3 / 0,3-0,6)

3.a. Croissance radiale du hêtre dans l'échantillon des « hêtraies limites »

i Analyse de la croissance radiale en fonction de l'âge (courbes âge)

Relation entre croissance radiale moyenne et présence du hêtre

Nous avons représenté la largeur et la surface moyennes des cernes en fonction de leur âge sur l'ensemble de notre échantillon (Fig. 28). La comparaison des largeurs avec

celles observées par Badeau (1995) dans les hêtraies du nord-est montre que les performances moyennes de croissance sont bien plus faibles dans la zone limite sud-ouest, mais que la croissance maximale est atteinte plus rapidement (Tableau 17).

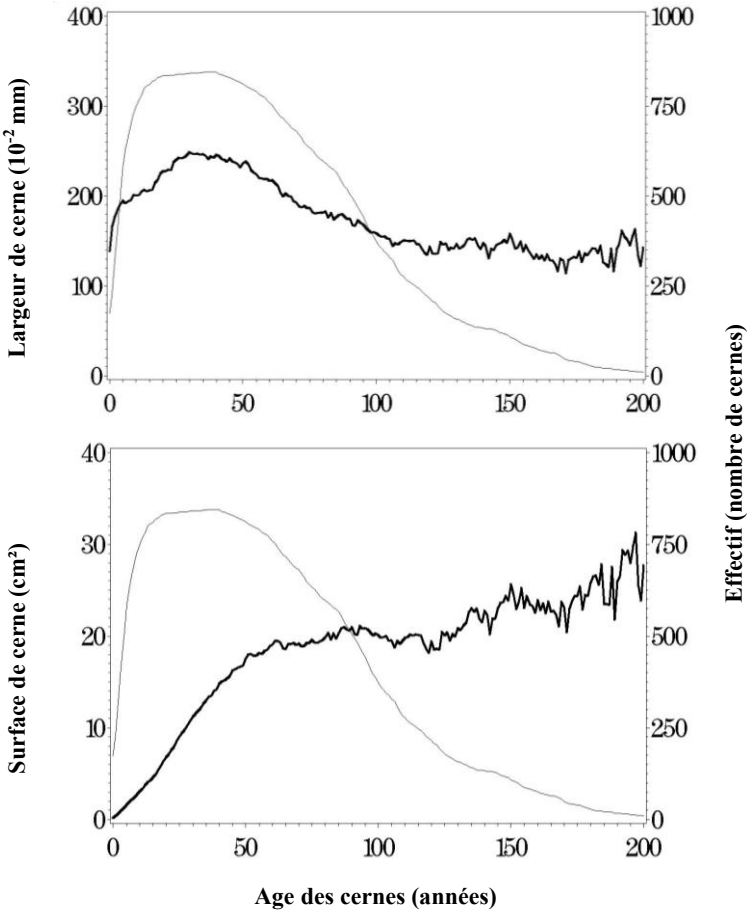


Fig. 28. Largeur et surface moyennes (ligne noire) et effectif (ligne grise) par âge des cernes dans les 84 placettes de l'échantillonnage « hêtraies limites » (n = 847 arbres).

Tableau 17 Largeur moyenne à 50 et 100 ans, largeur moyenne maximale et âge correspondant dans les hêtraies étudiées par Badeau (1995) et dans l'échantillon « hêtraies limites » du sud-ouest de la France.

Age moyen des cernes	Largeur moyenne des cernes dans les hêtraies du		Age de/et largeur moyenne maximale des cernes dans les hêtraies du	
	sud-ouest	nord-est (Badeau, 1995)	sud-ouest	nord-est (Badeau, 1995)
50 ans	2,4 mm	2,6 mm	30 ans / 2,5 mm	50 ans / 2,6 mm
100 ans	1,5 mm	2,2 mm		

Il faut souligner que nos analyses ne séparent pas l'effet de l'âge des cernes de l'effet de la date, dû aux changements de productivité intervenus au cours du XXème siècle. Notre échantillon est trop resserré en âge pour pouvoir séparer complètement ces deux effets. Dans le paragraphe qui suit, les résultats sont décrits en fonction de l'âge des cernes, mais

l'avancement en âge traduit non seulement un vieillissement des arbres, mais également une évolution de leurs conditions de croissance.

Les courbes de largeur moyenne / âge de cerne en fonction des facteurs structurant la présence du hêtre dans l'échantillon « hêtraies limites » et de la probabilité de présence modélisée de l'espèce par le climat sont représentées Fig. 29. Les déficits pluviométriques forts correspondent aux plus faibles largeurs de cernes jusqu'à l'âge de 100 ans environ (Fig. 29a). Pour des âges supérieurs, les accroissements semblent similaires pour les différentes intensités de déficit pluviométrique. Cependant, compte-tenu de la diminution des effectifs avec l'augmentation de l'âge, la qualité de l'information se dégrade. L'effectif de cernes tombe à 15% de l'effectif total des arbres à 150 ans. La variabilité des largeurs de cerne entre les classes de températures est plus importante que pour le déficit pluviométrique (Fig. 29b). Les fortes températures sont favorables à la croissance les 100 premières années, mais la pente de décroissance des largeurs entre 50 et 150 ans est plus forte que pour les températures intermédiaires et faibles. Nous observons les mêmes tendances pour la probabilité de présence issue du modèle climatique (Fig. 29c), avec de plus forts accroissements correspondant aux faibles probabilités et une pente de décroissance plus forte.

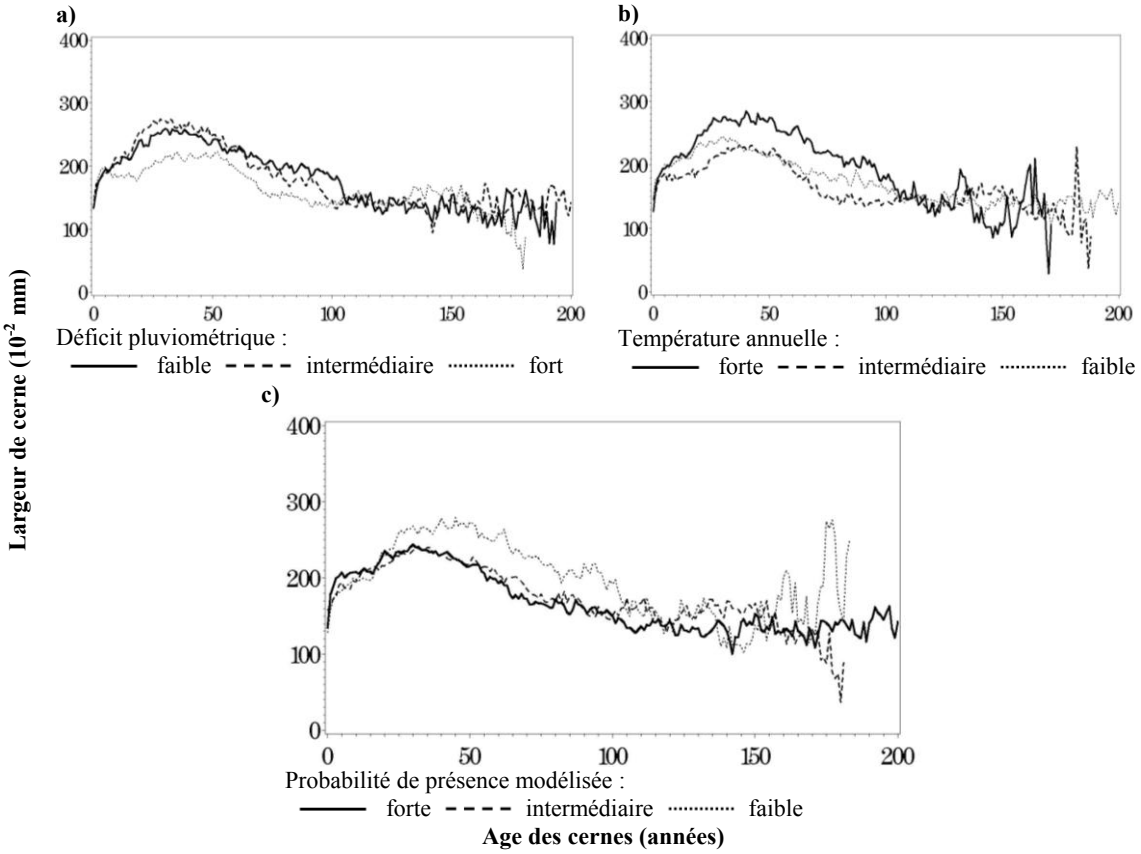


Fig. 29. Accroissement radial du hêtre en fonction de l'âge des cernes, par classe de a) déficit pluviométrique, b) température annuelle et c) probabilité de présence.

Contraintes environnementales et facteurs de compensation agissant sur la croissance moyenne

Nous avons représenté l'effet des facteurs microclimatiques et édaphiques sur la croissance moyenne du hêtre. Ces facteurs sont potentiellement compensateurs des contraintes climatiques en bordure d'aire. La réserve en eau du sol, représentée par les deux modalités ayant structuré le plan d'échantillonnage, coïncide avec de meilleurs accroissements à partir de 80 ans, en maintenant les largeurs à des valeurs moyennes supérieures à 1,2 mm, alors que les faibles réserves affichent des moyennes en-dessous du millimètre (Fig. 30a).

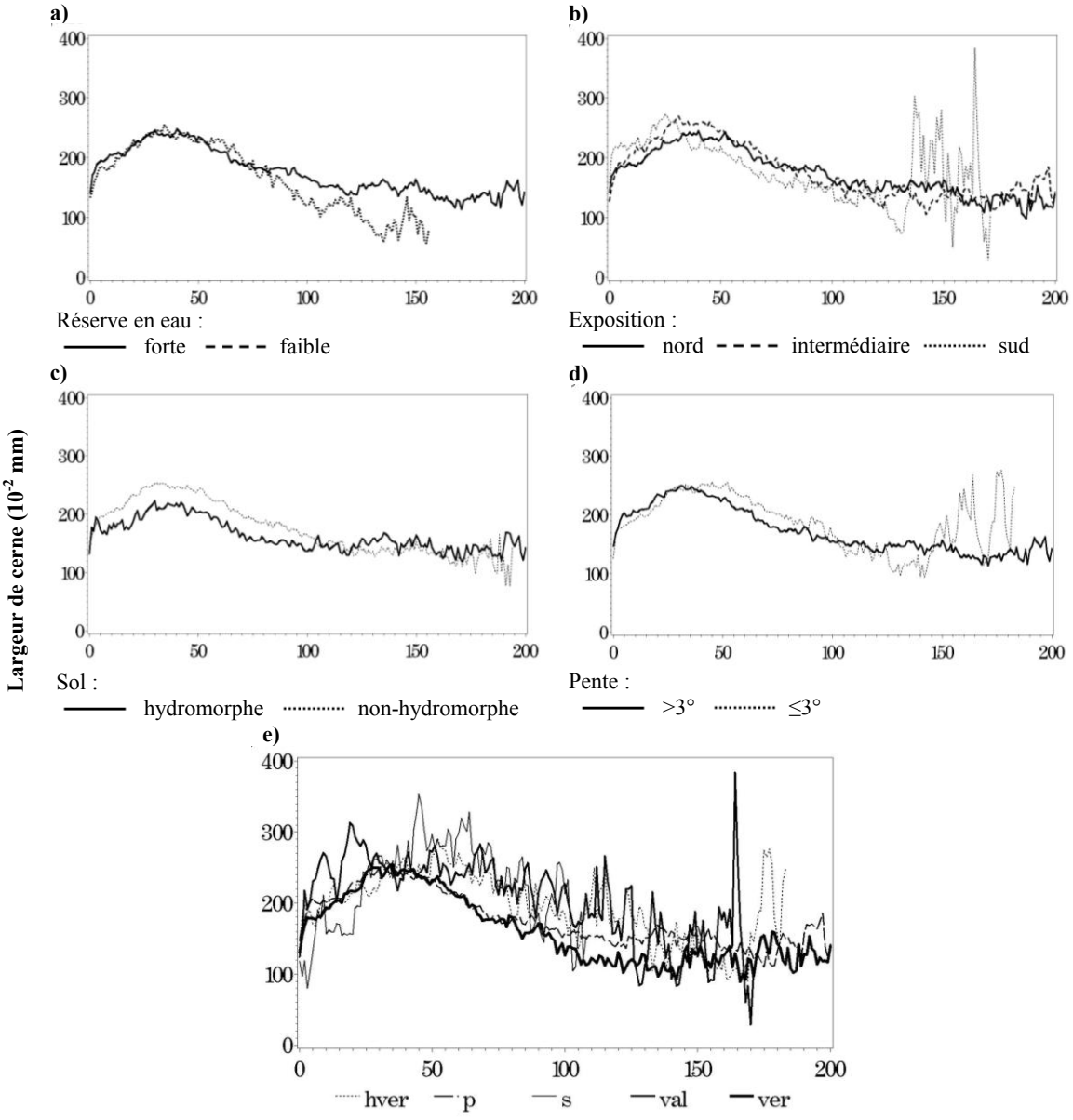


Fig. 30. Accroissement radial du hêtre en fonction de l'âge des cernes, par classe de a) réserve en eau du sol ; b) exposition ; c) hydromorphie; d) pente et e) position topographique. hver : haut de versant ; p : plateau ; s : sommet ; val : vallon ; ver : versant.

L'exposition topographique permet de distinguer des différences d'accroissement avec un déphasage des courbes largeur / âge (Fig. 30b). Sur un gradient d'exposition de trois classes (sud, intermédiaire et nord), l'âge du maximum de croissance augmente. Le classement des performances de croissance entre ces expositions change en fonction de l'âge des cernes : l'exposition sud présente les meilleures croissances durant les 30 premières années, l'exposition intermédiaire entre 30 et 50 ans, puis après 50 ans, l'exposition nord est la plus favorable à la croissance radiale. Les sols hydromorphes correspondent à une contrainte de croissance puisque les valeurs sont nettement moins élevées jusqu'à l'âge de 100 ans, avec une largeur moyenne inférieure d'environ 0,3 mm sur la même période par rapport aux hêtraies sur sol non hydromorphes (Fig. 30c). Les caractéristiques des différences d'accroissement moyen en fonction de la pente sont plus complexes (Fig. 30d). Les hêtraies de pente atteignent leur maximum de croissance plus tardivement puis subissent une décroissance plus forte par la suite. Cependant, le cumul des croissances moyennes sur les 150 premières années est similaire entre les deux classes de pente. Le détail de la croissance par type de position topographique est donné (Fig. 30e). Les différences se situent principalement dans l'âge de la croissance maximale et dans les moyennes après 50 ans. Les oppositions les plus frappantes sont i) les versants à valeur maximale faible, maximum de croissance atteint précocement et valeur moyenne de largeur après 100 ans très basse, ii) les plateaux possédant les mêmes caractéristiques, mais ayant une croissance moyenne après 100 ans plus forte et iii) les autres positions, à croissance maximale plus forte et atteinte généralement plus tardivement, et à meilleures performances moyennes de croissance jusqu'à environ 150 ans. Nous avons également étudié les différences de croissance moyenne entre les matériaux parentaux du sol. Nous avons ciblé les 100 premières années de croissance car les effectifs ne sont pas suffisants pour toutes les classes de substrat. Les largeurs et surfaces de cernes sont présentées Fig. 31. Les meilleures performances de croissance correspondent aux argiles, puis aux sables et aux grès dans de moindres mesures et sur les 50 premières années de croissance seulement. Les moins bons accroissements sont représentés par les granites, les limons et les alluvions. Les croissances sur calcaire sont intermédiaires.

Nous présentons Fig. 32 les croissances radiales par combinaison de classes extrêmes de température annuelle et de déficit pluviométrique. Lorsque le déficit pluviométrique est fort, la croissance sous des températures élevées diminue très rapidement après 50 ans (Fig. 32a), alors qu'elle se maintient aux meilleurs niveaux si le déficit est faible (Fig. 32b).

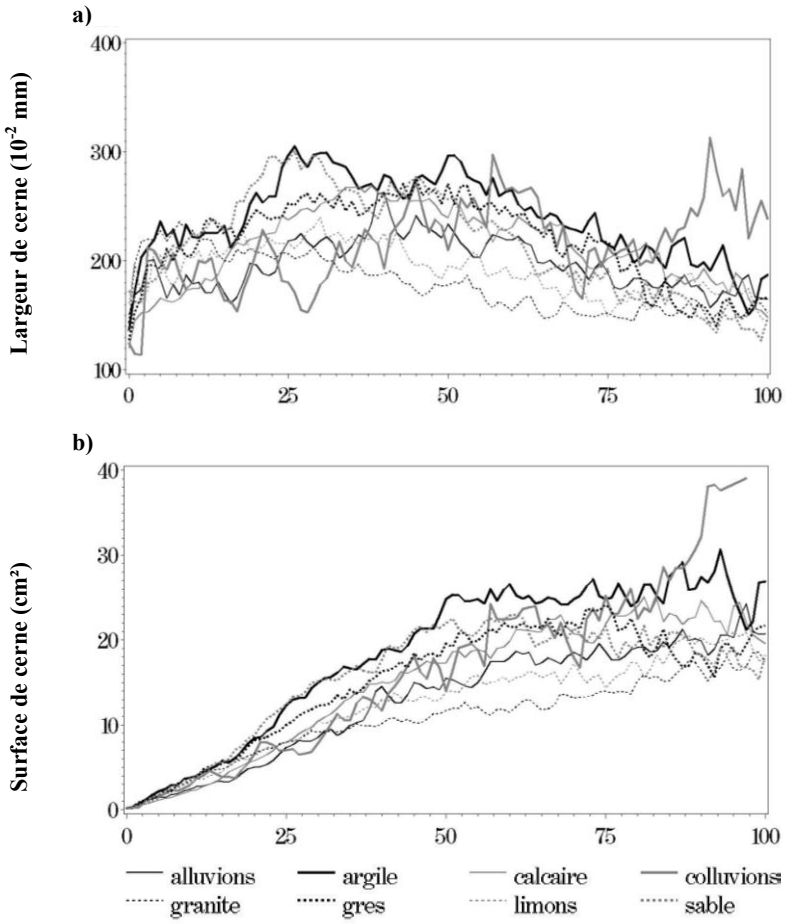


Fig. 31. Accroissement radial du hêtre en fonction de l'âge des cernes et par matériau parental du sol. a) largeur de cerne ; b) surface de cerne.

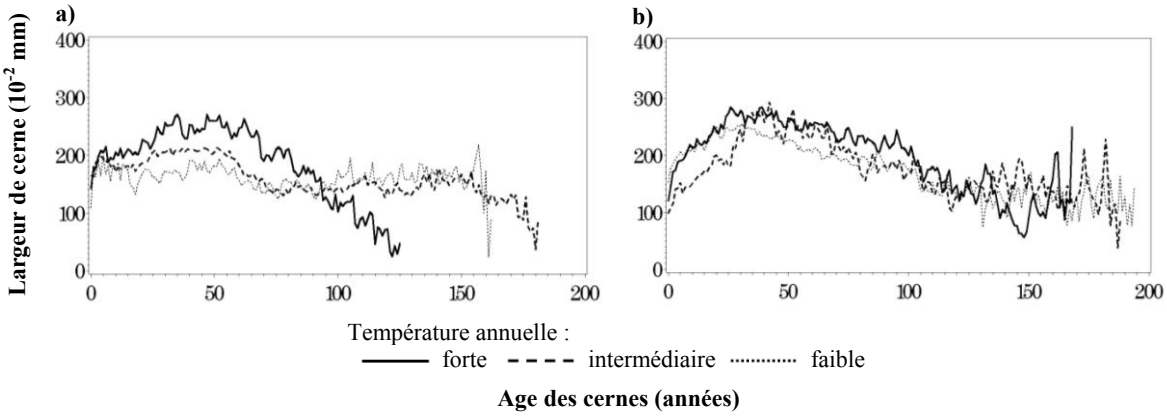


Fig. 32. Accroissement radial du hêtre en fonction de l'âge des cernes, par classes de température annuelle,et de déficit pluviométrique a) fort ou b) faible.

Pour étudier l'éventuelle compensation des contraintes climatiques par la réserve en eau du sol, nous avons représenté les accroissements annuels moyens en combinant deux à deux les classes de déficit pluviométrique, de température et de probabilité de présence modélisée avec les classes de réserve maximale en eau du sol (Fig. 33). Nous voyons clairement un effet positif des fortes réserves en eau sur la croissance sous climats défavorables à la présence de l'espèce (Fig. 33a). Cette différence est beaucoup moins prononcée pour les climats favorables (Fig. 33b). Sous conditions de forts déficits pluviométriques, la croissance décroît fortement après 70 ans sur sols à faibles réserves, alors qu'elle demeure stable pour les bonnes réserves (Fig. 33c). Cette tendance n'est pas observée pour les climats à faibles déficits pluviométriques estival (Fig. 33d). Dans le cas de températures annuelles élevées, on distingue la croissance sur sol à meilleure réserve en eau, de la croissance (plus faible) sur réserve utile faible (Fig. 33e). Sous des températures plus faibles, l'avantage des fortes réserves n'apparaît que tardivement (Fig. 33f).

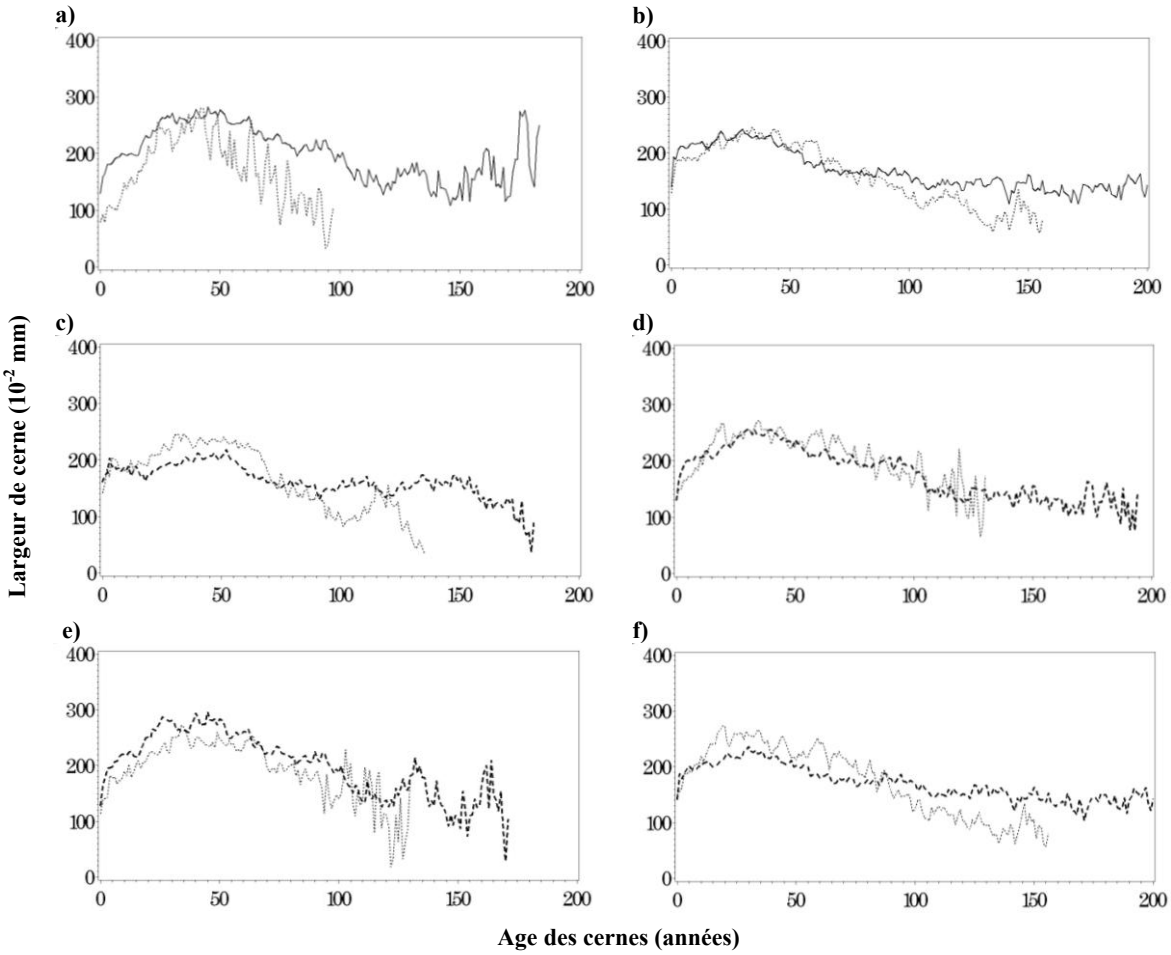


Fig. 33. Accroissement radial du hêtre en fonction de l'âge des cernes, par classe de réserve maximale en eau du sol (fortes : en noir ; faibles : en pointillé gris) combinée à la probabilité de présence selon un modèle de niche climatique, a) faible ou b) forte ; le déficit pluviométrique estival c) fort ou d) faible ; la température annuelle e) forte ou f) faible.

Effet du type de traitement sylvicole sur la croissance à long terme du hêtre

Nous avons distingué les accroissements en largeur et en surface de cerne en fonction du traitement sylvicole associé au peuplement (Fig. 34). Nous observons une différence nette entre les peuplements de futaie (régulière + irrégulière, et sur souche) et les taillis-sous-futaie (en conversion ou non), qui croissent plus vite. Les différences sont légèrement plus importantes que celles observées dans le nord-est de la France (Badeau, 1995), avec une croissance radiale supérieure dès 20 ans dans les taillis-sous-futaie. Les effectifs dans ces derniers deviennent trop faibles après 100 ans pour pouvoir comparer les courbes.

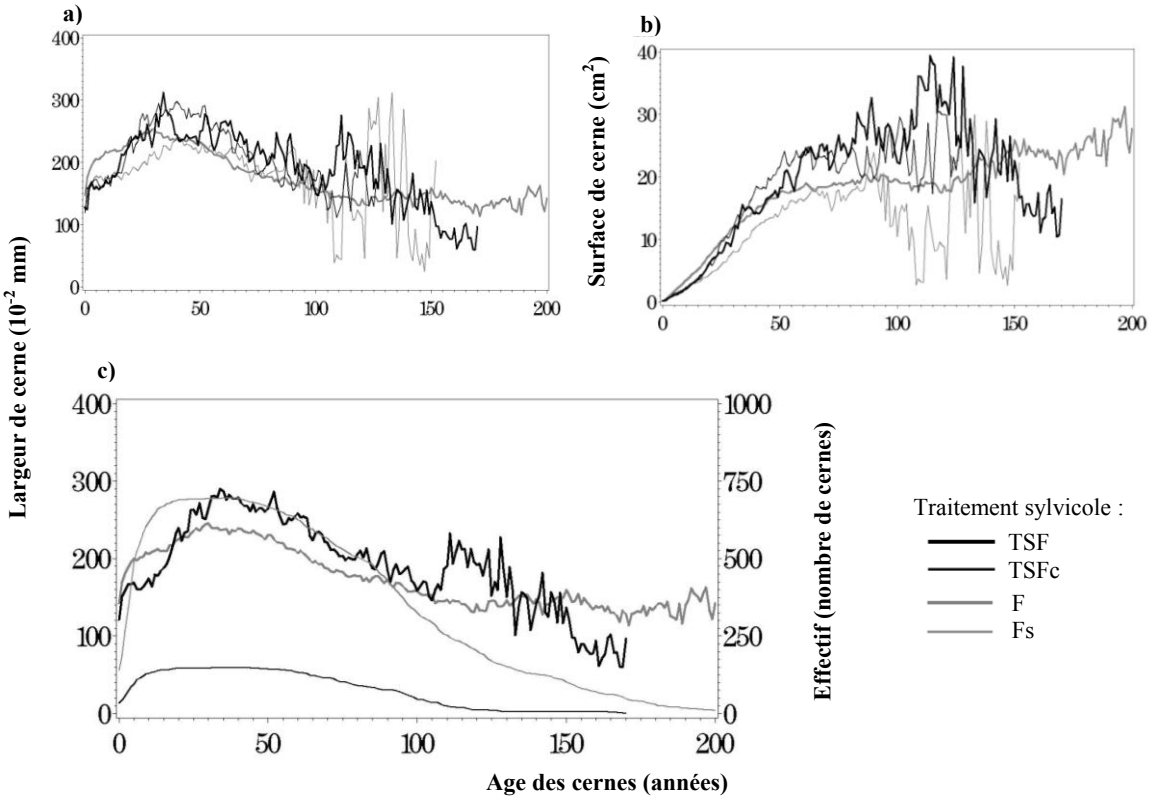


Fig. 34. Accroissement radial du hêtre en fonction de l'âge des cernes, par type de régime sylvicole. Accroissement a) en largeur de cerne pour les quatre types de sylviculture ; b) en surface de cerne pour les quatre types de sylviculture et c) en largeur de cerne pour un regroupement des types de sylviculture (futaies *versus* taillis-sous-futaie). TSF : taillis-sous-futaie ; TSFc : taillis-sous-futaie en conversion ; F : futaie ; Fs : futaie sur souche.

ii Analyse de la croissance moyenne depuis 1976

Relation entre croissance radiale moyenne et présence du hêtre

Les facteurs de structuration de l'échantillon, considérés comme très significativement corrélés à la présence du hêtre en plaine sud-ouest de l'aire de répartition (données IFN), et la probabilité de présence modélisée par le climat, sont testés pour expliquer $\boldsymbol{Ic_{33}}$ dans un modèle de régression linéaire. Aucun d'entre eux, en classe (classes de structuration du plan d'échantillonnage) ou en variable continue, n'est significatif. Nous avons représenté les largeurs de cernes brutes depuis 1976 en fonction de l'âge du cerne et

pour chacune des classes des facteurs de structuration de l'échantillon et la probabilité de présence modélisée (Fig. 35). Les accroissements semblent similaires entre les classes de ces facteurs.

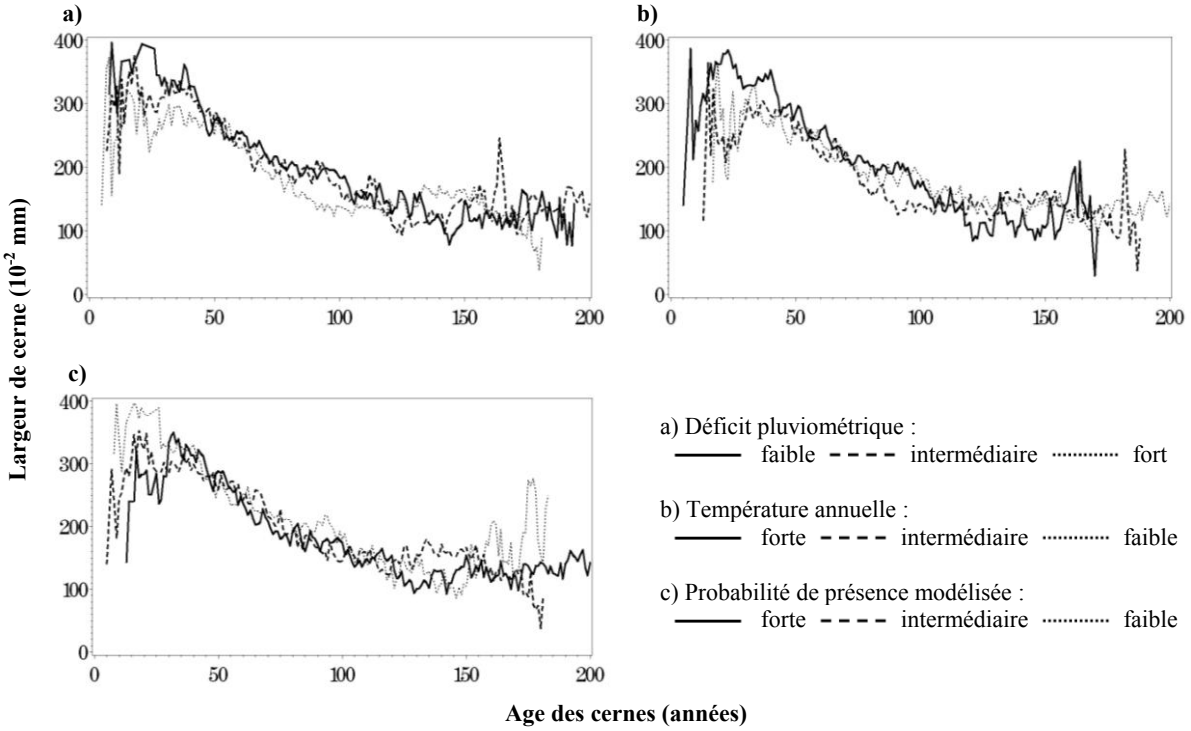


Fig. 35. Accroissement radial du hêtre en fonction de l'âge des cernes, entre 1976 et 2008, par classe de a) déficit pluviométrique estival ; b) température annuelle et c) probabilité de présence modélisée par le climat. n = 557 arbres.

Contraintes environnementales et facteurs de compensation agissant sur la croissance moyenne récente

Les régressions linéaires multiples de la croissance radiale entre 1976 et 2008, déterminées par une sélection des meilleurs scores de R^2 ajustés, sont effectuées en distinguant les substrats calcaires des non calcaires. Le facteur trophique (richesse du sol) a en effet un poids très important dans les analyses, et nous supposons que les facteurs de contrôle de la croissance ne sont pas les mêmes entre les différents substrats. Les deux premiers axes (53% de variance) d'une analyse en composante principale des variables de sol sont présentés Fig. 36. Les résultats de la régression pour les sols non calcaires sont résumés Tableau 18. Nous avons sélectionné les modèles à quatre variables maximum les plus interprétables parmi les meilleurs obtenus. Quatre composantes ressortent sur la majorité des modèles proposés par la procédure : i) la longueur de la saison de végétation agissant positivement sur la croissance radiale, ii) l'effet négatif de l'intensité du déficit hydrique à la fin de la saison de végétation, iii) l'excès d'eau en dehors de la saison de croissance, ici représenté par les précipitations annuelles, très corrélées, et iv) le traitement sylvicole, avec une croissance radiale moins forte en futaie. Le R^2 du modèle est égal à 0,30. Dans les

peuplements situés sur substrats calcaires, compte-tenu du faible nombre de placettes (n = 18), nous n'avons sélectionné que les modèles à une variable. Le meilleur score de R^2 ajusté est atteint avec l'indicateur d'Ellenberg pour l'humidité, qui a un effet positif sur la croissance radiale moyenne (R^2=0,44).

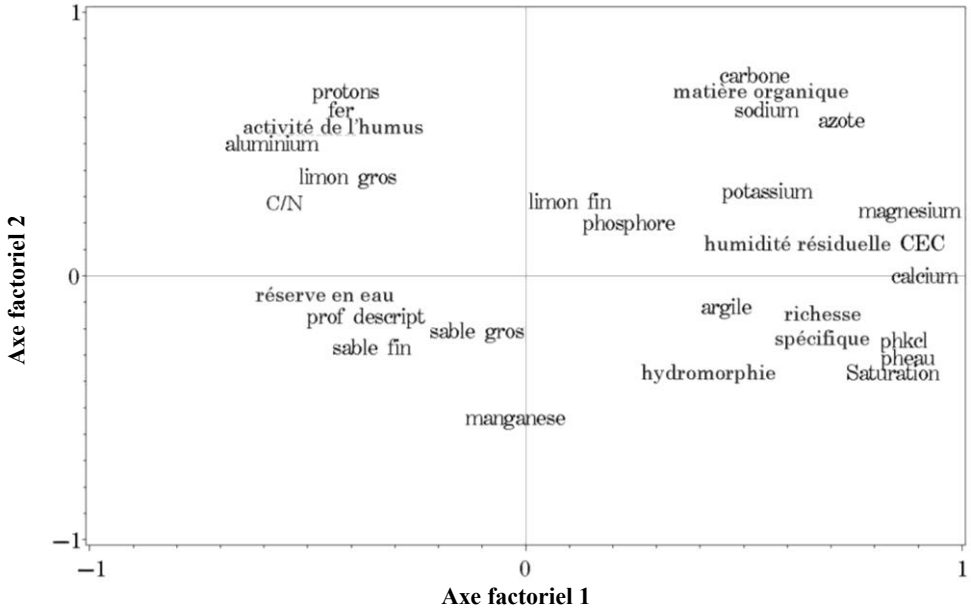


Fig. 36. Analyse en composantes principales des variables sol (n = 28 variables). La part de variance représentée par les deux premiers axes est de 53%. n = 85 placettes.

Tableau 18 Variables écologiques expliquant l'indice de croissance radiale moyenne de 1976 à 2008 (Ic_{33}) dans les hêtraies non calcaires du sud-ouest (n = 65). Des variables climatiques, topo-édaphiques et certaines caractéristiques de peuplement sont testées.

Variable	coefficient	F	p
constante	156,0	-	0,0005
Longueur de saison de végétation	51,7	10,96	0,0016
Déficit hydrique de septembre	–2,18	7,97	0,0065
Précipitations annuelles	–0,099	7,29	0,0091
Traitement sylvicole	-	2,79	0,0485

Tableau 19 Variable écologique expliquant le mieux l'indice de croissance radiale moyenne de 1976 à 2008 (Ic_{33}) dans les hêtraies calcaires du sud-ouest (n = 18). Des variables climatiques, topo-édaphiques et certaines caractéristiques de peuplement sont testées.

Variable	coefficient	F	p
constante	-909,6	3,59	0,0025
Indicateur d'Ellenberg pour l'humidité	187,4	3,53	0,0028

3.b. Analyse des variations interannuelles de la croissance radiale

i Relation entre réaction de croissance à la sécheresse et présence du hêtre

Les trois facteurs de structuration de l'échantillon des « hêtraies limites » (température annuelle, déficit pluviométrique estival et réserve en eau du sol), ainsi que la probabilité de présence modélisée, sont testés pour expliquer $\boldsymbol{Ic_{int}}$ dans un modèle de régression linéaire multiple. Les différentes composantes du bilan hydrique annuel calculé par le modèle BilJou à partir de données journalières, sont introduites dans la régression. Comme nous avons déjà vu, le type de substrat (calcaire, non calcaire) joue un rôle prédominant dans le comportement de croissance. Nous avons donc également introduit le type de substrat en deux classes dans la régression. Parmi les facteurs structurants climatiques testés seul le déficit pluviométrique estival est significatif, très légèrement ($p < 0\ .05$), avec un effet positif sur la croissance radiale. Les trois composantes du bilan hydrique annuel expliquent significativement les variations de croissance, avec un effet négatif de l'intensité et de la précocité du stress hydrique, mais positif de la durée. La valeur médiane d'$\boldsymbol{Ic_{int}}$ fournit des résultats très proches de la valeur moyenne, mais meilleurs. Nous présentons les résultats pour la valeur médiane d'$\boldsymbol{Ic_{int}}$ dans le Tableau 20. Le R^2 de la régression est faible (0,12). Nous avons réalisé la même analyse en entrant, dans les modèles, les facteurs de structuration de l'échantillon des « hêtraies limites » en variables continues et non plus en classes. Les résultats sont très similaires et globalement légèrement meilleurs.

Tableau 20 Effet des trois composantes du bilan hydrique de l'année (issues de BilJou), des facteurs de structuration de l'échantillon des hêtraies sud-ouest et du type de substrat sur la croissance radiale interannuelle (Ic_{int}). n = 2450 années dans 85 placettes.

Variable	coefficient	F	p
constante	–0,66	-	<0,0001
Précocité du stress de l'année	$-3{,}8\ .10^{-3}$	110,39	<0,0001
Intensité du déficit hydrique de l'année	$-4{,}5\ .10^{-3}$	41,25	<0,0001
Durée du stress hydrique de l'année	$1{,}5\ .10^{-3}$	11,32	0,0008
Substrat (type calcaire)	–0,034	5,47	0,0194
Déficit pluviométrique estival (classe forte)	0,036	3,03	0,0487

Comme le type de substrat est significatif, nous avons réalisé la même régression par type de substrat (calcaire et non calcaire). Les résultats concernant les peuplements non calcaires sont proches, mais la composante de durée du stress hydrique n'est plus significative. En revanche, le facteur de structuration température annuelle devient significatif ($p < 0{,}05$; $F = 3{,}18$), avec un effet négatif des fortes températures annuelles moyennes sur la croissance radiale. Dans les peuplements calcaires (n = 563 années, 20 placettes analysées), les résultats de la régression des valeurs $\boldsymbol{Ic_{int}}$ montrent qu'aucun des deux facteurs climatiques de structuration de l'échantillon n'est significatif (Tableau 21). La probabilité de présence

modélisée par le climat non plus. Les trois composantes du bilan hydrique annuel restent en revanche très significatives et expliquent 22% de la variance. L'intensité et la précocité du stress hydrique annuel sont associées à une diminution de la croissance, alors que la durée du stress hydrique annuel présente au contraire un effet positif sur les accroissements radiaux.

Tableau 21 Effet des trois composantes du bilan hydrique annuel (issues de BilJou) et des facteurs de structuration de l'échantillon des hêtraies sud-ouest sur la croissance radiale interannuelle (moyenne Ic_{int}). n = 563 années dans 20 placettes sur substrat calcaire.

Variable	coefficient	F	p
constante	–1,30	-	<0,0001
Précocité du stress de l'année	$-5{,}8 .10^{-3}$	94,16	<0,0001
Intensité du déficit hydrique de l'année	$-6{,}7 .10^{-3}$	17,41	<0,0001
Durée du stress hydrique de l'année	$4{,}1 .10^{-3}$	12,87	0,0004

ii Contraintes climatiques et facteurs locaux agissant sur la croissance interannuelle

La procédure de sélection des modèles sur le meilleur R² ajusté à quatre variables maximum est utilisée dans une régression linéaire multiple. Les variables climatiques mensuelles et annuelles et les variables topo-édaphiques les plus significatives sont (Tableau 22) la température maximale de septembre et la précocité du stress hydrique (effets négatifs sur $\boldsymbol{Ic_{int}}$), les précipitations de mai (effet positif), l'intensité du déficit hydrique et la réserve en eau du sol (effets respectivement négatif et positif). Les variables qualitatives de compensation restantes, testées une à une dans la même régression, ne font apparaître qu'un effet du substrat (faible croissance sur granite, grès et limons). Le R² du modèle est faible (0,19). L'indice de croissance moyenne $\boldsymbol{Ic_{33}}$ n'est pas significatif dans la régression. La relation entre l'écart-type de la croissance interannuelle $\boldsymbol{Ic_{int}}$ par placette et l'indice de croissance moyenne $\boldsymbol{Ic_{33}}$ également par placette n'est pas significative.

Tableau 22 Effet du bilan hydrique annuel (BilJou), du climat annuel et des facteurs locaux sur la croissance radiale interannuelle (médiane Ic_{int}) des hêtraies du sud-ouest entre 1976 et 2008. n = 2451 années dans 84 peuplements.

Variable	coefficient	F	p
constante	0,48	-	<0,0001
Température maximale de septembre de l'année	$-4{,}3 .10^{-2}$	186,27	<0,0001
Précocité du stress de l'année	$-2{,}7 .10^{-3}$	51,42	<0,0001
Précipitations de mai de l'année	$1{,}2 .10^{-3}$	51,05	<0,0001
Intensité du déficit hydrique de l'année	$-1{,}4 .10^{-3}$	24,17	<0,0001
Substrat	-	8,20	<0,0001
Réserve en eau du sol	$2{,}0 .10^{-4}$	3,89	0,0487

3.c. Anomalie de croissance en hauteur en limite d'aire

i Relation entre Ic_{H0} et présence du hêtre

Les facteurs climatiques associés à la présence du hêtre dans le sud-ouest ainsi que la probabilité de présence modélisée sont testés dans une régression linéaire multiple comme variables explicatives d'Ic_{H0}. Seul le déficit pluviométrique d'été explique significativement les anomalies de hauteur, en classe ou en variable continue. L'effet est négatif et le R^2 de la régression atteint 0,14.

Tableau 23 Relation entre Ic_{H0} et les facteurs associés à la présence du hêtre. n = 85.

Variable	coefficient	F	p
constante	1,28	-	<0,0001
Déficit pluviométrique estival (variable continue)	$1,8 .10^{-3}$	13,90	0,0004

ii Relation entre croissance radiale et croissance en hauteur du hêtre

Les corrélations de Pearson sont calculées entre les indices Ic_{H0} et Ic_{33}. La corrélation est positive (0,39) et significative ($p < 0,001$). La Fig. 37 illustre cette relation.

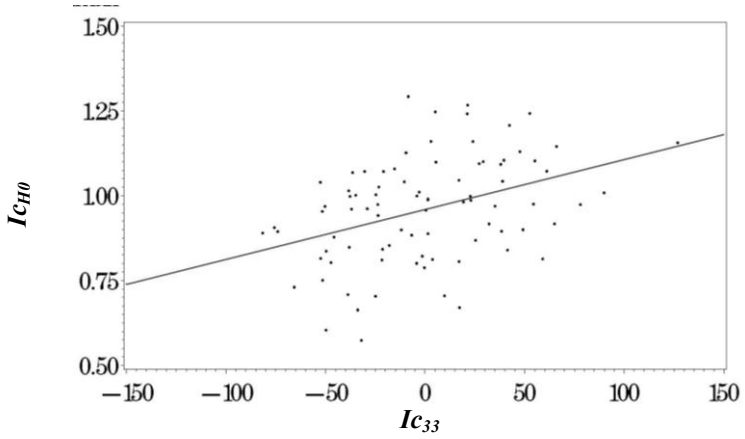


Fig. 37. Relation entre la croissance en hauteur (indice Ic_{H0}) et la croissance radiale (indice Ic_{33}), dans les 85 placettes « hêtraies limites ».

3.d. Variations spatiales de la croissance radiale du hêtre à large échelle au travers des données de'l'Inventaire Forestier National

Nous présentons brièvement les premiers résultats de cette étude, encore en cours.

i Résultats de la modélisation d'IR_0 en fonction des variables écologiques

Le modèle (Eq. 12) résultant de la régression linéaire présente un R^2 de 0,22. Les variables y sont présentées par ordre décroissant de R^2 partiel. Quatre composantes se distinguent : (i) les températures de printemps (effet positif sur la croissance), (ii) les stress de température ou de sécheresse d'été attribuables à $T_{max\ juillet}$ et $ETP_{été}$ (effets négatifs), (iii) les potentialités de réserve en eau du sol représentées par Aff_{roc} et $Prof_{sol}$ (respectivement effets négatif et positif) et (iv) la richesse trophique (effet positif).

Eq. 12 $IR_0 = 19 + 1{,}9 \times T_{moy\ mai} - 1{,}0 \times T_{max\ juillet} - 0{,}36 \times Aff_{roc} + 0{,}30 \times Prof_{sol} + 2{,}0 \times Humus - 0{,}03 \times ETP_{été}$

Où :
IR_0 : moyenne par placette des largeurs des 5 derniers cernes (mm)
$T_{moy\ mai}$: température moyenne de mai (°C)
$T_{max\ juillet}$: température maximale de juillet (°C)
Aff_{roc} : affleurement rocheux (dixième de surface couverte)
$Prof_{sol}$: profondeur de sol (m)
$Humus$: type d'humus en deux classe (0 = mor ; 1 = autres)
$ETP_{été}$: évapotranspiration potentielle estivale de Turc (mm)

ii Représentation spatiale de la croissance radiale

La Fig. 38 représente la variation spatiale de la croissance radiale du hêtre modélisée à l'échelle de la France. Les meilleurs accroissements correspondent principalement aux zones nord et nord-est de la France, centre d'aire de l'espèce en plaine. Dans la partie nord-ouest les valeurs sont en moyenne encore élevées. Cependant, les accroissements modélisés présentent une mosaïque de valeurs, illustrant une très forte variabilité spatiale pour ce trait. Compte-tenu des faibles effectifs de hêtraies inventoriées dans le sud-ouest de la France, l'information croissance est peu exploitable dans cette zone et le modèle ne calcule pas de valeur d'accroissement.

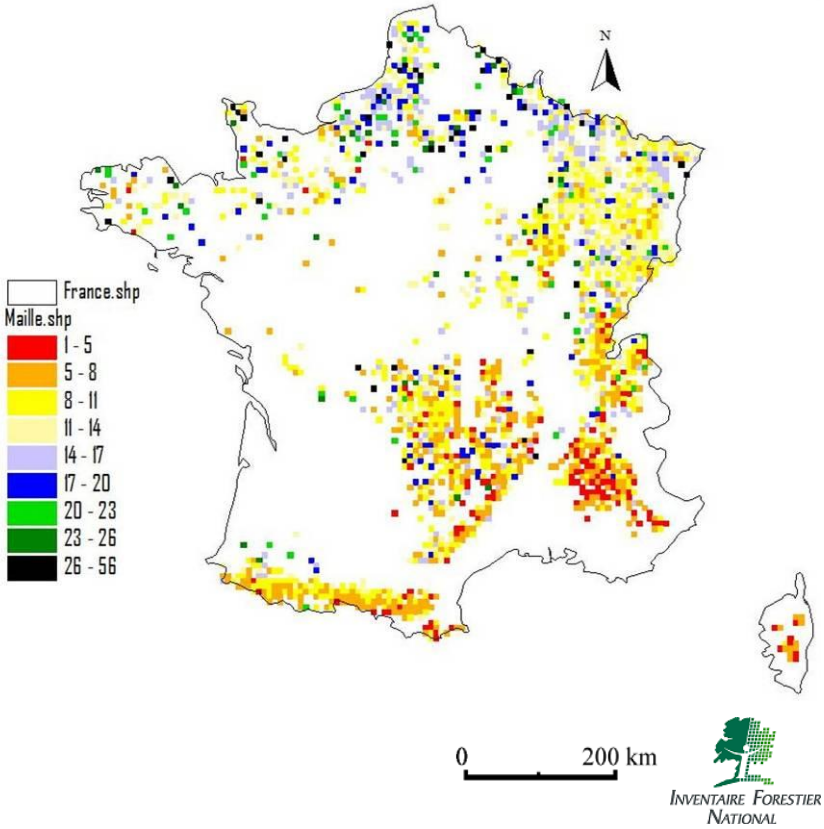


Fig. 38. Variation spatiale de la croissance radiale modélisée à partir des largeurs des cinq derniers cernes mesurées dans 7441 placettes de l'IFN. Représentation dans par maille de 8x8 km. Classes de valeurs exprimées en mm.

4. Discussion

4.a. Compromis entre performances de croissance et maintien du hêtre en limite d'aire

L'échantillonnage « hêtraies limites » couplé aux données d'inventaire de l'IFN est adapté à l'étude du lien entre croissance radiale (ou en hauteur) et fréquence du hêtre, mais ne nous a pas permis de mettre en évidence de lien stable entre ces variables. Nous avons pu démontrer des relations significatives à travers les différentes approches utilisées, mais toujours limitées en valeur explicative. La croissance radiale moyenne depuis 1976 ne montre aucune relation significative avec les variables climatiques associées à la présence du hêtre ni avec la probabilité modélisée par notre modèle climatique. Plusieurs explications sont possibles. La période récente de croissance, depuis 1976, est particulière car elle présente une fréquence élevée d'évènements de sécheresse forte, dont nous connaissons les effets déterminants sur la croissance interannuelle du hêtre, ce que nous avons d'ailleurs vérifié avec nos données. Cette période est par conséquent unique et il est possible que le signal de croissance associé à la présence de l'espèce soit masqué par ces évènements. Dans le climat particulier des 30 dernières années, le contrôle de la croissance en limite d'aire pourrait principalement dépendre des évènements climatiques exceptionnels. Les compensations locales des contraintes climatiques pourraient également intervenir dans la déconnexion présence / croissance si les facteurs de compensation concernés sont différents ou n'ont pas le même effet sur la présence et la croissance de l'espèce.

Par l'analyse des courbes de croissance globale, nous avons cependant montré que le déficit pluviométrique estival, défavorable à la présence du hêtre, a bien un effet négatif également sur sa croissance radiale. Les autres facteurs associés à la fréquence de l'espèce sont significatifs mais présentent un effet contraire : les fortes températures moyennes et la probabilité de présence (toutes deux très corrélées) correspondent aux meilleurs accroissements. Cependant, là où température élevée et fort déficit hydrique se combinent, les accroissements annuels aux âges élevés, les plus récemment formés, montrent une décroissance marquée (Fig. 33). L'indicateur de croissance en hauteur n'a montré aucune corrélation significative avec la fréquence de présence de l'espèce, mais présente cependant une décroissance significative avec l'accroissement du déficit hydrique estival. Les résultats des modèles de croissance radiale ou d'indice de fertilité (Seynave et al., 2008) construits à partir des données de l'IFN sont cohérents avec les contraintes stationnelles connues pour le hêtre et coïncident en partie avec la limite de l'espèce à l'échelle biogéographique. Cependant, les résultats des deux approches (croissances radiale et en hauteur), similaires dans leur globalité, ne permettent pas d'étudier finement le comportement de croissance du hêtre dans le sud-ouest, où la naturalité de la limite du hêtre pose question. Les performances

de hauteur demeurent élevées à l'approche de cette limite dans les résultats de Seynave et al., et nous n'observons pas de diminution marquante pour la croissance radiale dans nos résultats. A travers des données récoltées dans notre inventaire des « hêtraies limites », nous avons pu montrer que les performances de croissance radiale du hêtre, certes plus faible qu'en centre d'aire (nord-est de la France), ne diminuent pas avec la diminution de fréquence de présence de l'espèce. L'ensemble de ces observations suggère que l'espèce n'est pas en limite de son aire dans la partie sud-ouest de la France. La relation positive et significative entre les croissances radiale et en hauteur dans les « hêtraies limites » et les similarités observées à large échelle rendent cohérente l'utilisation des différentes approches (croissances radiales et en hauteur, à large échelle et en limite d'aire), pour étudier le comportement de croissance du hêtre à l'approche de sa limite d'aire.

Nous n'avons pas observé de variations nettes de réponse de croissance radiale aux variations climatiques interannuelles dans les populations situées sous de fortes contraintes climatiques régionales. Aux marges sud de l'espèce, des phénomènes de tolérance à la sécheresse extrême de 2003 ont pourtant été enregistrés chez certaines populations, contrairement à des populations de centre d'aire, moins soumises à ces contraintes en conditions normales (Fotelli et al., 2009). Jump et al. (2006) ont établi à partir de profils génotypiques que des populations du sud-ouest de l'Europe présentaient des capacités d'adaptation aux températures élevées. De meilleures efficiences d'utilisation de l'eau ont également été observées dans cette zone, cependant aucun effet positif n'a été noté sur les chutes de croissance pour les populations de basses altitudes (Peñuelas et al., 2008).

4.b. Contraintes majeures et compensation locale de la croissance en limite d'aire du hêtre

Tout au long de nos analyses, nous remarquons que les comportements de croissance sont dépendants du type de substrat, avec une opposition nette entre les peuplements situés sur matériau calcaire et ceux localisés sur sol acide.

Le déterminisme climatique de la croissance radiale du hêtre est défini par des contraintes à l'échelle annuelle mais est aussi visible à travers les moyennes climatiques. Les accroissements radiaux moyens fournissent une vue d'ensemble de ces déterminants. En tenant compte du type de substrat, nous avons montré les effets positifs de la longueur de saison de végétation, négatif du déficit hydrique de fin de saison, c'est-à-dire de la durée du stress hydrique, et négatif des excès de précipitations. Sur substrat calcaire, où le facteur de contrôle est supposé lié à la réserve en eau dans le sol, nous avons identifié l'humidité locale comme un facteur déterminant et positif pour la croissance. Les facteurs climatiques ou pédo-climatiques expliquant significativement les variations interannuelles de croissance radiale

correspondent aux composantes du bilan hydrique (avec un effet négatif de l'intensité et de la précocité du stress hydrique), aux températures maximales de fin de saison de croissance, (associées à la durée du stress de température) et aux précipitations de printemps. L'ensemble de ces facteurs correspond à ce que l'on sait de l'écologie du hêtre et plus particulièrement concordent avec son comportement de croissance, en centre d'aire de répartition.

Les facteurs locaux intervenant sur les performances de croissance du hêtre en limite d'aire sont clairement identifiés. A travers l'étude des courbes de croissance globale, nous mettons en évidence l'effet positif de la réserve en eau permettant de limiter la contrainte de sécheresse. Cet effet est également visible sur la croissance interannuelle. L'exposition nord, augmentant le niveau d'humidité et limitant les trop forts rayonnements, influence positivement les performances du hêtre avec une certaine latence (âge de maturité sexuelle environ). Les expositions sud favoriseront le hêtre aux premiers stades de développement dans le peuplement, par des conditions de lumière et de températures optimales pour sa croissance, mais seront néfastes à un âge plus avancé. Les sols peu hydromorphes sont favorables à la croissance, ce qui coïncide avec la forte sensibilité racinaire à l'excès d'eau bien connue pour le hêtre (Dreyer, 1994). Nous observons que le confinement, représenté par la position topographique de vallon, correspond à de meilleures croissances. Cela peut s'expliquer par l'effet tampon des fortes variations de sécheresse ou de température, et par l'existence de sols en général plus épais dans ces situations. L'effet du substrat est illustré par l'opposition argile et granite. Nous l'interprétons en fait par un effet positif des sols argileux à meilleures réserves en eau et par un effet négatif des sols hyper-acides. Cette tendance s'observe également pour la croissance radiale interannuelle.

L'effet compensateur de la réserve utile est mis en évidence par les courbes de croissance globale représentées par niveau de contrainte climatique. De fortes valeurs de réserve en eau augmentent plus ou moins sensiblement la croissance lorsque le déficit pluviométrique, les températures annuelles sont fortes ou la probabilité climatique est faible. Ainsi, l'effet des températures annuelles fortes, jusqu'alors défini comme néfaste à la présence du hêtre, mais favorable à sa croissance, est en partie dépendant des valeurs de réserve en eau du sol.

Nous avons également pu observer des interactions entre les deux contraintes climatiques moyennes structurantes de la présence du hêtre, dans l'étude des courbes de croissance globale : lorsque le niveau de déficit pluviométrique d'été est fort, la température diminue la croissance. Lorsque le déficit est faible, alors les performances de croissance sont améliorées par les fortes températures.

5. Conclusion

Les variations interannuelles de la croissance du hêtre dans le sud-ouest présentent donc un déterminisme climatique classique. La croissance depuis 1976 en limite d'aire ne semble que discrètement affectée par les gradients climatiques qui gouvernent la distribution de l'espèce. Les facteurs locaux (microclimat et sol) agissent sur ce contrôle climatique, en permettant par exemple aux fortes températures d'augmenter très significativement les performances de croissance de l'espèce. Ainsi, sous réserve de situations locales favorables, la croissance du hêtre peut ne pas représenter une limitation en bordure sud-ouest de son aire actuelle. La croissance modélisée par Seynave et al. (2008), les facteurs de contrôles et les niveaux de croissance déterminés dans nos données, ainsi que les potentialités de présence modélisées par la flore dans cette même zone, corroborent l'hypothèse d'une action anthropique néfaste à la présence du hêtre.

Les cernes âgés, formés récemment, de notre échantillon sud-ouest, accusent une diminution forte de croissance dans les situations les plus contraintes (Fig. 32). Il peut s'agir pour une part d'une vulnérabilité accrue des arbres âgés à la contrainte climatique (mais qui ne constituerait pas *a priori* pas une explication fonctionnelle à la disparition du hêtre, les arbres en question ayant largement dépassé l'âge de se reproduire), ou bien d'une réponse au climat particulièrement chaud et marqué de sécheresses importantes de ces trente dernières années, signal d'une évolution du climat vers des conditions franchement défavorables à l'espèce.

Chapitre III. Régénération naturelle du hêtre en limite d'aire

1. Introduction

Dans ce chapitre, nous considérons la régénération naturelle du hêtre définie par deux composantes, la fructification et l'établissement des semis, comme un facteur-clé du renouvellement des peuplements fermés de hêtre, localisés dans sa limite sud de l'ouest de l'Europe, où les contraintes de sécheresse et de température sont fortes. Les variations temporelles de la fructification du hêtre ont été bien étudiées (Overgaard et al., 2007 ; Piovesan & Adams, 2001), mais peu de travaux considère le patron spatial de la production de fruits de l'espèce. La régénération du hêtre est principalement étudiée en Europe Centrale et de l'ouest, à une échelle locale, et les auteurs cible essentiellement leurs travaux sur l'influence de la lumière. Dans le but d'étudier la régénération, processus-clé du renouvellement des populations, comme un indicateur de limitation de l'espèce à l'échelle biogéographique, il est nécessaire de mener des études le long de gradients environnementaux plus étendus et plus extrêmes, comme dans les zones de marges d'aire. Nous avons émis l'hypothèse que les variations temporelles de la fructification et de l'établissement du hêtre sont contrôlées par les mêmes facteurs climatiques et locaux que ceux qui expliquent les variations spatiales.

Comme chez les individus matures, les brins de régénération sont sensibles à la sécheresse, car cela affecte les performances écologiques (Galle et al., 2007), la croissance et la nutrition azotée (Fotelli et al., 2001 ; Fotelli et al., 2002), la compétitivité (Fotelli et al., 2002 ; Fotelli et al., 2005) et par conséquent la densité (Madsen et al., 2008). L'intensité lumineuse est un facteur crucial pour le développement des semis, spécialement dans les forêts fermées, malgré la tolérance du hêtre à l'ombre. En effet, l'influence des trouées dans le couvert arborescent ont été étudiées à travers des expérimentations (ouverture de la canopée) ou bien par des observations dans les trouées naturelles (chablis), dans le sud et le centre de l'Europe. L'ouverture du couvert modifie les conditions de croissance et d'établissement du hêtre (Caquet et al., 2009 ; Collet et al., 2001 ; Gansert et al., 1998 ; Modrý et al., 2004 ; Topoliantz & Ponge 2000). Cependant, les effets de la lumière sont complexes puisque de trop fortes intensités peuvent jouer un rôle négatif (Emborg et al., 1998 ; Peltier et al., 1997 ; Tognetti et al., 1998) et parce que la lumière peut agir en interaction avec la réserve en eau du sol (Petritan et al., 2007). Dans de récentes études, Caquet et al. (2009) et Madsen et al. (2008) démontrent que la régénération existante représente une condition-clé dans la réussite de l'établissement du hêtre lors d'une augmentation de l'intensité de la lumière. Cela confirme l'intérêt d'étudier la régénération du hêtre dans les peuplements fermés comme indicatrice de potentialités de renouvellement du peuplement.

Les effets de l'abroutissement par les cervidés ont également été étudiés, mais les résultats sont discutés. Ce phénomène peut nuire à l'établissement de jeunes semis (Kenderes et al., 2008), mais il ne semble réduire que les très fortes densités de régénération selon Olesen et al. (2008). Dans d'autres études portant sur la régénération naturelle des forêts, Modrý et al. (2004) ont conclu que les plantules de hêtre sont faiblement concernées par l'abroutissement. Cela pourrait représenter un avantage compétitif pour le hêtre par rapport à d'autres espèces, plus affectées. Enfin, les interactions biotiques de types compétition entre le hêtre et d'autres espèces ont été énoncées comme des facteurs-clé dans le succès d'établissement de *Fagus sylvatica* (Fotelli et al. 2001 ; Fotelli et al. 2002).

Peu d'études ont été menées pour déterminer la relation entre la densité de cupules et l'abondance de semis dans les peuplements de hêtre. Topoliantz & Ponge (2000) ont observé que la densité maximale de semis ne correspondait pas avec l'abondance de fruits la plus forte. Les auteurs évoquent la possibilité que des conditions environnementales limitantes pour l'écologie du hêtre diminuent l'installation des semis, mais que la fructification s'intensifie. Cela pourrait représenter une manière de limiter l'échec de la régénération. Innes (1998) a également montré que la production de cupules était corrélée avec l'augmentation de la transparence des houppiers et la mortalité des arbres. Cependant, si la proportion de hêtre et la taille des populations tendent à diminuer à l'approche de la limite sud de l'aire, il est possible que la fructification soit affectée, puisque l'isolement des arbres peut représenter un effet négatif sur la pollinisation croisée et donc sur la fructification du hêtre (Hilton and Packham, 1997), dont les taux d'autofécondation sont très faibles.

Les objectifs de cette étude sont tout d'abord de déterminer les facteurs climatiques et locaux contrôlant la régénération naturelle du hêtre d'Europe dans sa limite sud-ouest, sèche et chaude. Nous considérons deux indicateurs de la régénération des peuplements : les densités de fruits et de plantules. Nous testons ensuite la relation existant entre les deux, et entre ces densités et le déclin des peuplements de hêtre. Si la contrainte climatique régionale comme la sécheresse ou la température influence la régénération, alors nous pouvons émettre de sérieux doutes sur la capacité de renouvellement des peuplements en marges d'aire dans le contexte des changements climatiques.

2. Approche et analyse de données

L'ensemble des variables mesurées et des méthodes d'échantillonnage utilisées sont décrites dans le Chapitre I. Dans notre étude, nous avons tenté d'identifier les tendances climatiques déterminant la qualité de la régénération. Cependant, les paramètres climatiques et les densités ne correspondent pas à des périodes de mesures similaires : les semis et cupules ont été comptés une seule fois par placette, alors que le climat utilisé représente des valeurs moyennées sur 30 ans. Nous avons négligé l'impact de cette différence d'échelle sur

nos résultats. Tout d'abord parce que les variations interannuelles de la production de fruits est spatialement étendue et représente un phénomène temporellement synchronisé (Koenig & Knops, 1998), comme dans la plupart des espèces d'arbres communes aux zones tempérées. Ensuite, parce que le classement des sites selon la quantité de fruits produite demeure stable entre deux années de forte production (année à faînée), comme cela est observé dans le réseau permanent RENECOFOR. Enfin, les semis d'âge différents ont été comptabilisés (nous supposons des âges variant de 1 à 10 ans). L'influence du climat des années précédant la mesure est donc intégrée dans nos mesures à travers la survie des plantules et la germination. Ainsi, l'utilisation d'un climat régional moyen n'est pas incohérente avec une mesure ponctuelle des densités.

Des régressions linéaires, analyses de variance et de covariance sont utilisées pour identifier les variables écologiques et dendrométriques liées aux densités de cupules et de semis. De telles analyses requièrent l'indépendance des variables descriptives pour rendre l'interprétation des résultats possible. En raison de l'existence d'un fort niveau de colinéarité entre les variables testées dans notre étude, une réduction de leur nombre s'impose. C'est pourquoi nous avons adopté une approche analytique plus complexe.

Dans une première étape, nous avons réalisé des régressions linéaires et des analyses de variances univariées avec toutes les variables écologiques et dendrométriques disponibles de notre base de données « hêtraies limites » et du modèle AURELHY. Nous avons listé les variables significatives pour chaque densité étudiée. Ces analyses fournissent une première description des effets écologiques et dendrométriques potentiels sur la régénération.

Dans une seconde étape, nous avons effectué des régressions linéaires multiples, des analyses de variance et de covariance basées sur une procédure de sélection des variables par score du R^2 ajusté. Cette méthode permet d'obtenir des groupes de variables expliquant le mieux la variabilité des densités étudiées. Le nombre de variables dans chacun des groupes de chaque analyse peut être fixé. Nous avons sélectionné les groupes de deux, trois et quatre variables correspondant aux 20 meilleurs R^2. Dans un but descriptif, nous avons résumé les principaux effets expliquant chacune des densités de cupules et de semis. Pour cela, nous avons regroupé les variables significatives ayant une corrélation de Pearson supérieure à 0,75. La fréquence de représentation de ces ensembles fournit une aide à l'interprétation pour identifier les principaux facteurs influençant la régénération.

Dans une troisième étape, une analyse de covariance pour chacune des deux densités analysées a été réalisée avec l'ensemble des variables significatives obtenue dans les analyses précédentes. Nous avons utilisé la procédure de sélection pas-à-pas *stepwise* avec un nombre maximal de quatre étapes d'entrée de variables. Nous avons déterminé les variables du modèle final en utilisant les résultats obtenus dans les deux étapes précédentes et en fonction de l'interprétabilité ou de la pertinence des variables potentielles. Nous avons enfin calculé la

diminution du R^2 entre le modèle complet et un modèle réduit d'une des variables, afin d'estimer les importances relatives des variables.

Dans les analyses de la densité de cupules, nous avons introduit une covariable correspondant à la capacité de production de fruits intrinsèque au peuplement. Nous n'avons pas sélectionné des variables d'importance relative du hêtre dans le peuplement (i.e. taux de recouvrement, densité dans la placette, etc…) car elles pourraient révéler un gradient de contrainte générale pour le hêtre, comme par exemple un gradient climatique de température ou de sécheresse. Nous avons donc considéré l'importance absolue des arbres supposés matures (individus fructifiant) dans le peuplement comme la caractéristique la plus représentative de la capacité de production de cupules propre au peuplement.

Dans l'analyse des relations entre densité de semis et variables écologiques et dendrométriques, nous avons testé la densité de cupules en covariable afin de mettre en évidence une éventuelle relation entre les deux indicateurs de la régénération du hêtre. Nous avons également utilisé les corrélations de Pearson associées d'un test de significativité pour étudier les relations entre chaque densité et le déclin du hêtre, à travers les variables de dépérissements relevées et calculées. Nous avons appliqué des transformations logarithmiques aux densités pour minimiser les possibles biais introduits par la présence d'*outliers*.

L'ensemble des analyses statistiques est réalisé avec le logiciel SAS/STAT® (version 9.2).

3. Résultats

Le résumé des statistiques des densités de cupules et de semis sont données (Tableau 24). La Fig. 42 présente la distribution de ces densités dans l'échantillon.

3.a. Relations entre l'abondance de fructifications et les variables écologiques et de peuplement

Les variables significative ($p<0,05$) des régressions linéaires univariées sont présentées Tableau 25. Nous avons classé ces variables par effet principal : caractéristiques dendrométriques du peuplement, conditions édaphiques chimiques ou physiques, contrainte hydrique représentée par des variables sol et/ou climat et contrainte thermique.

Les résultats montrent qu'au moins une variable de chaque effet principal présente un R^2 conséquent (valeurs de 0,18 à 0,55). L'effet peuplement est le facteur le plus explicatif de la densité de fruit. Les variables les plus significatives comme la surface terrière du hêtre, le nombre d'individus, l'âge du peuplement et la proximité de hêtre fructifiant du placeau, décrivent l'importance des hêtres dominants ou matures dans le peuplement et agissent positivement. Des variables édaphiques se sont également montrées explicatives d'une part

non-négligeable de variabilité (R^2 aux alentours de 0,20). Elles correspondent essentiellement à un facteur de richesse du sol, avec un effet négatif du pH, de la richesse du sol et du niveau d'activité de l'humus. Une alimentation en eau importante agit aussi positivement sur la densité de cupules. Seule la valeur indicatrice d'Ellenberg pour la température, obtenue à partir de la description de la flore, représente un effet thermique conséquent (effet négatif sur la densité de cupules). Notons que les valeurs indicatrices d'Ellenberg montrent les plus fortes valeurs de R^2 pour les trois derniers effets (sol, hydrique et thermique).

Tableau 24 Résumé des statistiques pour les densités de cupules et de semis, dans l'échantillon « hêtraies limites » des plaines du sud-ouest de la France.

Densité mesurée	**n**	**moyenne** (nb.m^{-2})	**min** (nb.m^{-2})	**max** (nb.m^{-2})	**coefficient de variation**
cupules	71	306,4	38,2	867,2	232,2
semis	86	0,89	0	14,7	1,8

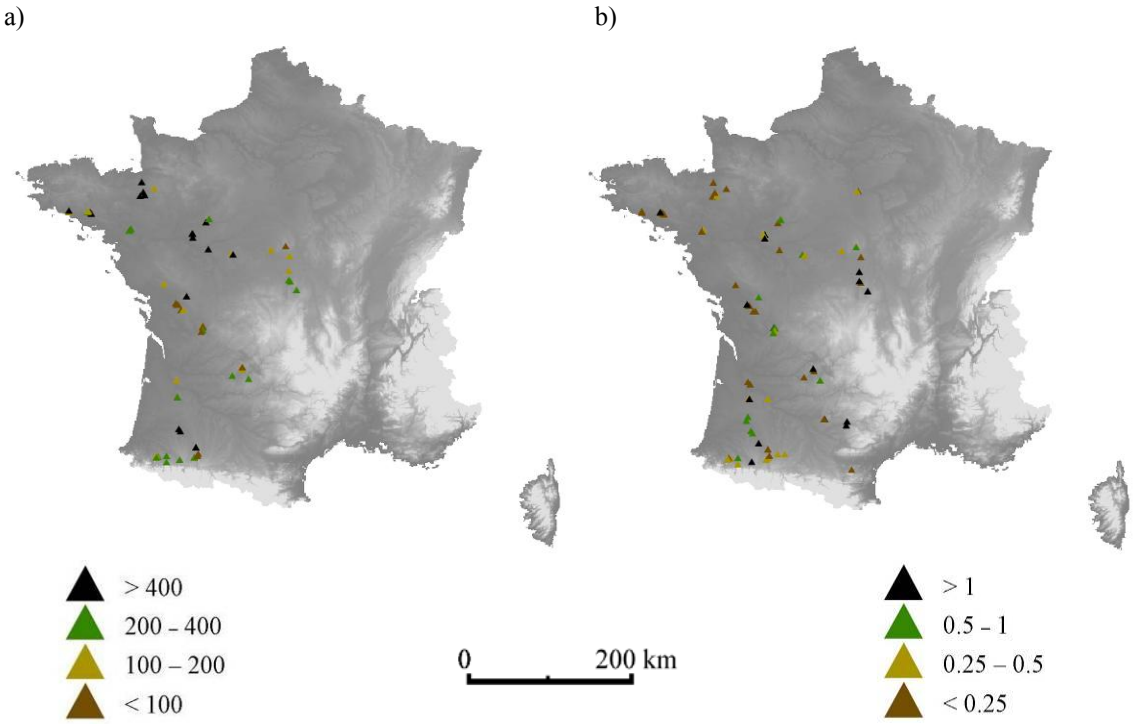


Fig. 39. Distribution des a) densités de cupules de hêtre (n = 71, en nombre de cupules par m²) et b) densités de semis (n=86, en nombre de semis par m²), parmi les plaines du sud-ouest de la France.

3.b. Relations entre le facteur peuplement et la production de fruits

Dans les régressions univariées (Tableau 25a), un nombre important de variables de peuplement sont significativement liées à la densité de cupules. Une des plus fortes d'entre elles est la surface terrière totale des hêtres inventoriés (notée g_{het}, $R^2 = 0,41$) et n'est pas une mesure relative de l'importance du hêtre dans le peuplement, mais absolue. Nous avons vérifié que la variable âge moyen des hêtres dominants en addition de g_{het} est non significative.

3.c. Modèle de fructification chez le hêtre

Les variables significatives trouvées dans les 20 meilleures régressions par la méthode du R^2 ajusté maximal sont regroupées selon leur niveau de corrélation. L'effet importance du hêtre est conservé en covariable. Nous avons calculé la fréquence de chacun de ces groupes parmi ces régressions (Tableau 26). Les variables les plus représentées sont la texture du sol, la richesse du sol et l'activité biologique de l'humus. Nous avons testé toutes les variables significatives dans une analyse de covariance à selection *stepwise*, toujours avec le même effet peuplement en covariable, et en fixant un nombre maximal de variable à trois. Le modèle le plus pertinent (Tableau 27), composé de variables interprétables et affichant un R^2 fort, est :

$$\boldsymbol{Ln_{dens.\ cupule}} = 4.6 + 0.049\ \boldsymbol{g_{het}} + 1.3\ .10^{-3}\ \boldsymbol{sable} - 0.15\ \boldsymbol{pH}$$

où : $\boldsymbol{g_{het}}$ est la surface terrière du hêtre
sable est la teneur en sable
$\boldsymbol{pH_{eau}}$ est le pH de l'eau

La décroissance du R^2 entre le modèle complet et le modèle réduit de chacune des variables est 51,2%, 27 ,2% et 8,4% pour $\boldsymbol{g_{het}}$, ***sable*** et $\boldsymbol{pH_{eau}}$. Nous avons illustré l'effet de chaque variable indépendante en représentant la variation de la densité de cupules prédite après ajout de cette variable dans le modèle (pour obtenir le modèle complet) par les valeurs de la variable elle-même (Fig. 40).

Tableau 25 Effet des variables significatives ($p < 0,05$) dans les régressions multiples sur la densité de cupules, classes en 4 effets principaux : a) effet peuplement ; b) caractéristiques physiques et chimiques du sol ; c) contraintes hydriques climatique et pédoclimatique ; d) température.

a)

variable	R^2	effet
proportion de hêtre en surface terrière	0,55	+
proportion de hêtre dominant	0,50	+
proportion de hêtre dominant en surface terrière	0,48	+
surface terrière de hêtre	0,41	+
surface terrière de hêtre dominant	0,38	+
Surface des houppiers des hêtres arborescents projetés sur les placeaux	0,30	+
couvert de la canopée des hêtres	0,29	+
proportion de hêtre	0,29	+
âge moyen des hêtres dominants	0,24	+
diamètre moyen des hêtres à 1,30	0,22	+
hauteur totale moyenne des hêtres	0,21	+
diamètre moyen des arbres dominants	0,21	+
diamètre du hêtre fructifiant le plus proche de chaque placeau (moyenne 5 placeaux)	0,18	+
hauteur dominante du peuplement	0,17	+
diamètre dominant du peuplement	0,16	+
couvert herbacé et muscinal	0,14	–
distance du fructifiant le plus proche du placeau (moyenne sur 5 placeaux)	0,12	–
nombre de hêtres recouvrant le placeau (moyenne sur 5 placeaux)	0,11	+
couvert herbacé	0,10	–
surface terrière des arbres dominants	0,09	+

b)

variable	R^2	effet
valeur indicatrice d'Ellenberg pour la réaction du sol	0,26	–
saturation en cations	0,23	–
teneur en magnesium	0,23	–
recouvrement de l'horizon de fragmentation de l'humus	0,20	+
humidité résiduelle dans le sol	0,20	–
pH de l'eau	0,20	–
teneur en argile	0,19	–
activité biologique de l'humus (gradient d'activité de mor à eumull)	0,19	–
teneur en calcium	0,18	–
pH_{KCl}	0,18	–
teneur en sable fin	0,17	+
capacité d'échange cationnique (CEC)	0,17	–
teneur en protons	0,15	+
concentration en aluminium	0,13	+
teneur en sable	0,13	+
recouvrement de l'humus	0,11	+
profondeur d'apparition du $CaCO_3$	0,10	–
épaisseur d'humus (horizon de fragmentation)	0,09	+
recouvrement de la litière vieillie	0,09	+
teneur en sable grossier	0,09	+
concentration en potassium	0,09	–
épaisseur de l'humus	0,07	+
concentration en sodium	0,07	–
concentration en azote	0,06	–

c)

variable	R^2	effet
valeur indicatrice d'Ellenberg pour l'humidité	0,18	+
bilan hydrique d'avril	0,13	+
bilan hydrique de mars	0,13	+
bilan hydrique de février	0,13	+
reserve maximale en eau du sol	0,13	+
excès d'eau dans le sol de novembre	0,10	–
bilan hydrique de mai	0,10	+
bilan hydrique de janvier	0,10	+
profondeur de sol	0,09	+
évapotranspiration potentielle d'août	0,08	–
évapotranspiration potentielle de juin	0,08	–
déficit hydrique du sol de juin	0,07	–
bilan hydrique de juin	0,07	+
évapotranspiration potentielle de juillet	0,06	–

d)

variable	R^2	effect
valeur indicatrice d'Ellenberg pour la temperature	0,29	–
nombre de jours de gel en novembre	0,06	–

Tableau 26 Importance relative des variables significatives expliquant la densité de cupules dans les régressions multiples. Les variables sont regroupées selon leurs valeurs de corrélation de Pearson ($r \geq 0,75$). N = 71.

Groupe de variables	Fréquence d'occurrence (%)
teneur en sable, teneur en sable grossier	33,3
concentration en aluminium, pH_{KCl}, pH de l'eau, saturation	10,3
bilans hydriques de mars, avril, mai, réserve maximale en eau du sol	10,3
teneur en sable fin	5,1
recouvrement de l'horizon de fragmentation de l'humus	5,1
recouvrement de la litière vieillie	5,1
humidité résiduelle, teneur en argile	5,1
nombre de jours de gel en avril, octobre	5,1
valeur indicatrice d'Ellenberg pour la température	5,1
épaisseur de l'horizon de fragmentation de l'humus	5,1
concentration en magnésium	2,7
concentration en protons	2,7
teneur en limon grossier	2,7
évapotranspiration potentielle d'avril	2,7
concentration en calcium	2,7

Tableau 27 Variables écologiques expliquant la densité de cupules du hêtre dans la bordure sud-ouest des plaines françaises (n = 71 placettes). Des variables climatiques, topo-édaphiques et des caractéristiques de peuplement sont testées. La diminution du R^2 est relative au modèle complet.

Variable	Coefficient	Ecart-type	Valeur t	p	Diminution du R^2 (%)
constante	4,6	0,37	12,3	<0,0001	-
G_{het}	0,049	0,009	5,28	<0,0001	51,2
sable	$1,3 .10^{-3}$	$0,32 .10^{-3}$	4,20	<0,0001	27,2
pH_{eau}	–0,15	0,058	–2,53	0,0138	8,4

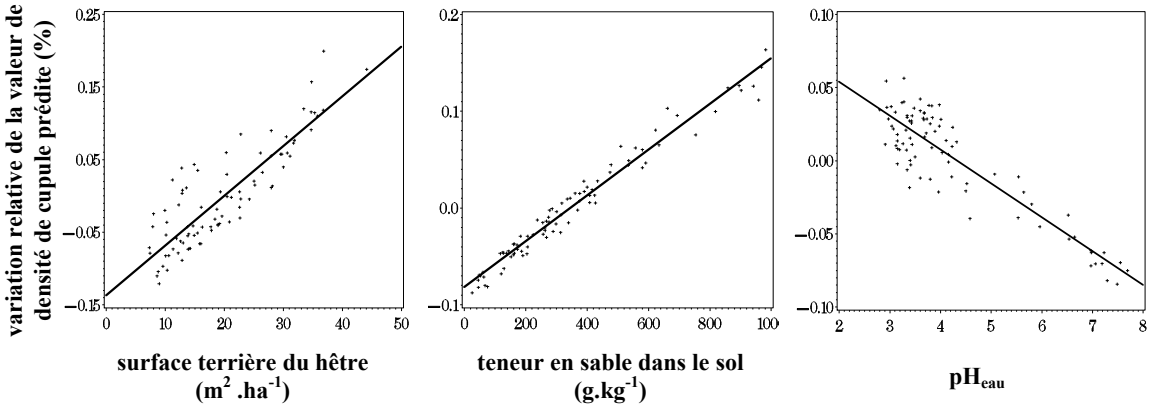


Fig. 40. Variation relative de la valeur de densité de cupules prédite causée par l'introduction de chaque variable indépendante dans le modèle, en relation avec les variables indépendantes (n=71 plots).

3.d. Relations entre la densité de semis et les variables écologiques et de peuplement

Les variables climatiques, topo-édaphiques et de peuplement significatives ($p < 0,05$) dans les régressions expliquant la densité de semis sont présentées Tableau 30. Nous les avons classées en cinq effets principaux : contraintes hydriques climatiques et pédoclimatiques, contraintes thermiques, la situation sur un gradient géographique (très corrélée aux deux premiers effets), les caractéristiques locales de lumière et la composante physique du sol, par ordre décroissant d'importance. Les plus forts R^2 s'étendent entre 0,10 et 0,21 et correspondent principalement à des variables climatiques et édaphiques. Les tendances qui émergent de cette analyse sont un effet positif de la continentalité, représenté par les continentalités pluviométrique et thermique. Un tel gradient de continentalité correspond à une majorité de précipitations durant la saison de végétation, avec des précipitations hivernales conséquentes mais pas excessives et de faible température. Dans la zone ouest des plaines françaises, cette continentalité varie selon un gradient longitudinal, ce qui se confirme par les résultats des régressions. Deux variables dendrométriques sont significatives. Elles correspondent à un effet lumière au sol et agissent positivement sur la densité de cupules. Ces variables sont le cumul des couverts des strates arbustives et arborescentes et le recouvrement des arbustives hautes. Seule une variable de sol (texture limon grossier) se révèle légèrement significative.

3.e. Modèle de densité de régénération naturelle chez le hêtre

Les variables significativement explicatives de la densité de semis dans les 20 meilleures régressions (méthode de sélection R^2 ajusté maximal, nombre maximal de 4 variables) sont classées en sept groupes selon leurs corrélations de Pearson (Tableau 28). Les variables représentant la continentalité sont les plus fréquentes, avant le recouvrement des mousses au sol (les deux ayant un effet positif sur la densité de la régénération) et les recouvrements de végétation. Nous avons ensuite testé toutes les variables significatives de ces groupes dans une régression multiple *stepwise*, avec un maximum de 4 variables. Le modèle le plus fiable et pertinent ($R^2 = 0,36$) est composé de la continentalité pluviale, du recouvrement muscinal (effets positifs), de l'indice de lumière et de l'épaisseur de l'horizon de fragmentation de l'humus (effets négatifs) (Tableau 29). La densité de cupules n'entre pas dans le modèle linéaire, qui prend la forme finale :

$$\boldsymbol{Ln}_{\boldsymbol{dens\ seedling.}} = -0.88 + 2.10\ \boldsymbol{Contin}_{\boldsymbol{P}} + 0.014\ \boldsymbol{Couv}_{\boldsymbol{mousse}} + 3.3\ .10^{-3}\ \boldsymbol{Lum} - 0.10\ \boldsymbol{Hum}_{\boldsymbol{ep\ frag.}}$$

où : $\boldsymbol{Contin}_{\boldsymbol{P}}$ est la continentalité pluviométrique
$\boldsymbol{Couv}_{\boldsymbol{mousse}}$ est le recouvrement muscinal
$\boldsymbol{Lum}$ est l'indice de lumière au sol
$\boldsymbol{Hum}_{\boldsymbol{ep\ frag.}}$ est l'épaisseur de l'horizon de fragmentation de l'humus

La diminution de R^2 entre le modèle complet et le modèle réduit d'une variable est de 87,6%, 36,9%, 11,4% et 13,4%, respectivement pour $\boldsymbol{Contin_P}$, $\boldsymbol{Couv_{mousse}}$, $\boldsymbol{Lum}$ et $\boldsymbol{Hum_{ep\ frag.}}$ Les effets des variables du modèle sont représentés Fig. 41.

Tableau 28 Importance relative des variables significatives expliquant la densité de semis dans les régressions multiples. Les variables sont regroupées selon leurs valeurs de corrélation de Pearson ($r \geq 0,75$). N = 86.

Groupe de variables	**Fréquence d'occurrence (%)**
continentalité pluviale, longitude, longitude x latitude, températures minimales d'octobre, novembre et janvier, précipitations d'octobre, novembre et janvier, nombre de jours de gel de novembre, décembre, janvier, février et mars, nombre annuel de jours < 10°C	42,7
recouvrement muscinal	17,3
indice de lumière, recouvrement arborescent	12,0
déficit pluviométrique d'octobre, novembre, janvier et hivernal, déficit hydrique du sol en mai	6,7
Valeur indicatrice d'Ellenberg pour la température, évapotranspiration potentielle de juillet, août et septembre, température maximale de juillet	2,7
épaisseur de l'horizon de fragmentation de l'humus	1,3

Tableau 29 Variables écologiques expliquant la densité de semis du hêtre dans la bordure sud-ouest des plaines françaises (n = 86 placettes). Des variables climatiques, topo-édaphiques et des caractéristiques de peuplement sont testées. La diminution du R^2 est relative au modèle complet.

Variable	**Coefficient**	**Ecart-type**	**Valeur t**	**p**	**Diminution du R^2 (%)**
constante	–0,88	0,47	–1,88	0,0633	-
$\boldsymbol{Contin_P}$	2,10	0,47	4,51	<0,0001	87,6
$\boldsymbol{Couv_{mousse}}$	0,014	$4,1 .10^{-3}$	3,44	0,0009	36,9
$\boldsymbol{Lum}$	$3,3 .10^{-3}$	$1,5 .10^{-3}$	2,14	0,0352	11,4
$\boldsymbol{Hum_{ep\ frag.}}$	–0,10	0,052	–1,99	0,0499	13,4

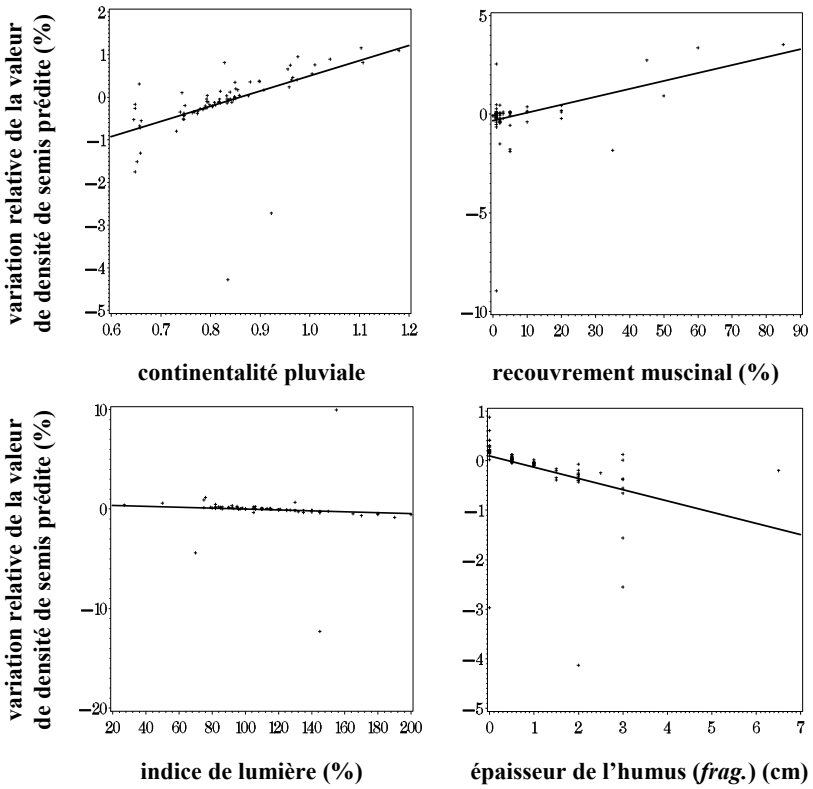


Fig. 41. Variation relative de la valeur de densité de semis prédite causée par l'introduction de chaque variable indépendante dans le modèle, en relation avec les variables indépendantes (n=86 plots).

3.f. Relations entre la production de fruit ou la densité de la régénération et le déclin du hêtre

Les corrélations de Pearson entre chaque densité et les huit variables notées ou calculées dans les hêtraies limites sont estimées. Les valeurs sont presque toujours inférieures à 0,25. La transparence et/ou la décoloration des houppiers de hêtre, correspondant aux premiers symptômes de la dégradation de l'état sanitaire du hêtre, sont significativement ($p < 0,05$) et positivement corrélées à la densité de cupules (corrélation de Pearson de 0,26 pour n = 71). La proportion de hêtre sain et l'indice moyen d'état de santé ($DEPE_{moy}$) présentent tous deux une corrélation significative avec la densité de semis, de valeurs respectives de 0,22 et de –0,22 pour n = 86.

Tableau 30 Effet des variables significatives ($p < 0,05$) dans les régressions multiples sur la densité de semis, classes en 5 effets principaux : a) contraintes hydriques climatique et pédoclimatique ; b) température ; c) gradient géographique ; d) caractéristiques locales de lumière e) caractéristiques physiques du sol.

a)

variable	R^2	effet
continentalité pluviale	0,21	+
déficit pluviométrique de novembre	0,10	–
déficit pluviométrique de janvier	0,10	–
précipitations de janvier	0,10	–
précipitations de novembre	0,09	–
excès d'eau dans le sol de janvier	0,08	–
déficit pluviométrique d'hiver	0,08	–
déficit pluviométrique d'octobre	0,08	–
déficit pluviométrique de février	0,08	–
précipitations d'octobre	0,08	–
déficit pluviométrique de décembre	0,07	–
précipitations de décembre	0,07	–
précipitations de février	0,07	–
durée de l'excès d'eau dans le sol	0,06	–
déficit pluviométrique de mars	0,06	–
excès d'eau dans le sol de décembre	0,05	–
excès d'eau dans le sol de mars	0,05	–
déficit hydrique du sol de mai	0,05	+

b)

variable	R^2	effet
nombre de jours < 10°C dans l'année	0,11	+
nombre de jours de gel en février	0,11	+
température minimale de novembre	0,10	–
température minimale de janvier	0,10	–
nombre de jours de gel annuel	0,09	+
nombre de jours de gel en décembre	0,09	+
nombre de jours de gel en novembre	0,08	+
nombre de jours de gel en mars	0,08	+
nombre de jours de gel en janvier	0,08	+
température minimale d'octobre	0,08	–
nombre de jours < 5°C dans l'année	0,07	+
température moyenne de décembre	0,07	–
température moyenne de janvier	0,07	–
température minimale de décembre	0,07	–
température moyenne d'hiver	0,06	–
nombre de jours de gel en avril	0,06	+
température moyenne de novembre	0,06	–
température minimale de février	0,06	–

c)

variable	R^2	effet
longitude	0,14	+
longitude x latitude	0,12	+

d)

variable	R^2	effet
indice de lumière au sol	0,11	–
recouvrements arborescent et herbacé	0,10	–

e)

variable	R^2	effet
teneur en limon grossier	0,06	–

4. Discussion

4.a. Fiabilité de l'identification des principaux effets déterminant la régénération du hêtre

Notre approche d'identification des facteurs écologiques et de peuplement agissant sur les densités de fruits et de semis, constituée d'analyses en plusieurs étapes, fournit des résultats cohérents et stables. Les variables les plus significatives en effet simple ressortent bien en général dans les effets principaux du modèle final. Cependant, dans les analyses portant sur la densité de semis, $\boldsymbol{Couv_{mousse}}$ et $\boldsymbol{Hum_{ep\ frag}}$, ne sont significatives que dans le modèle final. Il est donc nécessaire d'utiliser une approche descriptive et progressive, et de raisonner en termes de tendances générales, lorsque nous travaillons avec un grand nombre de variables corrélées. Ainsi, notre approche permet l'identification des principaux facteurs de contrôle de la régénération du hêtre le long d'un gradient climatique.

4.b. Déterminants locaux de la fructification du hêtre en peuplement fermé

La densité de cupules est d'abord dépendante de la capacité intrinsèque du peuplement à produire des fruits, c'est-à-dire l'importance du hêtre dans le peuplement. Ce résultat concorde avec le type de dissémination barochore du hêtre. Nous aurions pu utiliser des variables liées à la compétition pour la lumière ou à l'isolement des arbres, comme la proportion de hêtre dominant par rapport aux autres arbres toute espèce confondue. En effet, ces variables sont déterminantes pour la floraison et la pollinisation, en modifiant la quantité de graines produites (Hilton & Packham, 1997) ou leur viabilité. Cependant, nous avons décidé de ne pas utiliser de caractéristiques dendrométriques qui seraient relatives aux autres espèces, à cause de leur lien fort très probable avec un niveau de contrainte général sur le hêtre. Choisir la surface terrière de hêtre dominant sur la placette est donc le choix le plus pertinent pour représenter la capacité de production de fruit.

Les deux autres variables influençant la densité de cupules sont la proportion de sable dans le sol et l'acidité du sol (effets positifs). Elles représentent l'effet des conditions édaphiques sur la dégradation des cupules. Les sols secs ayant une activité biologique faible tendent probablement à ralentir la dégradation des cupules. Par conséquent, les valeurs de densités de cupules en 2006 mesurées en 2007, pourraient être surestimées par la présence de cupules restantes de 2005, liées à des vitesses de dégradation différentes en fonction du type de sols. Cependant, nous considérons ce biais minime. Premièrement, parce que les années à faînée ont lieu environ tous les deux ans (Hilton & Packham, 2003) et que parmi les deux années de cupules potentiellement mesurées, c'est l'année 2006 qui a eu la plus forte

production, comme cela a été observé en Europe (réseau RENECOFOR ; Overgaard et al., 2007). Deuxièmement, parce qu'après avoir testé les caractéristiques édaphiques pour expliquer ces variations d'abondance de cupules, la proportion de sable et le pH ont été inclus dans le modèle, permettant de prendre en compte le biais de la vitesse de dégradation variable entre sites.

Ainsi, l'abondance de fructifications apparaît essentiellement liée à la capacité intrinsèque du peuplement à produire des graines et même si le climat présente des effets significatifs dans les régressions univariées, aucune tendance spatiale forte à large échelle ne se dégage dans la bordure sud-ouest de l'aire du hêtre.

4.c. Etablissement naturel du hêtre dans les peuplements fermés en marge sud-ouest de son aire

La continentalité présente l'effet le plus fort sur l'abondance de régénération du hêtre dans la limite sud-ouest de son aire. Le climat continental s'oppose au climat subméditerranéen, en classant les sites sur un gradient de rudesse hivernale et de sécheresse estivale. Si les plus fortes fréquences de hêtre sont atteintes sous climat continental en plaine, il n'était pas évident que les semis soient également sensibles à la continentalité. Nous supposons qu'elle tend à augmenter la densité de semis à travers différents effets.

Tout d'abord, la couverture neigeuse apporte une protection pour les graines contre les prédateurs comme le geai et les écureuils, comme cela a été montré par Schimano & Masuzawa (1998) pour *Fagus crenata*. Nous supposons que la couverture neigeuse apporte également une protection pour les semis contre l'herbivorie, mais l'effet est certainement limité dans la zone sud-ouest, où peu de chutes de neige sont enregistrées. Même si le hêtre est une espèce peu impactée par l'abroutissement (Modrý et al., 2004), Olesen & Madsen (2008) ont montré que les régénérations denses pouvaient être réduites sous la pression des cervidés. Ensuite, la germination peut être améliorée par les basses températures d'hiver, cruciales pour la levée de la dormance et la conservation d'une bonne capacité de germination. A l'opposé, un excès d'eau en novembre ou décembre, comme dans les climats sous influence atlantique, peuvent diminuer la qualité et la viabilité de la graine. Cela favorise l'apparition de pathogènes tels que *Rhizoctonia solani* (Perrin & Muller, 1979), conduisant à la pourriture des faînes ou au développement de maladies sur les semis, telles que la fonte des semis causée par le genre *Phytophtora*. Enfin, une meilleure alimentation en eau en été tend à augmenter la croissance des semis et à diminuer leur mortalité.

Dans le modèle final, deux effets de la surface du sol sont identifiés. Le recouvrement par les mousses limite les variations temporelles d'humidité en évitant les excès et les déficits d'eau trop importants, ce qui pourrait affecter la germination ou le développement du semis. Cet effet apparaît plus important que la réserve en eau du sol, pour

laquelle un effet positif sur la croissance des semis a été observé par Madsen & Larsen, 1997 ; Petritan et al., 2007. L'épaisseur de l'humus (horizon de fragmentation) montre un effet négatif sur la densité de la régénération, probablement à cause de la barrière physique qu'elle représente pour l'enracinement, comme cela a déjà été suggéré par Le Tacon (1981). De plus, l'enracinement pourrait être un facteur encore plus déterminant en limite d'aire, sous contraintes de sècheresse, car il est probable que les jeunes semis favorisent plutôt la croissance racinaire que l'allongement de la tige sous ces conditions.

Comme dans de nombreuses études (Caquet et al., 2009 ; Collet et al., 2001 ; Gansert et al., 1998 ; Modrý et al., 2004 ; Topoliantz & Ponge, 2000), nous avons montré que la lumière avait un effet positif sur la régénération. Nous n'avons pas observé d'effet négatif des fortes luminosités comme démontré par Emborg et al. (1998), Peltier et al. (1997) et Tognetti et al. (1998), probablement parce que nous avons travaillé en peuplement fermé, où les plus fortes valeurs pour ce paramètre ne sont peut-être pas suffisamment extrêmes.

La relation entre la production de fruit et la densité de semis n'est pas significative dans notre étude. La qualité de la pollinisation, le taux de germination, les préférences climatiques et édaphiques, la présence de pathogènes et de prédateurs sont des filtres potentiels entre la production du fruit et l'établissement du semis. Tout d'abord, la variabilité de la proportion de graines vaines, principalement expliquée par l'autofécondation chez le hêtre (Wang, 2003), peut réduire la relation entre les deux densités étudiées. Ensuite, un biais lié aux différences de vitesses de dégradation peut demeurer, même si elles sont prises en compte dans le modèle final. De plus, la fructification ou l'installation du semis (de la germination à son développement) ne vont pas être sensibles aux mêmes variables et aux mêmes valeurs pour ces variables, parmi le climat et le type de sol ou d'humus. En fonction des conditions écologiques, une des deux densités pourra répondre plus fortement que l'autre, contribuant à diminuer leur corrélation. Les mêmes facteurs vont également influencer l'apparition de pathogènes différents ou ayant des effets différents sur les semis ou les graines. Ensuite, l'effet des prédateurs est sans doute plus important sur les faînes que sur les semis, alors que cela n'affecte pas la quantité de cupules au sol, non consommées. Enfin, si le climat contrôle les variations inter-annuelles des faînées (Linquist et al., 1931, in Hilton & Packham, 1997 ; Piovesan et al., 2001) et de la levée de la dormance (Falusi & Calamassi, 1990) chez le hêtre, les valeurs optimales ou au contraire limitantes ne sont peut-être pas les mêmes pour ces deux étapes-clé.

4.d. Stratégie de la régénération sous contraintes environnementales

La densité de fructifications est positivement corrélée avec une légère dégradation des houppiers de hêtre, alors que c'est le contraire pour la densité de semis, indépendamment des autres variables explicatives. Si nous considérons l'état sanitaire des houppiers comme indicateur d'une contrainte écologique, alors nos résultats sont concordant avec d'autres études qui ont montré une augmentation de la production (Topoliantz & Ponge, 2000 ; Innes, 1998) et une diminution du taux de survie des semis (Topoliantz & Ponge, 2000), sous conditions environnementales limitantes. Le hêtre pourrait répondre à certaines contraintes ne favorisant pas l'établissement de la régénération, en augmentant l'allocation des ressources à la reproduction.

5. Conclusion

Les facteurs locaux déjà connus pour influencer l'établissement des semis de hêtre ou leur survie à échelle spatiale réduite sont identifiés sur un gradient géographique plus étendu dans notre étude. Cela confirme l'intérêt de notre approche spatiale. Nous avons montré que, à l'inverse de la capacité de production de fruit intrinsèque au peuplement, le facteur climatique influence spatialement peu la qualité de la fructification, ce qui est concordant avec la très forte variabilité temporelle de fructification chez le hêtre et la relative homogénéité des années à faînée à large échelle. Cependant, les variations spatiales de la densité de la régénération de l'espèce sont surtout contrôlées par le climat, avec une diminution à l'approche de sa limite d'aire sud-ouest, puis par les conditions locales. Par conséquent, la dégradation des houppiers de hêtre correspond à de faibles densités de régénération, même si la quantité de fruits est légèrement plus importante. Cela suggère que la régénération naturelle du hêtre, et plus précisément l'établissement des plantules et leur survie, représente une étape déterminante pouvant expliquer la diminution de la fréquence de l'espèce dans sa marge sud. Les variations interannuelles de la régénération pourraient être étudiées le long de gradient climatique de même type, afin de déterminer si la réponse de la régénération à des évènements climatiques extrêmes, dont l'augmentation de fréquence est attendue pour les prochaines décennies, est spatialement structurée.

Chapitre IV. Dégradation de la vitalité du hêtre à l'approche de sa limite climatique

Les liens entre l'état des houppiers et les dysfonctionnements de l'individu ou du peuplement pour le hêtre, notamment des chutes de croissance, ont déjà été mis en évidence (Peterken & Mountford, 1996). Cependant, Dobbertin (2005) a observé que la diminution de la croissance chez les espèces d'arbre n'était pas significative pour des défoliations inférieures à 25%, et Dobbertin & Brang (2001) ont montré que lorsqu'aucune cause ne semblait évidente pour expliquer les dysfonctionnements du peuplement, la relation entre accroissement et état des houppiers devenait nettement moins bonne.

Les causes du dépérissement ont été étudiées chez le hêtre. Les sécheresses estivales et la disponibilité en eau (Innes, 1992 ; Power, 1994 ; Peterken & Mountford, 1996 ; Dittmar et al., 2003 ; Bréda & Badeau, 2008), les évènements de nature biotique comme les défoliations par des insectes (Bréda & Badeau, 2008) et l'action des pathogènes en interaction avec le climat, comme le genre *Phytophtora* (Jung, 2009) ou *Nectria* (Lonsdale, 1980) représentent des facteurs déclenchant ou aggravant la dégradation de l'état sanitaire de l'espèce.

Nous avons étudié les signes de dégradation des houppiers de hêtre comme indicateurs de limitation de l'espèce en bordure de son aire de répartition. Une double approche est utilisée : à l'échelle de l'aire de répartition en étudiant l'état sanitaire de l'échantillonnage « hêtraies limites » et à l'échelle du massif. Nous cherchons à mettre en évidence l'existence de tendances de déclin du hêtre sur des gradients climatiques en limite sud-ouest, l'importance du contexte local et le lien entre l'état de santé du hêtre et d'autres traits comme la croissance radiale ou en hauteur.

1. Déterminisme et caractéristiques de la dégradation de l'état général des hêtraies à l'échelle de l'aire de répartition

1.a. Méthode

A partir des notations de dépérissements dans les données « hêtraies limites » (code ***DEPE*** adapté du protocole DEPEFEU) et des indices calculés à partir de ses observations (Chapitre I de cette partie) et en utilisant la base de données AURELHY, nous avons déterminé les facteurs qui influencent l'état de santé du hêtre en limite sud-ouest de son aire de répartition de plaine.

Etant donné le grand nombre de variables explicatives disponibles (descriptif des variables dans le Chapitre I de cette partie), nous avons procédé en deux étapes : une analyse

des effets sur le dépérissement par type de facteurs écologiques ou de peuplement, et la construction d'un modèle intégrant les principaux effets. A l'aide d'analyses de variance et de covariance en sélection pas-à-pas de type *stepwise*, nous avons expliqué l'état des houppiers (notation de dépérissement moyenne $\boldsymbol{DEPE_{moy}}$) en fonction des facteurs climatiques (non-hydriques), hydriques (sol et climat), édaphiques et topographiques non-hydriques, et peuplement, successivement. Les principales tendances influençant l'état de santé du hêtre sont ainsi identifiées et interprétées. Afin de fournir une vision plus intégratrice des déterminants de la vitalité du hêtre, une analyse de covariance en selection *stepwise* avec l'ensemble des variables descriptives est réalisée pour expliquer les différents indices de dépérissement, à part le code ***DEPE 4*** à effectif trop faible. Compte-tenu du nombre de placettes dont nous disposons, nous construisons des modèles à 5 variables maximum, mais le choix final de ce seuil est soumis à des critères de pertinence, d'interprétabilité et d'importance des variables entrantes. Les modèles généraux sont ensuite interprétés en s'appuyant sur l'ensemble des résultats précédents.

Nous avons également analysé les relations existant entre l'état des houppiers de l'espèce et la croissance radiale récente. Les accroissements relatifs en surface terrière ($\boldsymbol{AS_n}$) de 1998 à 2002 (*période 1*) et de 2003 à 2007 (*période 2*) définissent les deux échantillons de croissance analysés. 2003 représente l'année charnière de ces deux périodes, ce qui permet de tester ses effets et arrières-effets. Deux composantes sont retenues pour notre analyse. La première correspond à la différence des accroissements relatifs moyens en surface pour chaque période de 5 ans ($\boldsymbol{AS_{moy\ période\ p}}$) et est notée $\boldsymbol{\delta AS}$ (Eq. 13). La deuxième correspond au ratio des accroissements en surface terrière de chaque période ($\boldsymbol{S_{tot\ période\ p}}$) et est notée $\boldsymbol{\delta P}$ (Eq. 14). Nous avons retenu les échelles arbres (valeurs individuelles de croissance) et peuplement (moyennes de croissance au niveau placette) dans nos analyses, afin de rendre nos résultats plus robustes. Les analyses de variance et de covariance sont utilisées. L'âge moyen des 5 cernes, le statut de dominance et la structure forestière sont également testées en covariables pour tenir compte des effets connus de l'âge de l'arbre, de la compétition pour la lumière et du régime de sylviculture sur la croissance.

Eq. 13 $$\delta AS = AS_{moy\ période2} - AS_{moy\ période1}$$

Eq. 14 $$\delta P = \left[(S_{tot\ période2} / S_{tot\ période1}) - 1 \right] \times 100$$

Enfin, nous avons testé la relation entre l'indice de croissance en hauteur $\boldsymbol{Ic_{H0}}$ calculé dans les hêtraies limites au niveau arbre et moyenné au niveau placette et l'ensemble des indices d'état des houppiers du hêtre, par des analyses de covariance.

L'ensemble des analyses statistiques est réalisé avec le logiciel SAS/STAT® (version 9.2).

1.b. Influence des facteurs écologiques et de peuplement sur l'état des houppiers du hêtre en limite d'aire

Dans notre échantillon, l'état des houppiers de 1 259 hêtres de statut dominant ou codominant a été noté. Parmi eux, 66% ne présentent aucun symptôme, alors que moins de 2% affichent des signes de dépérissement avancé (Tableau 31). Sur les 86 placettes d'étude, 22 ont montré au moins un arbre dépérissant de code 2 ou plus. Dittmar et al. (2003) citent une valeur de 34,1% de hêtraies ne présentant aucun symptôme de défoliation ou de décoloration en Europe. Dans notre échantillon, cette valeur est de 24,4%. L'état des houppiers entre les arbres dominants ($DEPE_{moy}$ = 0,44 ±0,34) et codominants ($DEPE_{moy}$ = 0,37 ±0,34) n'est pas significativement différent (test t de student : p = 0,16). La Fig. 42 montre une tendance spatiale des dégradations, sur un gradient d'océanicité-continentalité. Nous observons cependant une variabilité plus locale qui justifie la recherche de variables influençant localement l'état de l'espèce.

Tableau 31 Distribution des notations DEPE de hêtre dans les 86 sites observés dans les plaines du sud-ouest de la France, tout type de statut de dominance confondu.

Code DEPE	Fréquence	Proportion (%)
0	831	66,0
1	351	27,9
2	56	4,4
3	14	1,1
4	7	0,6

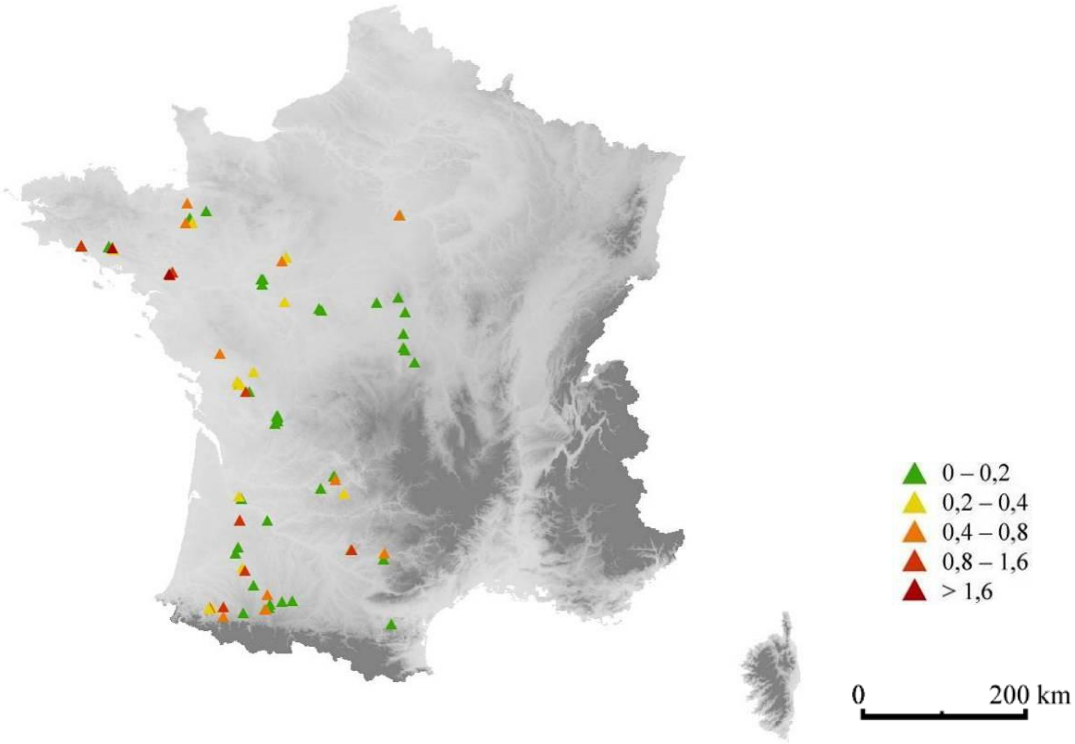


Fig. 42. Etat des houppiers observés dans 86 peuplements de hêtre, décrits pour chaque arbre à l'aide d'un protocole adapté du DEPEFEU. Notes individuelles des arbres dominants et codominants moyennées par placette.

i Analyse des tendances par type de facteurs écologiques et de peuplement

La liste des variables significatives dans les régressions linéaires expliquant l'état moyen des houppiers ($DEPE_{moy}$) est donnée Tableau 32. Les régressions effectuées par type de facteur permettent d'identifier la forte influence négative de la douceur de l'hiver sur l'état de santé général du hêtre, avec un R^2 de 0,20. La composante édaphique non-hydrique, essentiellement représentée par des variables de richesse du sol comme les teneurs en aluminium ou en sodium, ou par l'activité de l'humus, ont un R^2 fort (0,45) et des valeurs élevées sont néfastes pour l'état de santé. Les conditions hydriques locales identifiées comme déterminantes de l'état de santé du hêtre concordent avec l'écologie de l'espèce : l'excès d'eau dans le sol en hiver et le déficit hydrique édaphique d'été sont liés à l'augmentation des symptômes de dégradation. Le facteur peuplement n'apparaît significatif qu'à travers la variable proportion de hêtre dans le peuplement, qui agit négativement sur l'état des houppiers, avec un faible R^2.

Tableau 32 Variables agissant sur l'état de dégradation des houppiers de hêtre, pour chaque type de facteurs écologiques et de peuplement. Analyses effectuées à l'échelle du peuplement à travers 85 placettes de l'étude des hêtraies limites. Une analyse de variance par type de facteur.

Peuplement	**Coefficient**	**p**	**R^2 = 0,06**
constante	-	ns	
propG0het	0,505	0,0252	
Climat (variable non-hydrique)	**Coefficient**	**p**	**R^2 = 0,20**
constante	1,230	<0,0001	
$gel_{février}$	–0,089	<0,0001	
Facteur hydrique	**Coefficient**	**p**	**R^2 = 0,14**
constante	–0,626	0,0286	
$excès\ d'eau_{janvier}$	0,011	0,0005	
$déficit\ hydrique_{septembre}$	0,014	0,0318	
Topographie et sol (variables non-hydriques)	**Coefficient**	**p**	**R^2 = 0,45**
constante	1,222	<0,0001	
aluminium	0,109	<0,0001	
oln_{recouv}	–0,007	0,0006	
sodium	2,303	0,0025	
phosphore	–2,801	0,0056	
limon grossier	–0,001	0,0351	
oln_{ep}	–0,099	0,0439	

ii Modèles intégrant les composantes du dépérissement du hêtre

Les facteurs écologiques et de peuplement ont été testés dans des régressions linéaires multiples pour expliquer les variations de différents indices de dépérissement observé (Tableau 33). L'ensemble des régressions effectuées est résumé dans le Tableau 34. Les effets se distinguent par leur importance, avec respectivement : l'activité de l'humus

(gradient de mor à eumull) et la richesse du sol qui dégradent l'état de santé des houppiers de hêtre, la douceur de l'hiver et le déficit hydrique d'été, qui entraînent tous deux l'augmentation des signes de dégradation générale du hêtre (Tableau 34). Aucune variable de peuplement n'est apparue significative dans les analyses de variances. Les R^2 atteignent des valeurs importantes, ce qui indique que le déterminisme de l'état des houppiers de hêtre possède une composante écologique importante.

Tableau 33 Variables écologiques agissant sur l'état de dégradation des houppiers de hêtre, pour différents indices d'état sanitaire des houppiers. Analyse effectuée à l'échelle du peuplement à travers 85 placettes de l'étude des hêtraies limites.

Dégradation moyenne ($DEPE_{moy}$)			
Variable (tout facteur)	**Coefficient**	**p**	**R^2 = 0,42**
constante	1,590	<,0001	
humus $_{recouv\ oln}$	–0,008	0,0003	
aluminium	0,065	0,0068	
gel $_{février}$	–0,048	0,0211	
déficit hydrique $_{août}$	0,004	0,0291	
Proportion de surface terrière des arbres où DEPE ≥ 1			
Variable (tout facteur)	**Coefficient**	**p**	**R^2 = 0,37**
constante	0,052	ns	
temperature $_{décembre\ moy}$	0,118	0,0010	
humus $_{recouv\ oln}$	–0,005	0,0053	
aluminium	0,046	0,0062	
bilan hydrique $_{août}$	–0,002	0,0183	
Proportion de surface terrière des arbres où DEPE ≥ 2			
Variable (tout facteur)	**Coefficient**	**P**	**R^2 = 0,34**
constante	0,221	0,0241	
humus $_{recouv\ oln}$	–0,003	<,0001	
aluminium	0,054	0,0002	
phosphore	–1,036	0,0043	
saturation	0,185	0,0191	
Proportion de surface terrière des arbres où DEPE = 2			
Variable (tout facteur)	**Coefficient**	**p**	**R^2 = 0,29**
constante	-	ns	
aluminium	0,045	0,0001	
humus $_{recouv\ oln}$	–0,002	0,0034	
phosphore	–0,743	0,0096	
saturation	0,132	0,0343	
Proportion de surface terrière des arbres où DEPE = 3			
Variable (tout facteur)	**Coefficient**	**p**	**R^2 = 0,45**
constante	-	ns	
humus $_{recouv\ oln}$	–0,001	<,0001	
pH	0,021	0,0049	
déficit hydrique $_{septembre}$	0,001	0,0122	
calcium	–0,002	0,0203	

Tableau 34 Facteurs écologiques influençant l'état de santé des houppiers de hêtre en limite de plaine sud-ouest de la France.

		Type de dégradation				
			Proportion de surface terrière des arbres où			
Effet		$DEPE_{moy}$	*DEPE ≥ 1*	*DEPE ≥ 2*	*DEPE = 2*	*DEPE = 3*
continentalité	$gel_{février}$	–				
	$temperature_{décembre\ moy}$		–			
déficit hydrique	$déficit\ hydrique_{août}$	+				
	$bilan\ hydrique_{août}$		+			
	$déficit\ hydrique_{septembre}$					+
activité biologique, acidité du sol	$humus_{recouv\ oln}$	+	+	+	+	+
	pH					+
richesse du sol	aluminium	+	+	+	+	
	phosphore			–	–	
	saturation			+	+	
	calcium					–
R^2		0,42	0,37	0,34	0,29	0,45

1.c. Relations entre état des houppiers et croissance en limite d'aire

i Relation croissance et état de santé observé

La distribution des accroissements calculés pour les deux périodes sur 842 hêtres dominants et codominants et moyennés à l'échelle de la placette suit une loi normale. Le Tableau 35 présente les principales statistiques observées dans l'échantillon.

Tableau 35 Statistiques générales des accroissements calculés pour deux périodes de 5 ans (1998-2002 et 2003-2007) pour les hêtres dominants et codominants échantillonnés.

Statistiques générales	**valeurs**
N_{arbres}	842
$N_{placettes}$	85
$S_{tot\ période\ 1}$ (cm²)	126,2
$S_{tot\ période\ 2}$ (cm²)	96,2
δP (%)	–18,7
$AS_{période\ 1}$ (%)	+11,2
$AS_{période\ 2}$ (%)	+21,3
δAS (%)	+10,1
$Age_{moy\ cernes}$ (âge moyen des cernes entre 1998 et 2007, en années)	96,4

Nous avons tenté d'expliquer AS, δAS et δP de chacune des deux périodes par les notations DEPE et par des covariables de peuplement, dans des analyses de covariances.

Résultats à l'échelle de l'arbre

Les résultats sont présentés du Tableau 36a à Tableau 36d. L'état de santé de l'arbre semble être lié aux tendances récentes d'accroissement radial. Les arbres à houppiers les plus dégradés sont ceux qui ont une faible accélération de la croissance ou une décélération, pour la période 2003-2007. La relation entre état du houppier et accroissement de 1998 à 2002 n'est pas significative. Seul un effet âge explique les accroissements radiaux (effet positif).

Nous pouvons noter un léger effet de la structure forestière sur les accroissements, mais cela ne concerne qu'un effet négatif de la futaie sur souche.

La différence d'accroissement relatif entre les deux périodes est liée à l'intensité des dégradations sur l'arbre ainsi qu'à son âge. Les vieux arbres dont l'accroissement moyen est significativement réduit en deuxième période sont ont une note DEPE en moyenne plus elevée. Concernant l'accroissement relatif en surface terrière entre les deux périodes (δP), l'effet le plus important est représenté par l'âge de l'arbre, mais l'état du houppier est également lié. La chute de l'accroissement entre les deux périodes est plus importante chez les arbres âgés présentant des signes de dégradation.

Les R^2 des analyses sont faibles, en moyenne de 0,07.

Tableau 36 Etat et évolution au cours du temps de la croissance radiale en fonction de l'état sanitaire des houppiers et de caractéristiques dendrométriques intrinsèques à l'arbre. Echelle d'étude : l'arbre (n=842) dans 85 placettes des hêtraies limites. Variables de réponse étudiées : a) et b) accroissement relatif moyen en surface terrière pour une période donnée, c) différence de ces accroissements relatifs moyens entre les deux périodes et d) accroissement relatif en surface entre les deux périodes. Période 1 : 1998 à 2002 ; période 2 : 2003 à 2007.

a)			
Variable agissant sur l'accroissement relatif moyen de 2003 à 2007 ($AS_{période\ 2}$)	**Coefficient**	**p**	**R^2 = 0,03**
Constante	26,05	<0,0001	
DEPE	–4,97	<0,0001	
$Structure_{forest,}$ modalité futaie sur souche	-	0,0385	
$Statut_{dom}$	-	ns	
$Age_{moy\ cernes}$	-	ns	
b)			
Variable agissant sur l'accroissement relatif moyen de 1998 à 2002 ($AS_{période\ 1}$)	**Coefficient**	**p**	**R^2 = 0,06**
constante	-	ns	
$Age_{moy\ cernes}$	0,12	<0,0001	
DEPE	-	ns	
$Statut_{dom}$	-	ns	
$Structure_{forest,}$	-	ns	
c)			
Variable agissant sur la différence des accroissements relatifs moyens (δAS)	**Coefficient**	**p**	**R^2 = 0,15**
constante	–8,91	0,0048	
DEPE	–8,33	<0,0001	
$Age_{moy\ cernes}$	–0,07	0,0150	
$Statut_{dom}$	-	ns	
$Structure_{forest,}$	-	ns	
d)			
Variable agissant sur l'accroissement relatif entre les deux périodes (δP)	**Coefficient**	**p**	**R^2 = 0,03**
constante	24,10	<0,0001	
$Age_{moy\ cernes}$	–0,13	<0,0001	
DEPE	–3,97	0,0116	
$Statut_{dom}$	-	ns	
$Structure_{forest,}$	-	ns	

Résultats à l'échelle du peuplement

Les résultats sont présentés en Tableau 37a à Tableau 37d. L'état moyen des houppiers des hêtres prélevés sur la placette ($DEPE_{moy}$) est significativement lié aux valeurs d'accroissements moyens pour la période 2003-2007. La relation est négative. Pour la période précédente, seul un effet âge est observé, avec les arbres les plus vieux correspondant à un accroissement moyen plus fort.

Les différences d'accroissement relatif entre les deux périodes au niveau de la placette apparaissent surtout liées à l'âge moyen des années des croissances considérées et à l'état général des houppiers. Les peuplements âgés et à houppiers dégradés affichent des taux d'accroissement annuel plus faibles après 2002. Nous voyons également que la note DEPE et la structure forestière de futaie sont significativement liées aux accroissements relatifs entre les deux périodes, les futaies de hêtre à signes de dégradation présentant les valeurs les plus faibles.

Les R^2 des analyses sont faibles, en moyenne de 0,13.

Tableau 37 Etat et évolution au cours du temps de la croissance radiale en fonction de l'état sanitaire des houppiers et de caractéristiques dendrométriques intrinsèques à l'arbre. Echelle d'étude : le peuplement (n=85) à partir des moyennes d'une dizaine d'arbres dans chaque hêtraie limite. Variables de réponse étudiées : a) et b) accroissement relatif moyen en surface terrière pour une période donnée, c) différence de ces accroissements relatifs moyens entre les deux périodes et d) accroissement relatif en surface entre les deux périodes. Période 1 : 1998 à 2002 ; période 2 : 2003 à 2007.

a)			
Variable agissant sur l'accroissement relatif moyen de 2003 à 2007 ($AS_{moy\ période\ 2}$)	**Coefficient**	**p**	**R^2 = 0,06**
Constante	23,77	<,0001	
$DEPE_{moy}$	–5,65	0,0191	
$Structure_{forest.}$	-	ns	
$Age_{moy\ cernes}$	-	ns	
b)			
Variable agissant sur l'accroissement relatif moyen de 1998 à 2002 ($AS_{moy\ période\ 1}$)	**Coefficient**	**p**	**R^2 = 0,15**
Constante	-	ns	
$Age_{moy\ cernes\ ppmt}$	0,12	<,0001	
$DEPE_{moy}$	-	ns	
$Structure_{forest.}$	-	ns	
c)			
Variable agissant sur la différence des accroissements relatifs moyens (δAS_{moy})	**Coefficient**	**p**	**R^2 = 0,15**
constante	25,55	<,0001	
$Age_{moy\ cernes}$	–0,13	0,0084	
$DEPE_{moy}$	–7,98	0,0186	
$Structure_{forest,}$	-	ns	
d)			
Variable agissant sur l'accroissement relatif entre les deux périodes (δP_{moy})	**Coefficient**	**p**	**R^2 = 0,17**
constante	-	ns	
$Structure_{forest.}$ modalité futaie	–17,89	0,0060	
$DEPE_{moy}$	–9,00	0,0313	
$Age_{moy\ cernes}$	-	ns	

ii Relation croissance en hauteur du peuplement et dépérissement

Les résultats des analyses de variance sont présentés Tableau 38. L'indice de croissance en hauteur $\boldsymbol{Ic_H}$ apparaît significativement lié à l'état de santé des peuplements pour 5 indices sur les 6 testés.

Tableau 38 Relation entre indice de croissance en hauteur Ic_H et état de santé des houppiers de hêtre en limite de plaine dans le sud-ouest de la France.

		Type de notation DEPE				
	$DEPE_{moy}$	*Proportion de surface terrière des arbres où*				
		DEPE ≥ 1	*DEPE ≥ 2*	*DEPE = 1*	*DEPE = 2*	*DEPE = 3*
constante	0,37	0,31	0,05	ns	-	0,01
Ic_H	–1,32	–0,86	–0,30	–0,56	-	–0,12
valeur p de Ic_H	0,0007	0,0027	0,0244	0,0239	ns	0,0023
R^2	0,13	0,10	0,06	0,06	-	0,11

1.d. Discussion : déterminisme écologique de l'état des houppiers, relation état de santé - croissance

La composante locale semble déterminante de l'état sanitaire des peuplements de hêtre dans le sud-ouest de son aire de répartition en France. La richesse du sol explique une grande part de la variabilité de l'état des houppiers dans cette zone. Il existe cependant une composante climatique et pédoclimatique, représentée par l'effet négatif de la douceur de l'hiver et des déficits hydriques d'été sur la santé du hêtre. Les déficits hydriques agissent sur l'état de santé des arbres en entraînant des dysfonctionnements dans le cycle de croissance, d'autant plus lorsqu'ils sont accompagnés d'attaques de pathogènes dont la dynamique est liée au climat (Bréda & Badeau, 2008). La sensibilité du hêtre pour ce type de contraintes hydriques a d'ailleurs été clairement mise en évidence (Power, 1994 ; Peterken & Mountford, 1996 ; Leuschner et al., 2001 ; Granier et al., 2007). Notre étude a permis de confirmer la cohérence spatiale de cette sensibilité, également déjà observée (Power, 1994 ; Granier et al., 2007), en observant une dégradation de l'état de santé du hêtre dans les zones à fortes contraintes de sécheresse.

D'un point de vue temporel, la tendance moyenne de l'accroissement annuel montre des valeurs plus élevées dans la période 2003-2007 (+21,3%) comparées à 1998-2002 (+11,2%). Cela n'illustre pas nécessairement que la surface terrière produite à partir de 2003 est plus importante, mais qu'il existe une tendance de reprise de la croissance les évènements de sécheresse de 2003 (effet sur la croissance de 2004). D'ailleurs, nous observons que l'accroissement relatif en surface terrière entre les deux périodes (δP) est négatif (–18,7%). Un pattern fort accroissement/tendance décroissante avant la sécheresse 2003 et faible accroissement/tendance croissante après la sécheresse de 2003 est donc identifiée (Fig. 43).

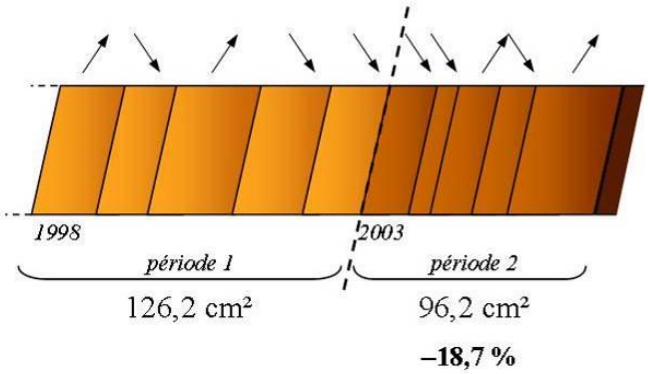


Fig. 43. Croissance radiale moyenne de la période 1998 à 2007 des hêtres dominants ou codominants sur 85 placettes des « hêtraies limites ». Surface totale de cernes (cm²) et accroissement relatif moyen (%) entre les deux périodes de croissance. $S_{tot\ période\ 1}$ = 126,2 cm² ; $S_{tot\ période\ 2}$ = 96,2 cm² ; δP = –18,7 %. Les flèches indiquent le sens de variation des AS_n.

Les relations mises en évidence entre l'indicateur état des houppiers de l'arbre et l'évolution récente de sa croissance sont significatives aux échelles de l'arbre et du peuplement. Ces résultats vont dans le sens d'autres études ayant déterminé des liens entre la croissance ou la mortalité et l'état des houppiers des arbres (Innes, 1998 ; Dobbertin & Brang, 2001 ; Dobbertin, 2005 ; Woodcock et al., 2005). Cependant, les relations restent faibles.

A travers nos résultats, nous avons donc observé que le pattern de croissance était lié à l'état sanitaire des arbres ou des peuplements : alors que les performances de croissance de la première période dépendent d'un effet intrinsèque de l'âge, celles d'après 2003 sont liées à l'état sanitaire du hêtre. Ainsi, l'évènement de sécheresse 2003 semble être responsable d'une chute importante des accroissements en surface terrière (–18,7%) et d'une dégradation encore actuelle des houppiers, chez les individus les plus âgés. Cela signifie que l'état sanitaire accompagne bien les chutes de croissance suite à de tels évènements et à différentes échelles (arbres ou peuplement).

2. Dépérissement du hêtre : approche locale en forêt de Fontainebleau

Nous avons analysé les différences de l'état de santé observé dans deux peuplements en forêt de Fontainebleau, inclus dans l'échantillonnage hêtraies limites. Cette forêt est connue pour sa complexité géologique, entraînant une forte variabilité pédologique, par exemple en passant d'un substrat affleurant calcaire à d'importants dépôts de sable soufflé à l'échelle de quelques mètres. La grande hétérogénéité des conditions édaphiques offertes par cette forêt est responsable de forts contrastes de bilans hydriques. Elle représente donc une opportunité pour tester l'influence des conditions locales sur le comportement du hêtre. Durant les 5 dernières années, des dépérissements de hêtres ont été reportés en forêt de

Fontainebleau. Nous avons donc comparé deux peuplements situés à proximité (de l'ordre de 500m), l'un ne montrant pas de signes de dégradation de l'état de santé des houppiers, l'autre présentant des signes avancé de dépérissement. Des critères édaphiques sont proposés en facteurs explicatifs de la croissance radiale, de l'indice de croissance en hauteur et de la notation DEPE, tous les trois associés à la vitalité du peuplement. Nous tenons également compte de l'effet âge du peuplement. Nous supposons que les différences d'état sanitaire peuvent être la conséquence de variations spatiales d'alimentation hydrique sur lesquelles la profondeur du sol joue un rôle, et que des différences de croissance sont attendues en réponse à cette contrainte. La description des caractéristiques de ces deux futaies est similaire à celle des 84 autres peuplements échantillonnés mais légèrement plus précise. Les caractéristiques des deux sols sont résumées Tableau 39.

Tableau 39 Description des caractéristiques de sols des deux peuplements de hêtre étudiés en forêt de Fontainebleau

Variable édaphique	**Peuplement sain**	**Peuplement dépérissant**
Humus	dysmoder	dysmoder
Classification du sol	podzols à B_h induré sur sol lessivé	sol lessivé avec néo-podzolisation
Réserve utile (mm)	113	69
Profondeur apparition du $CaC0_3$ (cm)	128	85
C/N (%)	19,4	32,1
pH	4,2	4,0
CEC ($cmol.kg^{-1}$)	2,6	5,8
Saturation (%)	47	52
Texture dominante	sable fin	sable grossier

2.a. Caractérisation du dépérissement des deux peuplements de hêtre

Le Tableau 40 teste les différences des principales caractéristiques mesurées sur les arbres des deux peuplements et sur lesquelles vont porter nos analyses. Le peuplement sain qui n'affiche pas de signes de dégradation présente en moyenne au pied de chaque arbre un sol plus profond (profondeur d'apparition du calcaire supposée corrélée à la profondeur de sol prospectable par les racines), un âge, une hauteur dominante, une circonférence moyenne largement plus importants et un indice de croissance en hauteur plus élevé.

Tableau 40 Caractéristiques des deux peuplements, mesurées sur chaque arbre prélevé pour l'étude de croissance. Les différences sont toutes significatives à $p < 0,001$. n total = 32 arbres.

Variable	**Peuplement sain** moyenne / écart-type	**Peuplement dépérissant** moyenne / écart-type
N arbres	11	21
profondeur d'apparition du $CaC0_3$ (cm)	116,3 / 35,6	76,1 / 18,2
âge (année)	114,3 / 10,5	94,5 / 6,5
hauteur (m)	33,5 / 1,8	22,2 / 1,6
indice de croissance en hauteur ($\boldsymbol{Ic_H}$)	0,20 / 0,08	–0,14 / 0,08
circonférence à 1,30 m (en cm)	210,5 / 26,1	152,3 / 15,7

La comparaison des mêmes caractéristiques entre les arbres sains et dépérissants de la placette dépérissante est présentée Tableau 41. Seul l'indice de croissance en hauteur est significativement différent entre les deux types d'arbres. Cependant, les différences observées pour l'ensemble des autres caractéristiques satisfont toujours les hypothèses émises pour expliquer les causes du dépérissement ou bien les conséquences attendues du dépérissement. En effet, la profondeur d'apparition du calcaire, la hauteur, la circonférence sont plus faibles pour les arbres dépérissants et l'âge est en moyenne plus important.

Tableau 41 Caractéristiques (dendrométrie et sol) des arbres sains et dépérissants pour le peuplement montrant des signes de dépérissement. n total = 21 arbres.

Variable	**Arbres sains** moyenne / écart-type	**Arbres dépérissants** moyenne / écart-type	**p**
n arbres	10	11	-
profondeur d'apparition du $CaC0_3$ (cm)	80,3 / 17,4	73,5 / 18,9	ns
âge (année)	92,5 / 6,3	95,6 / 6,5	ns
hauteur (m)	23,3 / 2,1	21,6 / 2,0	ns
indice de croissance en hauteur ($\boldsymbol{Ic_H}$)	–0,09 / 0,08	–0,17 / 0,07	< 0,05
circonférence à 1,30 m (en cm)	153,6 / 12,3	151,5 / 17,9	ns

Une comparaison des arbres sains est effectuée entre les deux peuplements (Tableau 42). Nous observons que l'ensemble des caractéristiques relevées sont significativement différentes. De plus faibles valeurs moyennes de hauteur, d'$\boldsymbol{Ic_H}$, et de circonférence sont trouvées pour les arbres sains du peuplement dépérissant, ayant un âge moins avancé et une profondeur de sol nettement moins importante.

Tableau 42 Description des caractéristiques (dendrométrie et sol) des arbres sains pour les deux peuplements. N = 21 arbres.

Variable	**Arbres sains du peuplement sain** moyenne / écart-type	**Arbres sains du peuplement dépérissant** moyenne / écart-type	**p**
profondeur d'apparition du $CaC0_3$ (cm)	110,4 / 31,4	80,3 / 17,4	< 0,05
age (année)	113,3 / 10,7	92,5 / 6,3	< 0,001
hauteur (m)	33,6 / 1,9	23,3 / 2,1	< 0,001
indice de croissance en hauteur ($\boldsymbol{Ic_H}$)	0,21 / 0,08	–0,09 / 0,08	< 0,001
circonférence à 1,30 m (en cm)	213,1 / 25,9	153,6 / 12,3	< 0,001

2.b. Relation croissance radiale et état des houppiers

Dans les résultats précédents, nous n'avons observé aucune différence significative entre les circonférences des arbres sains et celles des arbres dépérissants, dans le peuplement dépérissant. Cela signifie certainement que l'apparition des signes visibles de dégradation dans un peuplement subissant des contraintes fortes est difficilement détectable à cette échelle intra-peuplement. Trois explications sont possibles. (i) les arbres d'un tel peuplement auraient des différences propres de sensibilité d'ordre génétique, (ii) certaines variables environnementales non décrites dans nos données contrôleraient les variations intra-peuplement de l'état sanitaire et (iii) les arbres pourraient avoir des histoires sylvicoles

différentes, perturbant la relation croissance radiale/état sanitaire à échelle micro-locale. Cependant, si la composante hydrique du sol (profondeur de sol) est encore plus contraignante pour certains arbres, nous supposons que la croissance interannuelle en est affectée sur le long terme. Nous devrions donc pouvoir observer des différences significatives sur des paramètres intégrateurs tels que la circonférence des arbres.

Nous avons donc testé ces différences dans une analyse de variance expliquant la circonférence de l'arbre, dépérissant ou sain, par la profondeur de sol à son pied (Tableau 43 et Fig. 44). Les résultats sont significatifs et 36% de la variabilité est expliquée. Aucun effet âge, susceptible à lui seul d'expliquer la circonférence, n'est observé. Nous avons réalisé la même analyse sur la variable de réponse $\boldsymbol{Ic_H}$. Aucun effet de la profondeur d'apparition du $CaCO_3$ n'a été observé sur l'indice de croissance en hauteur.

Tableau 43 Analyse de variance expliquant la circonférence des arbres (n=21) du peuplement dépérissant par la profondeur d'apparition de calcaire (dont les variations sont représentatives de la profondeur du sol) à leur pied.

Variable	**coefficient**	**p**	**R^2 = 0,36**
constante	113,0	< 0,001	
profondeur d'apparition du $CaC0_3$ (cm)	0,52	0,004	

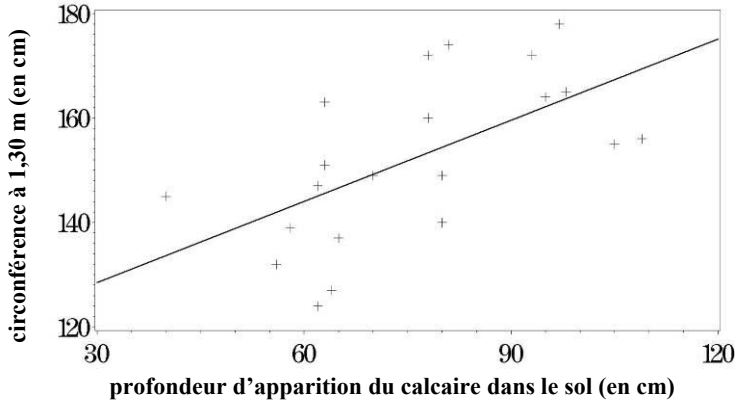


Fig. 44. Représentation de la circonférence à 1,30 m des arbres dans le peuplement dépérissant par rapport à la profondeur d'apparition du $CaC0_3$ au pied de chacun d'eux.

Nous avons par la suite étudié les variations de croissance radiale annuelle conduisant aux différences de circonférence entre types d'arbre. Nous avons représenté la surface de cerne (S_n) produite pour chaque année *n*, pour les arbres sains de chaque peuplement et pour les dépérissants (Fig. 45). La surface de cerne produite pour un âge cambial donné (âge du cerne) a également été représentée pour ces arbres, afin de confirmer que les tendances observées ne sont pas liées à une différence d'âge entre types d'arbre (Fig. 46).

A travers l'ensemble de ces figures, nous observons que la tendance d'accroissement en surface terrière au cours du temps n'accuse pas le même ralentissement que pour le peuplement dépérissant. Il existe une diminution progressive des valeurs de surface pour une année donnée ou pour un âge cambial donné, lorsque l'on compare les surfaces de cerne entre les arbres sains du peuplement sain, les arbres sains du peuplement dépérissant et les arbres dépérissants du même peuplement. Cette même comparaison nous montre également que la tendance de la surface produite n'est pas encore asymptotique pour le premier type d'arbres, alors qu'elle diminue pour le second, et encore plus franchement pour le dernier. Si l'on observe plus en détail les courbes moyennes comparant les arbres sains et dépérissants du peuplement dépérissant, on peut voir que les arbres dépérissants sont ceux qui ont eut la meilleure croissance durant le premier tiers environ de la période totale.

Nous avons vérifié si la contrainte profondeur du sol, supposée facteur principal pour expliquer les différences d'état de santé, représentait une contrainte constante entre les années. Nous avons donc étudié la surface de cerne annuel des arbres présents sur sol superficiel, et ceux poussant sur sol plus profond. La Fig. 47 montre des résultats cohérents avec nos hypothèses. Les années 1959 et 1976 sont caractérisées par des sécheresses marquées en France et font apparaître des anomalies négatives de croissance respectivement l'année suivante (1960) et la même année (1976) (Fig. 45). Il semble donc que les différences d'ordre édaphique au niveau intra-peuplement se soient exprimées à travers la croissance radiale du hêtre lors d'évènements climatiques exceptionnels. Deux autres anomalies négatives correspondant à des sécheresses en 1989-90 et 1996, pourraient également contribuer à entretenir les écarts de croissance (Fig. 45).

A partir de l'étude des surfaces de cerne produite, nous avons donc bien confirmé la meilleure vitalité des arbres sains, avec cependant une dégradation de cette vitalité pour les arbres sains situés dans le peuplement dépérissant. Cela montre la relation significative entre les variations de croissance radiale et l'état de santé visible des arbres, mais également les limites de cette relation, avec l'existence probable d'une latence de réponse de certains arbres, possédant des sensibilités différentes aux contraintes stationnelles, ayant subi une histoire sylvicole différente ou encore soumis à des contraintes non décrites ici.

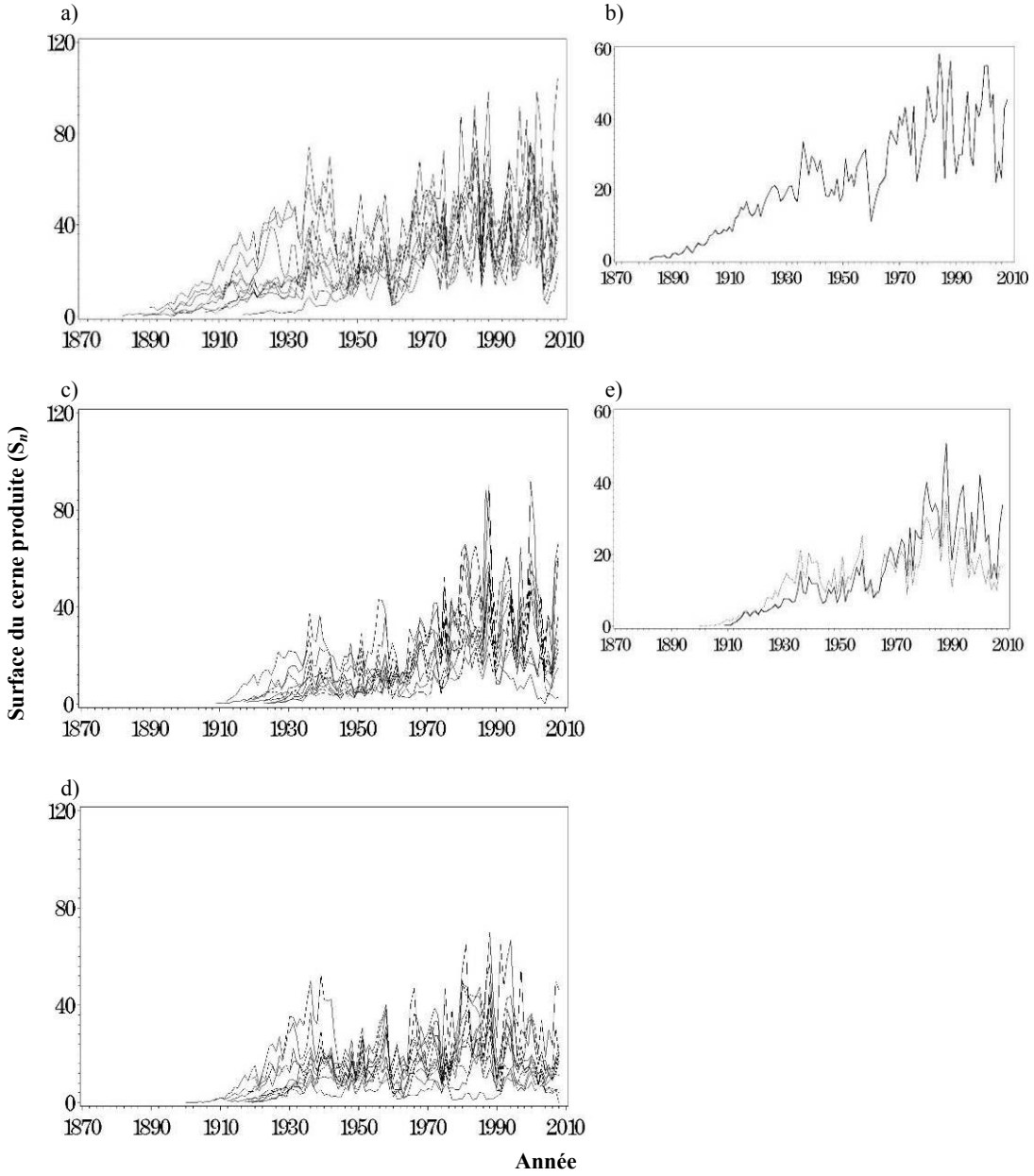


Fig. 45. Evolution de la surface de cerne pour les arbres a) du peuplement sain, c) sains du peuplement dépérissant et d) dépérissants. En b) moyenne des surfaces pour les arbres du peuplement sain et e) moyenne des surfaces pour les arbres sains (ligne pleine) et dépérissants (ligne pointillée). N_{total} = 32.

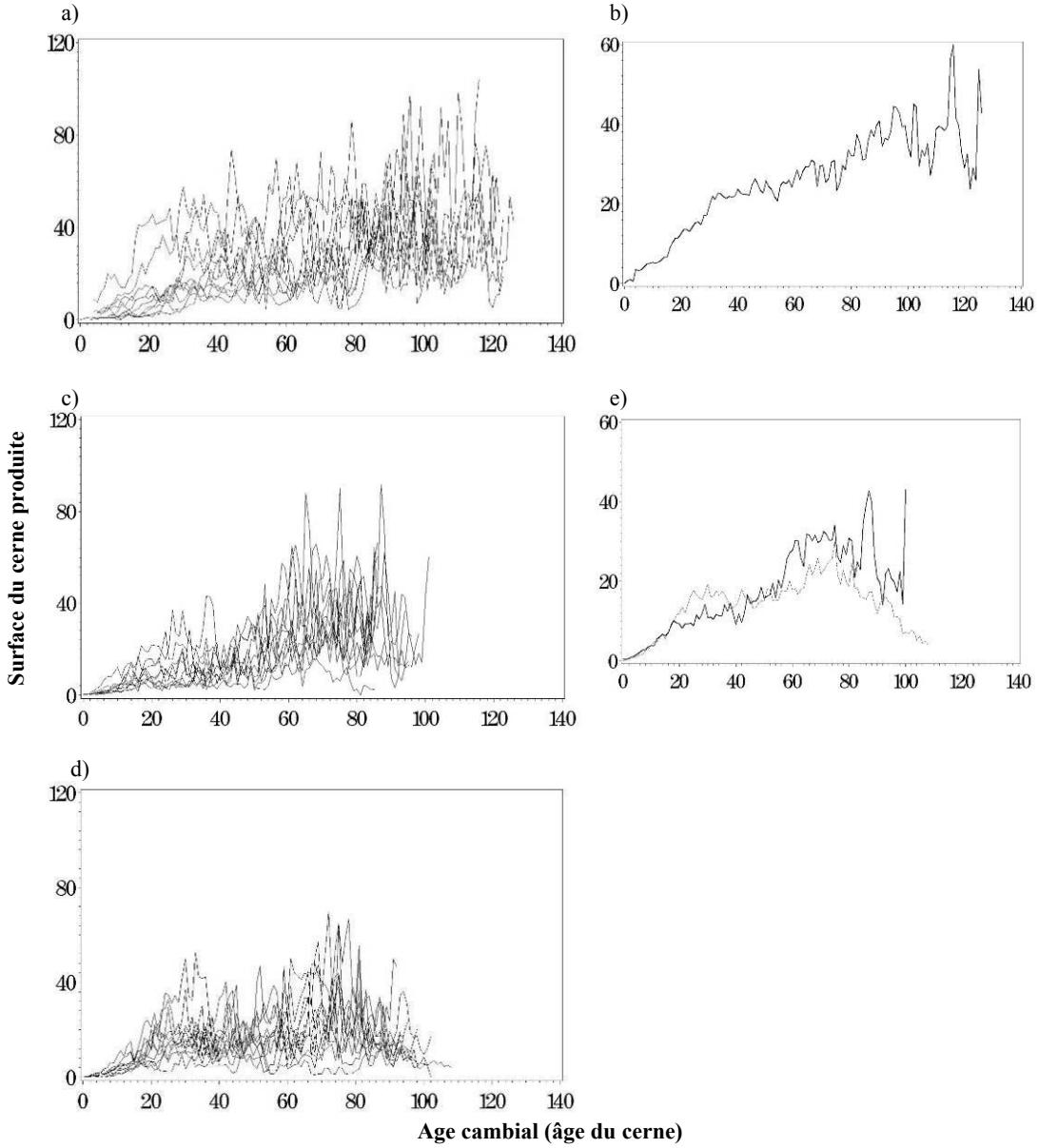


Fig. 46. Evolution de la surface de cerne, représentée par âge cambial (âge du cerne), pour les arbres a) du peuplement sain, c) sains du peuplement dépérissant et d) dépérissants. En b) moyenne des surfaces pour les arbres du peuplement sain et e) moyenne des surfaces pour les arbres sains (ligne pleine) et dépérissants (ligne pointillée) du peuplement dépérissant. $N_{total} = 32$.

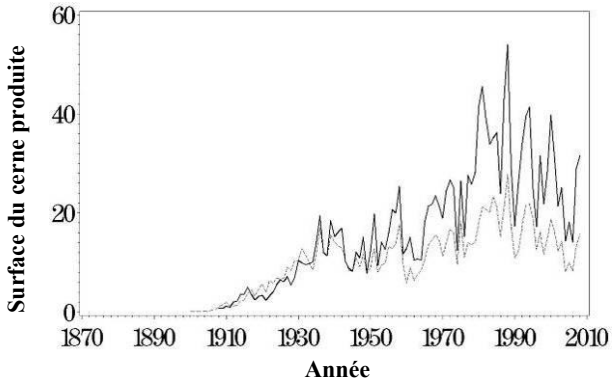


Fig. 47. Evolution de la surface de cerne des arbres situés sur sol superficiel (ligne pointillée) ou sur sol plus profond (ligne pleine) dans le peuplement dépérissant. $N_{total} = 21$.

3. Discussion générale sur le dépérissement du hêtre

L'étude des deux peuplements en forêt de Fontainebleau a clairement mis en relation les variations de la profondeur de sol (liée à la réserve utile maximale) avec l'état de santé et la croissance radiale récente du hêtre. La croissance en hauteur au niveau arbre a semblé indépendante des variations intra-peuplement de profondeur de sol, mais est apparu significativement modifiée par les variations inter-peuplements. Les dégradations des houppiers concernent les arbres plus vieux (facteur aggravant) et correspondent à des tendances à la diminution de l'accroissement radial récent et de la production de bois dans le tronc. Ces résultats sont stables entre les deux échelles (arbre et valeurs moyennées pour l'ensemble du peuplement), ce qui valide l'état de santé du houppier comme un indicateur de limitation chez le hêtre, suite à des contraintes récentes ayant affecté la croissance radiale du peuplement.

Il existe une gradation de la réponse du hêtre en termes de croissance et d'état sanitaire en fonction du niveau de contrainte subi : les arbres sains à bonne croissance du peuplement sain à sol profond, les arbres sains à croissance réduite du peuplement dépérissant sur sol moins superficiel et les arbres dépérissants à croissance réduite du peuplement dépérissant sur sol superficiel. Cela illustre très bien la sensibilité du hêtre aux variations intra-peuplement des conditions édaphiques.

Il semblerait que la croissance annuelle soit plus forte en début de vie pour les arbres actuellement dépérissants et à croissance réduite. Ce phénomène a déjà été observé (Loehle, 1988, 1998) et peut s'interpréter par un compromis entre les performances de croissance et la résistance aux contraintes environnementales. La dégradation de la vitalité du hêtre observée dans notre étude est la conséquence des sécheresses successives de la deuxième moitié du 20ème siècle, couplées à des conditions édaphiques défavorables car limitant la résistance des peuplements. Les évènements climatiques ont successivement affecté la croissance radiale au cours des années et ont entraîné une différenciation nette de l'état sanitaire des houppiers des arbres.

Partie III Caractérisation de la variabilité écotypique du hêtre en relation avec le contexte hydrique local

1. Introduction

Le hêtre est une espèce montrant une forte variabilité génétique. Cependant, diverses études en Europe ont montré qu'il existait un déséquilibre entre la variabilité dans les populations du sud de l'aire du hêtre et celles du nord, sur plusieurs aspects. La variabilité génétique (Comps et al., 1991), la diversité de traits fonctionnels (Paludan-Muller et al., 1999 ; Larsen & Buch, 1995) et la réponse de l'espèce aux variations des conditions hydriques (Nielsen & Jorgensen, 2003 ; Peuke et al., 2002) confèrent aux populations du sud de plus fortes potentialités adaptatives. Dans un contexte d'augmentation de la fréquence et de l'intensité des évènements de fortes sécheresses en Europe, et compte-tenu de la sensibilité de l'espèce aux déficits hydriques (Granier et al., 2007), l'identification d'écotypes de hêtre tolérants à la sécheresse représente un enjeu important pour les décisions sylvicoles des gestionnaires et une question d'intérêt pour les scientifiques. L'étude des caractères phénotypiques (phénologie, croissance et mortalité) liés à la *fitness* de l'individu, c'est-à-dire ayant un effet sur sa survie et sa fécondité, a clairement montré la différenciation des populations de hêtre sur des gradients géographiques (von Wuehlisch et al., 1995 ; Chmura & Rozkowski, 2002) ou altitudinaux (Vitasse et al., 2009). Cependant, peu d'études se sont intéressées à la variabilité génétique de l'espèce en fonction des conditions locales de croissance, notamment sous l'angle de la disponibilité en eau. Des plantations comparatives de provenances issues de gradients climatiques (Nielsen & Jorgensen, 2003 ; Peuke et al., 2002 ; Peuke et al., 2006) ont permis d'identifier des écotypes de hêtre différenciés sur la réponse au stress hydrique. Cependant, certains de ces auteurs soulignent l'importance de ne pas caractériser le type hydrique d'origine des populations que par le seul facteur pluviométrique. D'autres variables climatiques et des facteurs hydriques locaux relatifs au sol ou à la topographie pourraient être déterminants, comme illustré dans les chapitres précédants. Peuke et al. (2006), qui ont observé une réponse de la composition isotopique en ^{13}C en fonction du stress hydrique appliqué, n'ont d'ailleurs pas mis en évidence une différenciation des provenances sur le même trait selon leur situation climatique d'origine.

Nous avons donc étudié un ensemble de populations en centre d'aire de répartition du hêtre, dans le nord-est de la France, pour lesquelles le climat est homogène et favorable. Nous avons structuré notre échantillon sur les caractéristiques hydriques locales, en distinguant les faibles et les fortes réserves utiles du sol sur des critères topo-édaphiques. La plantation comparative de ces populations devrait nous permettre de mettre en évidence les éventuelles différenciations entre les contextes hydriques d'origine, pour certains traits fonctionnels liés à la croissance et au fonctionnement hydrique de l'espèce, et donc à sa *fitness*. Si les populations de hêtre montrent des différences héritables pour ces traits entre situations locales de faible disponibilité en eau et situations optimales, alors il est possible qu'elles représentent

une source d'adaptation pour le hêtre de centre d'aire aux contraintes hydriques que les changements climatiques font apparaître.

Nous avons également analysé l'influence de la population et de l'***arbre-mère*** d'origine sur les traits fonctionnels quantitatifs, afin de déterminer si l'effet intra-population est plus important que les différences observées entre populations.

2. Echantillonnage et caractéristiques des populations de hêtre

2.a. Récolte

La récolte des faînes s'est déroulée durant le mois d'octobre 2006. La zone de récolte s'étend sur l'ensemble des plateaux calcaires de Lorraine. Les critères de sélection d'une placette sont basés sur la taille de la population (supérieure à 0,5 ha), sur l'homogénéité des conditions écologiques et sur la possibilité d'obtenir des paires de populations contrastées du point de vues réserves utiles du sol, à faible distance. Pour identifier le contexte hydrique dans lequel la population se trouve, des fosses pédologiques déjà ouvertes pour de précédentes études sont utilisées ou la profondeur de sol est appréciée à la tarière pédologique, la position topographique et l'exposition sont relevées et l'indication floristique sur le contexte hydrique de la population est prise en compte. Lorsque l'information âge du peuplement est disponible, la hauteur des arbres dominants permet de vérifier la validité de la caractérisation du contexte hydrique, par une projection du rapport hauteur âge sur les courbes hauteur/âge régionales du hêtre. 20 arbres par placette sont échantillonnés et identifiés, avec un ou deux arbres supplémentaires lorsque la population le permet. Deux placettes formant une paire sont distantes en moyenne de 1 à 3 km, avec un maximum de 10 km (Fig. 48). La surface de récolte de la placette est variable selon l'homogénéité des conditions écologiques, le nombre et la densité d'arbres récoltables.

Les faînes sont ramassées au sol dans un périmètre correspondant à la projection verticale du houppier de l'arbre-mère récolté. Pour limiter les risques de pollution de l'échantillon avec des graines d'autres arbres, la zone de récolte au pied d'un arbre ne dépasse pas la limite formée par la projection de son houppier, et n'incluse pas les zones de superposition de son houppier avec celui d'un autre hêtre. Un minimum de 120 graines par arbre a été récolté. Les graines vides sont exclues.

2.b. Préparation des graines

Pour chacune des 16 (2 x 8) populations retenues, 600 graines (30 par arbre-mère) sont sélectionnées aléatoirement et séchées à température ambiante. Les faînes non viables ou vides sont éliminées. Toutes les graines d'une population sont ensuite mélangées, sauf pour

une partie des graines d'une paire de populations pour laquelle nous avons conservé l'information sur l'identité de l'arbre-mère pour constituer des familles de demi-frères. Une réhydratation à une teneur en eau de 30-34% est effectuée par trempage entre 6 et 9 heures et un traitement antifongique est appliqué. La dormance des graines est levée en chambre froide à 3°C pendant trois mois. Un contrôle du taux d'humidité des faînes est effectué régulièrement par différence de poids frais et sec (séchage 24h à 105°C) de 20 graines tirées au hasard par population.

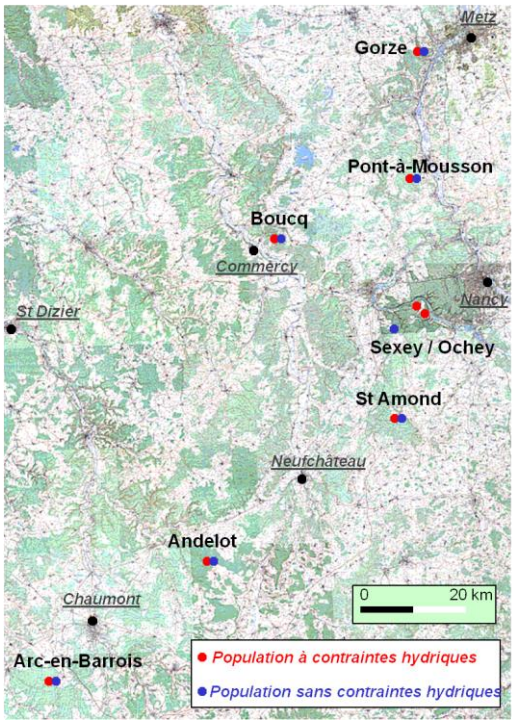


Fig. 48. Localisation des populations de provenances récoltées, semées en pépinière.

2.c. Dispositif de semis en pépinière

La germination et la première année de croissance sont réalisées dans un dispositif hors-sol composé de six blocs (dont deux pour les semis identifiés en fonction de leur arbre-mère) et traité aux raticides (Raviox), à la pépinière INRA de Champenoux (Fig. 50, Fig. 49a et b). Les graines sont installées à 1,5 cm de profondeur dans des pots horticoles dégradables en fibre de bois remplis d'un mélange tourbe et sable, en avril 2007. Ces pots sont disposés dans un substrat de même nature. Un arrosage automatique est mis en place et des relevés de germination sont effectués aux mois de mai et juin 2007. Chaque semis est identifié par sa position (x,y) dans le dispositif, le numéro du bloc, la population d'origine et le semeur.

Un dispositif de 12 bâches en pleine-terre (24 m x 1 m) est mis en place dans le courant de 2007 pour recevoir les semis de hêtre en 2008 (Fig. 49a et b). Les bâches, espacées de successivement de 0,8 m et 2,6 m, sont vidées de leur ancien substrat sur 60 cm

de profondeur pour en recevoir un nouveau, homogénéisé (Fig. 49c ; Tableau 44). Une clôture électrique, puis un grillage métallique à maille 1x1 cm sont installés autour du dispositif (28 m x 30 m) et des traitements raticides disposés pour limiter les attaques de rongeurs. Des ombrières sont disposées sur chaque ensemble de deux bâches (ombrage 45 %). L'arrosage est assuré par des rampes oscillantes ajustables fournissant un arrosage homogène (contrôle par pluviomètres).

La transplantation de 2016 semis est effectuée en avril 2008 durant quatre jours par cinq planteurs (Fig. 49d). Une population ayant présenté un taux de germination trop faible a été exclue de la transplantation. Au total 15 populations ont été installées dans 10 bâches et deux sous forme de familles de demi-frères dans deux bâches. Les 10 bâches ont été subdivisées en 14 parcelles unitaires accueillant 12 plants (3x4) de la même population d'origine. Le dispositif est randomisé en disposant aléatoirement 12 populations par paire sur chaque bâche, la population n'ayant plus d'homologue, et un reliquat d'une des deux populations dont nous connaissons les arbres-mère d'origine (Fig. 50). Nous avons procédé ainsi, de manière à avoir un dispositif équilibré, tant que les effectifs disponibles l'ont permis. Chaque plantule est identifiée selon sa localisation (x,y), son bloc d'origine, sa bâche actuelle, son identifiant population d'origine, et arbre-mère d'origine pour les deux populations possédant l'information. Les deux bâches restantes sont subdivisées en sous-unités de trois plants (3x1) du même arbre-mère d'origine, en alternant la population d'origine.

Au final, l'experience comporte 1680 plants (13 populations) et 336 plants (20 familles de demi-frères de deux populations), pour un total de 2016 individus (Fig. 49e et f).

Le dispositif a été partiellement dupliqué à la pépinière administrative de Guémené-Penfao, en Bretagne. La plantation s'est faîte en pleine terre, sous ombrières. Les huit paires de populations sont répétées dans quatre blocs. Chaque paire forme une parcelle unitaire de 72 semis (4x18). Au total, 1152 individus forment ce dispositif au moment de la germination.

Tableau 44 Caractéristiques du substrat utilisé dans le dispositif en pleine terre. Analyse granulométrique, pH, rapport carbone/azote et matière organique des bâches du dispositif de plantation en pépinière. Une analyse est constituée de trois prélèvements par bâche.

Texture	**Proportions minimale et maximale (en $g.kg^{-1}$)**
Argile	260 à 296
Limon fin	313 à 334
Limon grossier	268 à 298
Sable fin	65 à 76
Sable grossier	35 à 61

Paramètre	**Valeurs minimale et maximale**
pH_{eau}	7,52 à 8,0
C/N	8,76 à 10,4
Matière organique	12,1 à 14,9 $g.kg^{-1}$

a)

b)

c)

d)

e)

f)

Fig. 49. Pépinière INRA de Champenoux : a) et b) germination des graines dans des pots horticoles enterrés dans un mélange tourbe-sable dans le dispositif hors-sol, c) mise en place d'un substrat dans le dispositif en pleine terre, d) repiquage des semis, e) croissance sous ombrières (45% d'ombre) et f) Vue d'ensemble du dispositif

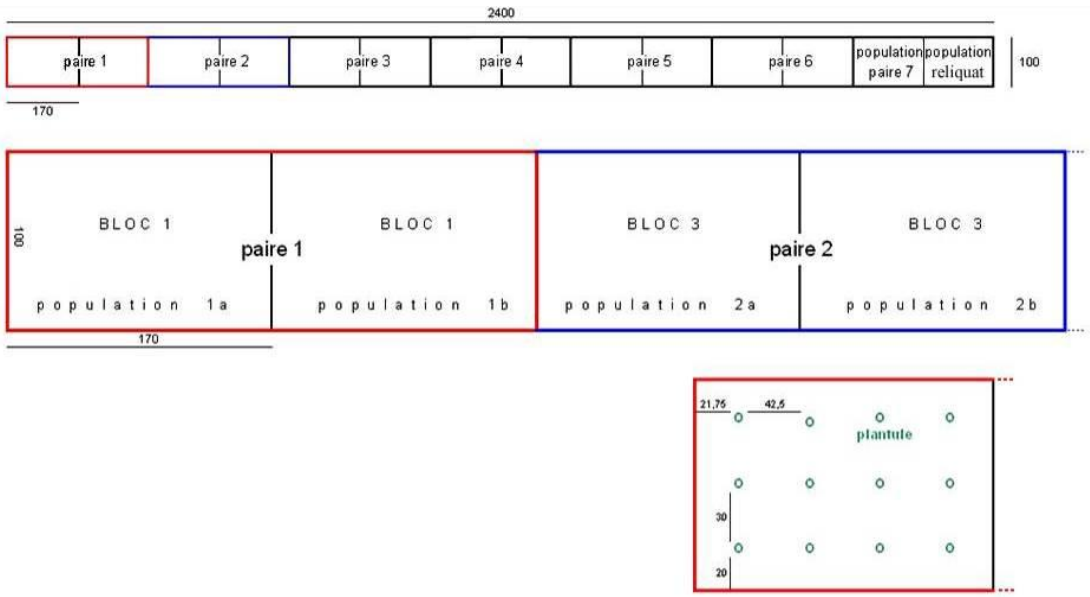


Fig. 50. Schéma du dispositif de la plantation comparative en pépinière. Détails d'une bâche organisée en 7 parcelles unitaires correspondant aux paires de populations (provenance). Chaque paire est ientifiée par le numéro du bloc d'origine du dispositif hors-sol. 12 plantules (3 x 4) représentent une population dans chaque bâche. L'effectif des populations est équilibré seulement sur une partie du dispositf, car les taux de germination sont variables entre populations. Distances en cm.

2.d. Mesures des traits fonctionnels

i Germination

Le suivi de la levée s'est effectué en cinq relevés les 10, 15, 23, 31 mai et 15 juin 2007. Le code caractérisant l'avancement de la germination comporte 8 modalités (codées 1 à 8). Il est utilisé par l'Unité Expérimentale Forestière de Lorraine (UEFL, INRA Nancy). Le détail des stades de germination relevés est présenté Fig. 51.

Fig. 51. Stades de germination des faînes de hêtre utilisés pour décrire l'évolution de la levée dans le dispositif hors-sol en pépinière de Champenoux, au printemps 2007. Source UEFL INRA Nancy. Photos : Fabrice Bonne.

ii Phénologie

Nous avons suivi la phénologie individuelle des plants selon le référentiel BBCH, à 4 ou 5 dates au printemps des années 2008 (21, 25, 30 avril et 5 mai), 2009 (15, 20, 23 et 30 avril) et 2010 (20, 23, 29 avril, 5 et 12 mai), en pépinière de Champenoux uniquement. Ce protocole permet de rendre compte du débourrement du bourgeon, du développement des feuilles et de l'élongation de la pousse (Tableau 45, Fig. 52).

Pour la germination, les variables considérées sont la date moyenne de germination, c'est-à-dire l'intégrale de la courbe de levée ramenée sur la période de mesures, correspondant à un indice de précocité de la germination et notée ***DateG.*** Les notes de germination aux cinq dates de relevé (***Germ1*** à ***Germ5***) sont également utilisées.

Tableau 45 Référentiel BBCH utilisé pour le suivi phénologique, adapté pour l'observation chez le hêtre.

BBCH	stade	description ligneux	code utilisé
0	débourrement	bourgeon au stade de dormance hivernale	0
1	débourrement	la majorité des bourgeons foliaires ou mixtes ont commencé à gonfler	1
3	débourrement	la majorité des bourgeons foliaires ou mixtes ont fini de gonfler et sont prêts à éclater	3
7	débourrement	début de l'éclatement des bourgeons foliaires ou mixtes ou du développement des pousses (les feuilles ou fleurs sont visibles à l'intérieur du bourgeon)	7
9	débourrement	le bout des premières dépasse l'extrémité des écailles du bourgeon	9
10	feuillaison	les premières feuilles du houppier sont étalées	10
13	feuillaison	feuillus : les premières feuilles sont étalées sur environ 30% du houppier	11
15	feuillaison	feuillus : les premières feuilles sont étalées sur environ 50% du houppier	12
17	feuillaison	feuillus : les premières feuilles sont étalées sur environ 70% du houppier	13
19	feuillaison	feuillus : les premières feuilles sont étalées sur environ 90% du houppier	14
31	croissance	début de la croissance des pousses	15
39	croissance	les pousses ont atteint 90% de leur taille finale	16

iii Croissances en hauteur et en diamètre, biomasse

Entre chaque saison de végétation, la hauteur individuelle des plants du collet jusqu'à la base du bourgeon terminal, ainsi que le diamètre au collet sont mesurés. Les singularités relatives à l'architecture du plant ou les dégâts sur l'appareil végétatif pouvant perturber les croissances en hauteur et radiale sont systématiquement notées. La biomasse de la tige principale est estimée à partir du diamètre au collet et de la hauteur du plant (Eq. 15). Les différences de hauteurs, diamètres et biomasses entre années nous permettent d'estimer des accroissements en hauteur et diamètre, et des productions de biomasse entre ces mêmes années. Le rapport production en biomasse de l'année n et biomasse de l'année n-1 indique l'accroissement de l'année n relatif à l'année n-1. Le rapport accroissement en hauteur ou diamètre de l'année n et hauteur ou diamètre de l'année n-1 indique l'accroissement relatif en diamètre ou en hauteur de l'année n.

Eq. 15 $$biomasse = \pi . D^2 . h / 12$$

où D est le diamètre du plant au collet ;
h est la hauteur totale du plant (du collet à la base du bourgeon apical).

Fig. 52. Principaux stades phénologiques du hêtre codés selon le référentiel BBCH.

iv Surface foliaire, composition isotopique $\delta^{13}C$ et teneurs en C et N

A la fin de la saison de végétation de 2008, nous avons prélevé deux feuilles de lumière et de première pousse de l'année sur un tiers des plants en pépinière de Champenoux, également répartis sur l'ensemble du dispositif. Les familles de demi-frères ont été exclues. Une mesure de la teneur en chlorophylle est réalisée avec un SPAD-502 de Minolta® au moment de la récolte. Les valeurs moyennes des deux feuilles (3 mesures par feuille) sont moyennées pour chaque individu récolté. Après séchage à 65°C pendant 48h, les surfaces foliaires des 520 échantillons de deux feuilles sont mesurées au planimètre, par un système vidéo de prise de vue Delta-T Scan Image Analysis System de Delta-T Devices®. Un broyage

du matériel sec de chaque échantillon est ensuite réalisé avec un broyeur à bille pour obtenir une poudre homogène. 1 mg (±50 µg) de cette dernière est conditionné dans une capsule d'étain et sa composition isotopique du carbone (notée $\delta^{13}C$) est analysée par combustion complète au spectromètre de masse (DeltaS) couplé à un analyseur (NA1500). Ce sont les différences de masses atomiques entre le ^{13}C et le ^{12}C qui permettent de les séparer. Le standard international IAEA-CH7 de $\delta^{13}C$ égal à 31,8 ‰ ± 0,2 de l'Agence Internationale de l'Energie Atomique et un standard interne sont utilisés. La discrimination isotopique du ^{13}C (notée $\Delta^{13}C$) est la différence de composition isotopique $\delta^{13}C$ entre le matériel végétal mesuré et sa source de carbone ($CO_{2atm.}$), tel que :

Eq. 16 $$\Delta^{13}C = (\delta^{13}C_{atm} - \delta^{13}C_{plant}) / (1000 - \delta^{13}C_{plant}) \times 1000$$

L'efficience d'utilisation de l'eau (WUE) représente le compromis entre l'assimilation carbonée de la plante et l'eau utilisée par celle-ci. Cela est comparable à la biomasse produite par rapport à l'évapotranspiration. Selon Farquhar et al. (1982) la relation entre la WUE et $\Delta^{13}C$ est négative, donc positive avec $\delta^{13}C$. En parallèle de la mesure du $\delta^{13}C$, les teneurs en carbone et en azote dans l'échantillon sont aussi mesurées.

v Calcul de l'héritabilité en plantation comparative

L'étude de la variabilité génétique des caractères fonctionnels est suivie d'un calcul d'héritabilité dans la plantation. L'héritabilité ***h²*** représente la part de variance génétique additive (σ^2_A) des descendants des arbres-mère dans la variance totale de la population (σ^2_{Tot}). Dans notre expérimentation, nous estimons que les descendances sont très majoritairement composées de demi-frères. Les parts de variance de l'arbre-mère d'origine et de la population pour un trait quantitatif sont obtenues par la décomposition schématisée dans le Tableau 46, suite à la régression linéaire

Eq. 17 $$Y_{ij} = \mu + F_i + \varepsilon_{ij}$$

où : Y_{ij} est l'observation de l'arbre *j* dans la famille (arbre-mère) *i*, pour la variable de réponse Y.
µ est la moyenne observée dans la population.
F_i est l'effet de la famille (arbre-mère) *i*.
ε_{ij} est le résidu associé à l'observation de l'arbre *j* dans la famille *i*.

Les valeurs d'héritabilité h^2 sont alors :

Eq. 18 $$h^2 = \sigma^2_A / \sigma^2_{Tot}$$ et

Eq. 19 $$h^2 = 4.\sigma^2_f / \sigma^2_{Tot}$$ avec

Eq. 20 $$\sigma^2_{Tot} = SC_{Tot} / (f.k - 1)$$

Tableau 46 Décomposition de la variance. Régression linéaire d'un caractère quantitatif mesuré dans la plantation par la famille (arbre-mère).

Sources de variation	DDL	SC	MC	F
Famille (arbre-mère)	$f-1$	SC_f	$\sigma^2_\varepsilon + k.\sigma^2_f$	$\frac{\sigma^2_\varepsilon + k.\sigma^2_f}{\sigma^2_\varepsilon}$
Résiduelle (erreur)	$f(k-1)$	SC_ε	σ^2_ε	
Totale	$f.k-1$	SC_{Tot}		

où f = nombre de familles (arbres-mère) dans la population ;
k = nombre moyen d'individus par famille ;
SC = somme des carrés ;
MC = moyenne des carrés ;
σ^2_f = variance inter-familles ;
σ^2_ε = variance résiduelle.

Les populations 145, 146 et 137 ne sont pas conservées dans le dispositif à cause d'une très mauvaise germination. La population 149, anciennement homologue de la population 146, est associée à la provenance Sexeyoch (populations 151 et 174) compte-tenu de sa proximité, pour former un trio de populations (Tableau 47).

Tableau 47 Localisation et appariement des populations semées.

Provenance	Population	Type hydrique	X Lambert II et.	Y Lambert II et.
Andelot	11	humide	824314.344	2357960.455
	12	seche	823561.928	2360710.92
Arc	5	seche	797817.293	2325304.423
	6	humide	803031.724	2335462.142
Boucq	1	seche	848327.084	2420094.928
	2	humide	849214.706	2423189.341
Gorze	9	seche	868815.212	2455972.597
	10	humide	868347.325	2455319.426
Pontam	191	humide	869679.879	2438235.749
	196	seche	868661.718	2436789.634
Stamond	168	seche	867300.843	2388943.262
	171	humide	866666.941	2388586.28
Sexeyochey	149	humide	872366.637	2410748.727
	151	humide	872509.961	2411188.58
	174	seche	866726.079	2407015.289

L'ensemble des analyses statistiques est réalisé avec le logiciel SAS/STAT® (version 9.2).

3. Analyse de données

Nous utilisons la régression linéaire multiple pour expliquer un trait mesuré par les effets **provenance** (huit, origine géographique de chaque couple de population), **type hydrique** (deux, **H** : forte disponibilité en eau et **S** : faible disponibilité en eau, basé sur les critères topo-édaphiques analysés sur le terrain) et interaction **provenance x type hydrique**. La **population** (15, associée à un type hydrique dans une provenance) est renseignée par une **position géographique** (15) unique sur le gradient de placettes (produit latitude x longitude, correspondant à un gradient géographique sud-ouest – nord-est). D'autres variables ou covariables peuvent être incluses dans le modèle linéaire pour tester d'éventuels biais d'hétérogénéité des conditions de développement dans le dispositif. Par exemple, l'appartenance à une bâche ou à une bordure du dispositif (variables en classes) ou les caractéristiques physiques et chimiques du sol de chaque bâche (variables continues). Selon les questions et les hypothèses posées, certains traits mesurés sur les individus sont introduits comme variables explicatives d'un autre trait analysé dans la régression. Par exemple, la variabilité de la précocité du débourrement d'une année donnée peut expliquer des différences de production de biomasse de la même année. Les traits fonctionnels analysés sont le poids des graines, le taux de germination, la phénologie du débourrement et de la feuillaison, les variables dendrométriques d'accroissements en hauteur et radial, la composition isotopique en ^{13}C des feuilles, la surface foliaire et la teneur en chlorophylles. Toutes les années de croissances de 2007 à 2010 ne sont pas représentées pour tous les traits.

Pour la partie du dispositif dont les individus sont identifiés en fonction de leur arbre-mère (dans une seule provenance de deux populations), les facteurs testés sont la **population** et l'**arbre-mère**.

4. Variabilité des traits fonctionnels

4.a. Poids des graines

Les poids mesurés pour chacune des populations sont reportés dans le Tableau 48. Nous avons réalisé deux analyses de covariance pour identifier les facteurs responsables des différences de poids de graines (Tableau 49). Ces derniers ne varient pas en fonction du gradient géographique, qui est une variable continue, mais la provenance et le contexte hydrique des populations, toutes deux variables qualitatives, ont des effets significatifs. Nous pouvons donc dire que le poids des graines dépend en premier lieu de la provenance indépendamment de sa situation géographique, et que le contexte hydrique intervient en facteur de second ordre, résultant en un poids des graines plus élevé en situation de faible disponibilité en eau.

Tableau 48 Poids moyen des graines par population. Classement des provenances sur le gradient géographique sud-ouest – nord-est. Trois valeurs moyennées par population, 10 faînes par mesure, 18 populations récoltées. Poids en grammes pour 10 graines.

Provenance	Population	Type hydrique	Nombre de mesures	Poids moyen (g) pour 10 graines	Ecart-type	Poids moyen (g) par provenance
Arc	6	H	3	4,719	0,197	4,639
Arc	5	S	3	4,558	0,294	
Andelot	11	H	3	4,214	0,167	4,508
Andelot	12	S	3	4,801	0,164	
Stamond	171	H	3	4,501	0,122	4,618
Stamond	168	S	3	4,734	0,274	
Boucq	2	H	3	4,870	0,194	4,719
Boucq	1	S	3	4,567	0,193	
Sexeyoch	151	H	3	4,346	0,434	4,516
Sexeyoch	174	S	3	4,686	0,478	
Sexeyoch	149	H	3	4,668	0,051	4,715
Villey	146	S	3	4,761	0,383	
Natrou	137	H	3	4,595	0,271	4,697
Dieulouard	145	S	3	4,799	0,052	
Pontam	191	H	3	4,553	0,240	4,784
Pontam	196	S	3	5,015	0,231	
Gorze	10	H	3	4,046	0,202	4,042
Gorze	9	S	3	4,038	0,193	

Tableau 49 Analyses de covariances du poids moyen des graines en fonction de la provenance, du gradient géographique sud-ouest – nord-est et du contexte hydrique de la population d'origine.

Variable de réponse	Variable testée	F	p	R^2
Poids sec des graines	Position géographique	1,10	0,3011	0,06
	Type hydrique	1,63	0,2093	
	Provenance	4,55	0,0007	0,61
	Type hydrique S (+)	5,33	0,0268	
	Provenance x type hydrique	1,90	0,0899	

4.b. Germination

Nous avons testé les facteurs explicatifs des différences de taux de levée dans des régressions linéaires multiples. Les variables de réponses considérées sont la date moyenne de germination ***DateG*** et les notes de germination aux cinq dates de relevé ***Germ1*** à ***Germ5***. Les variables explicatives sont la position sur le gradient géographique et le type hydrique. Nous avons introduit la covariable ***Bloc*** et ***Poids*** moyen des graines par population dans le dispositif.

Le Tableau 50 résume l'ensemble des résultats des régressions linéaires. L'effet bloc est significatif, ce qui témoigne de l'existence de différences dans les conditions de germination ou de semis. Les parts de variabilité expliquée sont faibles mais les effets en général très significatifs. Les R^2 ont tendance à diminuer au cours des relevés, indiquant que les différences de germination concernent surtout les individus très précoces par rapport aux autres. La position géographique explique ces différences. Les populations situées plus au nord-est ont en moyenne une germination plus précoce. Le contexte hydrique de la

population d'origine intervient également dans la variabilité de la levée. Les populations provenant de sites à contraintes hydriques marquées présentent une germination plus précoce. Le poids moyen des graines par population entraîne au contraire une germination plus tardive. Le Tableau 51 présente les taux de levée des sept provenances. Nous observons une forte différence entre les extrêmes et les valeurs semblent se répartir dans deux groupes, au dessus et en deçà du seuil de 40% environ. Dans la Fig. 53, nous pouvons apprécier les différences entre populations d'origine. Enfin, la Fig. 54 représente la courbe moyenne de germination des 15 populations aux cinq dates et la Fig. 55 la relation entre précocité de germination et position de la population sur le gradient géographique.

Tableau 50 : Analyses de covariance expliquant les états de germination aux cinq dates de relevés et la précocité de la germination, par le type hydrique des populations, la position géographique et le poids des graines. Dispositif hors sol composé de six blocs, 15 populations.

Variable de réponse	Variable testée	Effet	F	p	R^2
DateG	position géographique	(+)	14,91	0,0001	0,02
	type hydrique	S (+)	18,25	<0,0001	
	bloc		10,02	<0,0001	
	poids	(–)	16,20	<0,0001	
Germ1	position géographique	(+)	78,57	<0,0001	0,04
	type hydrique	S (+)	17,36	<0,0001	
	bloc		4,77	0,0002	
	poids	(–)	86,47	<0,0001	
Germ2	position géographique	(+)	69,40	<0,0001	0,04
	type hydrique	S (+)	4,00	0,0455	
	bloc		3,49	0 ,0038	
	poids	(–)	43,81	<0,0001	
Germ3	position géographique	(+)	23,96	<0,0001	0,03
	type hydrique	S (+)	18,96	<0,0001	
	bloc		9,73	<0,0001	
	poids	(–)	22,88	<0,0001	
Germ4	position géographique	(+)	9,38	0,0022	0,02
	type hydrique	S (+)	20,69	<0,0001	
	bloc		10,83	<0,0001	
	poids	(–)	14,61	0,0001	
Germ5	position géographique	(+)	6,20	0,0128	0,02
	type hydrique	S (+)	12,68	0,0004	
	bloc		8,29	<0,0001	
	poids	(–)	5,93	0,0149	

Tableau 51 Taux de levée par provenance, mesurés dans le dispositif hors-sol en pépinière de Champenoux.

Provenance	Taux de levée (%)
Gorze	64,0
Boucq	53,2
Arc	49,3
Sexeyoch	36,0
Stamond	33,2
Pontam	32,6
Andelot	29,5

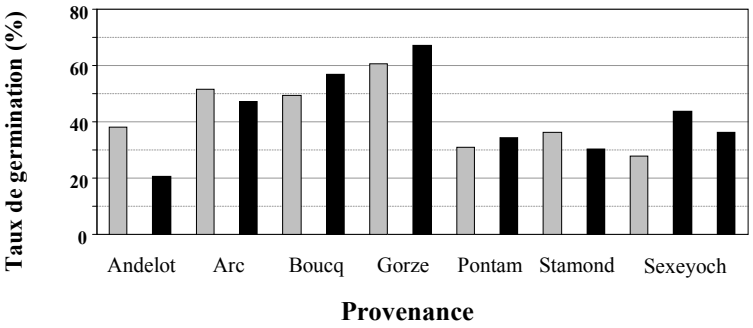


Fig. 53. Taux de levée au dernier relevé (16 juin 2007) par population, classement par provenance. Populations à disponibilité en eau forte (histogramme noir) et faible (histogramme gris).

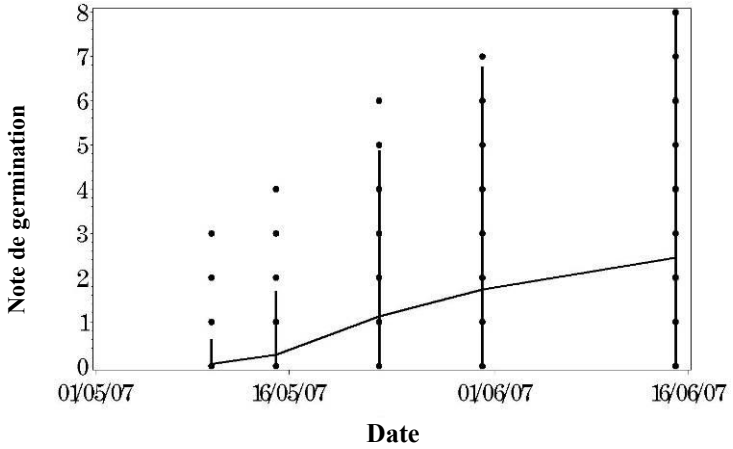


Fig. 54. Courbe moyenne de germination de l'ensemble des populations aux cinq dates de relevés, dans le dispositif hors sol. Point : présence au moins une fois de la note de germination à une date donnée. Ecart-type : trait vertical.

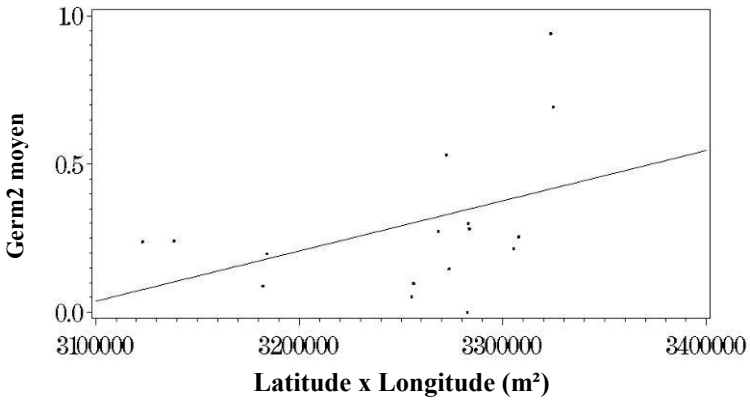


Fig. 55. Note moyenne de germination par population au deuxième relevé en fonction de la position géographique sur le gradient sud-ouest – nord-est, dans le dispositif hors sol.

4.c. Phénologie du débourrement printanier

Nous avons testé les facteurs responsables de la variabilité phénologique dans des analyses de covariance. Les variables de réponse utilisées pour caractériser la phénologie sont la date moyenne de la feuillaison (intégrale de la courbe de débourrement sur la période de

mesures, correspondant à une précocité moyenne de la feuillaison) notée ***DateD****an*, les notes de débourrement aux quatre ou cinq dates de relevé (***Deb$_1$****an* à ***Deb$_5$****an*), un indicateur de précocité à deux modalités basé sur l'aspect du bourgeon ***Precoc****an* (1 : plant ayant atteint le stade 7 d'éclatement des bourgeons au premier passage ; 0 : plant n'ayant pas atteint ce stade) et un indicateur de tardiveté à deux modalités basé sur l'observation des feuilles ***Tardif****an* (1 : les plants n'ayant pas atteint le stade 10 d'étalement des feuilles au quatrième passage ; 0 : les plants ayant au moins atteint ce stade). Les courbes de débourrement sont illustrées Fig. 56. Nous avons adapté les valeurs du code BBCH comportant des sauts de valeurs, pour obtenir une gamme continue discrète et régulière de valeurs (0 à 16 au lieu de 0 à 39). Pour l'année 2010, nous avons retenu le second passage pour le calcul de ***Precoc****10*, afin d'avoir un effectif à stade 7 suffisant. Les variables explicatives sont la position sur le gradient géographique, la provenance et le type hydrique. Nous avons introduit la covariable ***bâche*** dans le modèle.

L'ensemble des analyses de covariance réalisées pour les notations de débourrement à chaque passage et la date moyenne de débourrement sont présentés Tableau 52 à Tableau 54. Les effets des variables testées deviennent de plus en plus significatifs (valeur p) et la part de variabilité expliquée augmente (R^2) au cours des années. Les effets bâche sont presque toujours significatifs. En 2008, les effets de la provenance et de la position géographique apparaissent significatifs sur environ un indicateur mesuré sur deux, avec un débourrement plus précoce pour les populations situées au nord-est du gradient. Les R^2 sont stables entre variables de débourrement et ont une moyenne de 0,08. En 2009, la provenance et la position géographique sont presque toujours significatives, avec des effets de même type. Le R^2 moyen est de 0,11 environ. Les populations des sites à plus fortes réserve utile affichent les débourrements les plus précoces. En 2010 nous observons les mêmes effets de la position sur le gradient géographique, de la provenance et de la réserve utile. Les R^2 sont plus élevés, atteignant une valeur moyenne de 0,17 et un maximum de 0,23. La Fig. 57 représente la relation entre la précocité de débourrement et la position des populations sur le gradient géographique. Les résultats des analyses portant sur les indicateurs ***Precoc****an* et ***Tardif****an* sont résumés Tableau 55. L'effet provenance est significatif pour la précocité et la tardiveté, mais pas systématiquement. Le gradient géographique influence plus rarement la phénologie et reste non significatif pour la tardiveté. Les populations du nord-est sont plus précoces dans leur débourrement. Le contexte hydrique n'apparaît significatif que pour la dernière année et pour la tardiveté uniquement. Une augmentation de la contrainte hydrique entraîne un retard du débourrement.

En calculant les coefficients de corrélation de Pearson entre les années successives et pour les variables de même type (Tableau 56), nous observons des valeurs plus fortes pour 2009-2010 par rapport à 2008-2009.

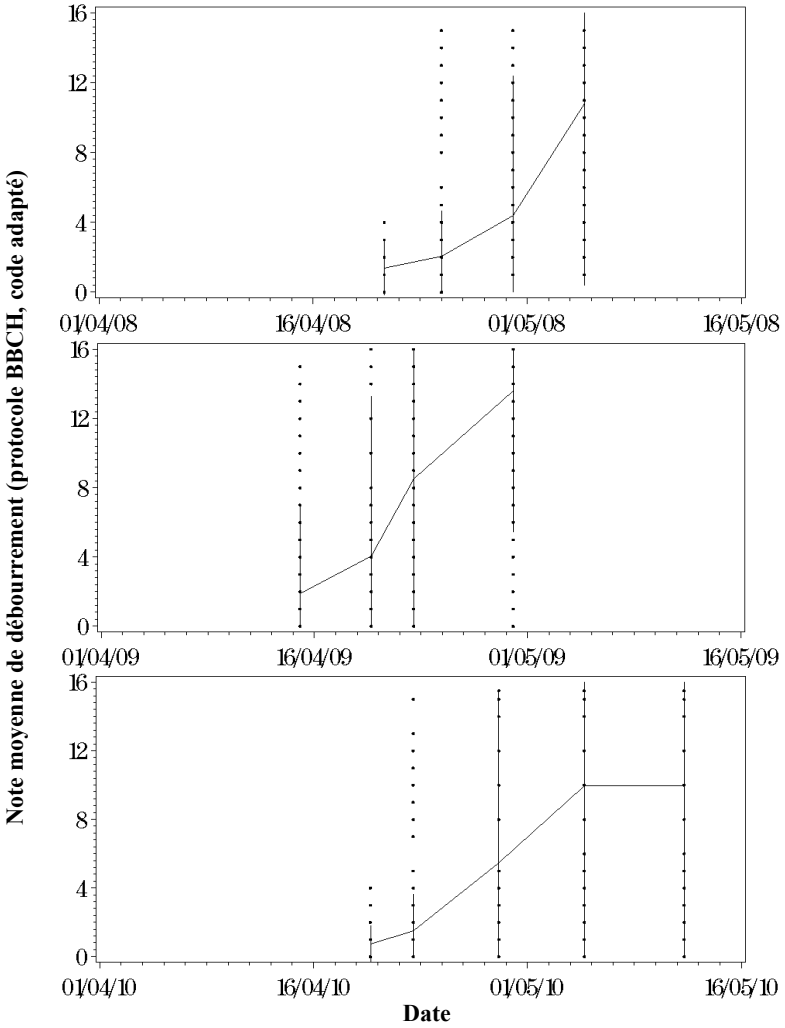


Fig. 56. Courbes moyennes de débourrement des 15 populations aux quatre ou cinq dates de relevés, en 2008, 2009 et 2010, dans le dispositif en pleine terre de Champenoux. Ecart-type : trait vertical.

Tableau 52 Facteurs influençant la phénologie du débourrement du hêtre relevée à quatre dates en 2008 dans le dispositif en pleine terre en pépinière de Champenoux, composé de 12 bâches, 15 populations. Variables significatives à $p < 0,05$ en noir, non significatives en gris.

Variable de réponse	Variable testée	Effet	F	p	R^2
DateD08	position géographique	(+)	4,68	0,0306	0,11
	provenance		2,36	0,0285	
	type hydrique		0,24	0,6275	
	bâche		3,49	<0,0001	
$Deb_1$08	position géographique		3,28	0,0702	0,07
	provenance		1,58	0,1501	
	type hydrique		2,08	0,1491	
	bâche		3,63	<0,0001	
$Deb_2$08	position géographique		3,03	0,0817	0,07
	provenance		2,34	0,0297	
	type hydrique		1,48	0,2245	
	bâche		2,40	0,0059	
$Deb_3$08	position géographique	(+)	4,50	0,0339	0,09
	provenance		2,10	0,0504	
	type hydrique		0,77	0,3818	
	bâche		3,16	0,0003	
$Deb_4$08	position géographique		2,61	0,1060	0,08
	provenance		2,33	0,0305	
	type hydrique		0,55	0,4597	
	bâche		3,03	0,0005	

Tableau 53 Facteurs influençant la phénologie du débourrement du hêtre relevée à quatre dates en 2009 dans le dispositif en pleine terre en pépinière de Champenoux, composé de 12 bâches, 15 populations. Variables significatives à $p < 0,05$ en noir, non significatives en gris.

Variable de réponse	Variable testée	Effet	F	p	R^2
DateD09	position géographique	(+)	5,47	0,0195	0,14
	provenance		3,33	0,0029	
	type hydrique	H (+)	10,31	0,0013	
	bâche		1,96	0,0284	
$Deb_1$09	position géographique	(+)	6,65	0,0100	0,09
	provenance		2,45	0,0228	
	type hydrique		2,24	0,1344	
	bâche		2,60	0,0027	
$Deb_2$09	position géographique	(+)	8,77	0,0031	0,12
	provenance		3,16	0,0043	
	type hydrique	H (+)	6,01	0,0143	
	bâche		2,36	0,0069	
$Deb_3$09	position géographique	(+)	3,99	0,0458	0,13
	provenance		2,83	0,0096	
	type hydrique	H (+)	10,31	0,0013	
	bâche		1,88	0,0373	
$Deb_4$09	position géographique		1,06	0,3028	0,09
	provenance		3,03	0,0060	
	type hydrique	H (+)	8,25	0,0041	
	bâche		1,02	0,4227	

Tableau 54 Facteurs influençant la phénologie du débourrement du hêtre relevée à cinq dates en 2010 dans le dispositif en pleine terre en pépinière de Champenoux, composé de 12 bâches, 15 populations. Variables significatives à $p < 0,05$ en noir, non significatives en gris.

Variable de réponse	Variable testée	Effet	F	p	R^2
DateD10	position géographique	(+)	5,54	0,0187	0,23
	provenance		4,59	0,0001	
	type hydrique	H (+)	8,31	0,0040	
	bâche		4,70	<0,0001	
$Deb_1$10	position géographique		3,24	0,0720	0,08
	provenance		3,32	0,0030	
	type hydrique	H (+)	6,39	0,0115	
	bâche		2,16	0,0141	
$Deb_2$10	position géographique		3,73	0,0537	0,11
	provenance		2,30	0,0322	
	type hydrique	H (+)	5,99	0,0144	
	bâche		3,31	0,0002	
$Deb_3$10	position géographique	(+)	5,61	0,0180	0,17
	provenance		3,29	0,0032	
	type hydrique	H (+)	7,55	0,0061	
	bâche		3,65	<0,0001	
$Deb_4$10	position géographique	(+)	4,21	0,0404	0,21
	provenance		4,13	0,0004	
	type hydrique	H (+)	5,74	0,0166	
	bâche		4,65	<0,0001	
$Deb_5$10	position géographique		1,99	0,1587	0,19
	provenance		4,55	0,0001	
	type hydrique	H (+)	5,25	0,0220	
	bâche		6,31	<0,0001	

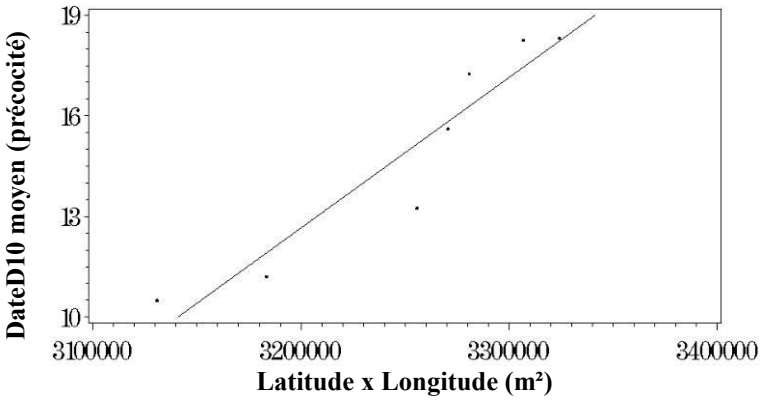


Fig. 57. Précocité moyenne de débourrement par population en 2010 en fonction de la position géographique sur le gradient nord-ouest – sud-ouest.

Tableau 55 Facteurs influençant la précocité et la tardiveté du débourrement du hêtre de 2008 à 2010 dans le dispositif en pleine terre en pépinière de Champenoux, composé de 12 bâches, 15 populations. Régressions logistiques. Variables significatives à $p < 0,05$ en noir, non significatives en gris.

Variable de réponse	Variable testée	Effet	Khi² Wald	p	R^2_N
Precoc08	position géographique		1,17	0,2800	0,08
	provenance		7,90	0,2457	
	type hydrique		1,04	0,3085	
	bâche		21,40	0,0294	
Tardif08	position géographique		0,08	0,7784	0,08
	provenance		16,10	0,0132	
	type hydrique		0,33	0,5668	
	bâche		24,41	0,0111	
Precoc09	position géographique	(+)	8,79	0,0030	0,16
	provenance		19,36	0,0036	
	type hydrique		3,76	0,0525	
	bâche		23,19	0,0166	
Tardif09	position géographique		0,30	0,5847	0,10
	provenance		17,22	0,0085	
	type hydrique		2,24	0,1344	
	bâche		7,36	0,7694	
Precoc10	position géographique	(+)	6,78	0,0092	0,14
	provenance		12,23	0,0570	
	type hydrique		0,33	0,5649	
	bâche		19,21	0,0574	
Tardif10	position géographique		0,04	0,8469	0,22
	provenance		32,30	<0,0001	
	type hydrique	S (+)	6,39	0,0115	
	bâche		39,12	<0,0001	

Tableau 56 Corrélation de Pearson pour trois types de variables de débourrement, entre années successives. Dispositif en pépinière de Champenoux, composé de 12 bâches, 15 populations. Variables toutes significatives à $p < 0,0001$.

Type de variable	Corrélation testée	Coefficient de Pearson
DateD	DateD08-09	0,53
	DateD09-10	0,62
Precoc	Precoc08-09	0,24
	Precoc09-10	0,38
Deb	$Deb_4$08-09	0,47
	$Deb_4$09- $Deb_5$10	0,51

4.d. Croissance et biomasse

Les coefficients de corrélation de Pearson entre le poids moyen des graines par population et les hauteurs 2007 et 2008 sont présentés Tableau 57. Aucune relation claire n'apparaît.

Les coefficients de corrélation de Pearson entre les taux de germination au dernier relevé (***Germ5***) et la précocité moyenne de germination (***DateG***), avec les hauteurs 2007 et 2008 ont été calculés Tableau 58. Aucune relation claire n'apparaît.

Tableau 57 Corrélation de Pearson entre le poids moyen des graines par population et les hauteurs moyennes des plants fin 2007 et 2008. Dispositif en pépinière de Champenoux, 15 populations.

Type de variable	Corrélation testée	Coefficient de Pearson	p
Poids	Hauteur 2007	0,15	0,59
	Hauteur 2008	0,22	0,43

Tableau 58 Corrélation de Pearson entre le taux de germination et les hauteurs des plants fin 2007 et 2008. Dispositif en pépinière de Champenoux, 15 populations. Variables significatives à $p < 0,05$ en noir, non significatives en gris.

Type de variable	Corrélation testée	Coefficient de Pearson	p
DateG	Hauteur 2007	0,19	0,50
	Hauteur 2008	0,48	0,48
Germ5	Hauteur 2007	0,22	0,43
	Hauteur 2008	0,53	0,04

Les résultats des analyses des facteurs influençant la croissance en diamètre et hauteur sont présentés du Tableau 59 au Tableau 61. Les variables mesurées ou les accroissements soustractifs ou relatifs montrent des valeurs de R^2 et de p très stables entre années. Le contexte hydrique d'origine n'influence pas la croissance des populations de descendants. L'effet de l'origine géographique de la population est par contre presque systématiquement significatif pour les variables testées, pour toutes les années. Les populations provenant du nord-est du gradient présentent de meilleures performances de croissance. La provenance d'origine est également très significative pour expliquer les différences de croissance (Fig. 58). Les parts de variabilité expliquée sont faibles et similaires, avec une valeur moyenne de 0,06, et un maximum de 0,09.

Tableau 59 Facteurs influençant la hauteur, le diamètre et la biomasse de la tige principale des plants dans le dispositif en pleine terre en pépinière de Champenoux, composé de 12 bâches, 15 populations. Variables significatives à p < 0,05 en noir, non significatives en gris.

Variable de réponse	n	Variable testée	Effet	p	R^2
Hauteur07	1951	position géographique	(+)	0,0305	0,07
		provenance		<0,0001	
		type hydrique		0,1297	
		bâche		<0,0001	
Hauteur08	1463	position géographique	(+)	0,0053	0,05
		provenance		<0,0001	
		type hydrique		0,1300	
		bâche		<0,0001	
Hauteur09	1975	position géographique	(+)	<0,0001	0,06
		provenance		<0,0001	
		type hydrique	S(+)	0,0321	
		bâche		<0,0001	
Diamètre07	2015	position géographique		0,3341	0,09
		provenance		<0,0001	
		type hydrique		0,1981	
		bâche		<0,0001	
Diamètre08	1997	position géographique	(+)	0,0426	0,06
		provenance		<0,0001	
		type hydrique		0,1714	
		bâche		<0,0001	
Diamètre09	1976	position géographique	(+)	0,0002	0,06
		provenance		<0,0001	
		type hydrique		0,0891	
		bâche		<0,0001	
Biomasse07	1951	position géographique		0,1651	0,07
		provenance		<0,0001	
		type hydrique		0,1633	
		bâche		<0,0001	
Biomasse08	1463	position géographique	(+)	0,0170	0,06
		provenance		<0,0001	
		type hydrique		0,4245	
		bâche		<0,0001	
Biomasse09	1975	position géographique	(+)	<0,0001	0,05
		provenance		<0,0001	
		type hydrique		0,0676	
		bâche		<0,0001	

Tableau 60 Facteurs influençant l'accroissement soustractif en hauteur et en diamètre des plantules dans le dispositif en pleine terre en pépinière de Champenoux, composé de 12 bâches, 15 populations. Variables significatives à p < 0,05 en noir, non significatives en gris.

Variable de réponse	n	Variable testée	Effet	p	R^2
Accroissement soustractif en hauteur 2008	1415	position géographique	(+)	0,0047	0,04
		provenance		0,0219	
		type hydrique		0,1283	
		bâche		<0,0001	
Accroissement soustractif en hauteur 2009	1451	position géographique	(+)	0,0001	0,05
		provenance		0,0003	
		type hydrique		0,4911	
		bâche		<0,0001	
Accroissement soustractif en hauteur entre 2007 et 2009	1402	position géographique	(+)	<0,0001	0,05
		provenance		<0,0001	
		type hydrique		0,3219	
		bâche		0,0002	
Accroissement soustractif en diamètre 2008	1997	position géographique		0,0713	0,07
		provenance		0,1552	
		type hydrique		0,5697	
		bâche		<0,0001	
Accroissement soustractif en diamètre 2009	1975	position géographique	(+)	0,0001	0,07
		provenance		0,0003	
		type hydrique		0,1314	
		bâche		<0,0001	
Accroissement soustractif en diamètre entre 2007 et 2009	1975	position géographique	(+)	0,0001	0,06
		provenance		<0,0001	
		type hydrique		0,1479	
		bâche		<0,0001	
Accroissement soustractif en biomasse 2008	1415	position géographique	(+)	0,0053	0,05
		provenance		0,0004	
		type hydrique		0,3641	
		bâche		<0,0001	
Accroissement soustractif en biomasse 2009	1451	position géographique	(+)	0,0012	0,05
		provenance		0,0003	
		type hydrique		0,6428	
		bâche		<0,0001	
Accroissement soustractif en biomasse entre 2007 et 2009	1402	position géographique	(+)	0,0002	0,05
		provenance		<0,0001	
		type hydrique		0,4635	
		bâche		<0,0001	

Tableau 61 Facteurs influençant l'accroissement relatif en hauteur et en biomasse des plantules dans le dispositif en pleine terre en pépinière de Champenoux, composé de 12 bâches, 15 populations. Variables significatives à p < 0,05 en noir, non significatives en gris.

Variable de réponse	n	Variable testée	Effet	p	R^2
Accroissement relatif en hauteur 2008	1415	position géographique		0,0689	0,06
		provenance		0,0595	
		type hydrique		0,4019	
		bâche		<0,0001	
Accroissement relatif en hauteur 2009	1451	position géographique	(+)	0,0128	0,05
		provenance		0,0066	
		type hydrique		0,9171	
		bâche		<0,0001	
Accroissement relatif en hauteur entre 2007 et 2009	1912	position géographique	(+)	0,0021	0,05
		provenance		0,0006	
		type hydrique		0,3630	
		bâche		<0,0001	
Accroissement relatif en biomasse 2008	1415	position géographique		0,6291	0,05
		provenance		0,3439	
		type hydrique		0,8327	
		bâche		<0,0001	
Accroissement relatif en biomasse 2009	1451	position géographique	(+)	0,0187	0,06
		provenance		0,0329	
		type hydrique		0,7062	
		bâche		<0,0001	
Accroissement relatif en biomasse entre 2007 et 2009	1912	position géographique	(+)	0,0310	0,05
		provenance		0,0056	
		type hydrique		0,6576	
		bâche		<0,0001	

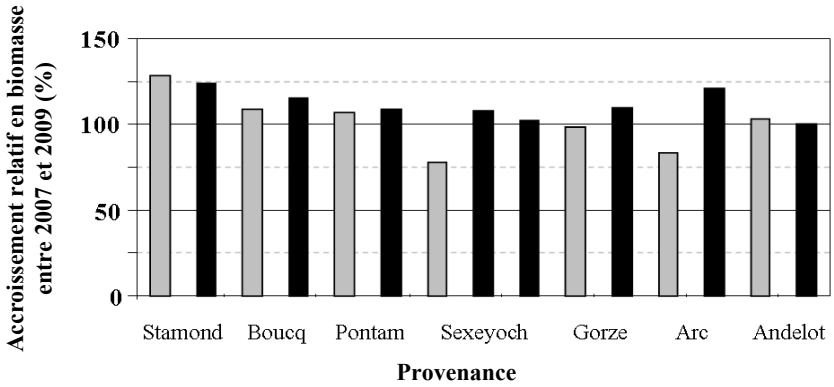


Fig. 58. Accroissement en biomasse entre 2007 et 2009 relatif à la biomasse totale de 2007, en fonction de la provenance et du contexte hydrique de la population. Disponibilité en eau forte (histogramme noir) et faible (histogramme gris).

Nous avons analysé les relations possibles entre la précocité globale du débourrement (***DateD****an*) et les accroissements relatifs des plants dans une même saison de végétation. Nous avons réalisé des analyses de covariance tenant compte des effets position géographique de la population, provenance d'origine et contexte hydrique (Tableau 62). L'effet bâche est rajouté en covariable et ***DateD****an* est introduite. Dans les six régressions, la précocité du débourrement est significative et agit positivement sur la croissance des plantules de hêtre de la même année.

Tableau 62 Relations entre la précocité du débourrement et la croissance de la même année, dans le dispositif en pleine terre en pépinière de Champenoux, composé de 12 bâches, 15 populations. Variables significatives à $p < 0,05$ en noir, non significatives en gris.

Variable de réponse	n	Variable testée	Effet	p	R^2
Accroissement relatif en hauteur 2008	1412	position géographique		0,0982	0,06
		provenance		0,0659	
		type hydrique		0,4224	
		bâche		<0,0001	
		dateD08	(+)	0,0016	
Accroissement relatif en diamètre 2008	1986	position géographique		0,9515	0,13
		provenance		0,0273	
		type hydrique		0,6267	
		bâche		<0,0001	
		dateD08	(+)	<0,0001	
Accroissement relatif en biomasse 2008	1412	position géographique		0,7418	0,06
		provenance		0,3649	
		type hydrique		0,8584	
		bâche		<0,0001	
		dateD08	(+)	0,0002	
Accroissement relatif en hauteur 2009	1451	position géographique	(+)	0,0364	0,09
		provenance		0,0022	
		type hydrique		0,7034	
		bâche		<0,0001	
		dateD09	(+)	<0,0001	
Accroissement relatif en diamètre 2009	1961	position géographique	(+)	0,0163	0,13
		provenance		0,0226	
		type hydrique		0,1346	
		bâche		<0,0001	
		dateD09	(+)	<0,0001	
Accroissement relatif en biomasse 2009	1451	position géographique		0,0503	0,10
		provenance		0,0152	
		type hydrique		0,9229	
		bâche		<0,0001	
		dateD09	(+)	<0,0001	

4.e. Discrimination isotopique du ^{13}C

Les valeurs moyennes de composition isotopique en ^{13}C ($\delta^{13}C$) par population (provenance + réserve utile, 40 individus par population) sont données Tableau 63 et représentées graphiquement Fig. 59. La moyenne des valeurs de $\delta^{13}C$, très proche de la médiane, est –28,01‰ et la gamme des valeurs individuelles s'étend de –31,16‰ à –25,72‰.

Tableau 63 Valeurs moyennes de $\delta^{13}C$ (‰) des feuilles de hêtre par population. 40 individus par population de 6 provenances ont été récoltés, 2 feuilles par individu ont constitué les échantillons.

Type hydrique	Provenance	Moyenne $\delta^{13}C$	Ecart-type $\delta^{13}C$
H	Arc	–28,141	0,611
	Boucq	–27,988	0,751
	Gorze	–28,029	0,780
	Pontam	–28,021	0,743
	Stamond	–28,008	0,888
	Sexeyoch	–28,132	0,914
	Sexeyoch	–27,994	0,536
S	Arc	–27,788	0,604
	Boucq	–28,091	0,976
	Gorze	–27,829	0,850
	Pontam	–27,854	0,566
	Stamond	–28,112	0,661
	Sexeyoch	–28,163	0,861

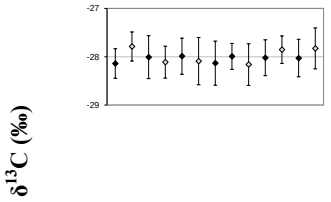


Fig. 59. Valeurs moyennes des compositions isotopiques en carbone des feuilles par population. Classement des populations en fonction du gradient géographique sud-ouest – nord-est, puis du type d'alimentation en eau (populations bien alimentées en eau en noir et à faible alimentation en gris. Barres verticales : écart-types.

Nous avons réalisé une analyse de covariance avec $\delta^{13}C$ en variable de réponse. Un effet bâche est ajouté en covariable. Les résultats sont présentés Tableau 64. Parmi les variables testées, la position géographique et le contexte hydrique n'influencent pas les valeurs de $\delta^{13}C$. Les plants présentent un fonctionnement hydrique dépendant de la provenance d'origine, sans que cela ne soit structuré sur le gradient sud-ouest – nord-est. La hauteur initiale du plant, après la première année de croissance en 2007, est très significative et agit positivement sur les valeurs de $\delta^{13}C$, tout comme la précocité du débourrement de la même année. Les plants démarrant leur saison de végétation plus tôt et présentant de plus

forts accroissements, affichent une teneur en ^{13}C plus élevée. Les résultats indiquent également que les petites surfaces foliaires et les fortes teneurs en chlorophylle, probablement des feuilles en moyenne plus en lumière, correspondent à des teneurs en ^{13}C plus fortes, donc à des discriminations plus faibles.

Tableau 64 Facteurs influençant la composition isotopique en carbone des feuilles de hêtre en pépinière de Champenoux. Les analyses portent sur 2 feuilles par plant de 13 populations de 6 provenances réparties dans 10 bâches. Les plants de bordure de bâche ne sont pas récoltés. Variables significatives à $p < 0,05$ en noir, non significatives en gris. N = 499.

Variable testée	Effet	p	R^2
position géographique		0,1505	0,25
provenance		0,0322	
type hydrique		0,4700	
bâche		0,0001	
hauteur 2007	(+)	<0,0001	
surface foliaire 2008	(–)	<0,0001	
$Deb_4 08$	(+)	<0,0001	
chlorophylle 2008	(+)	<0,0001	

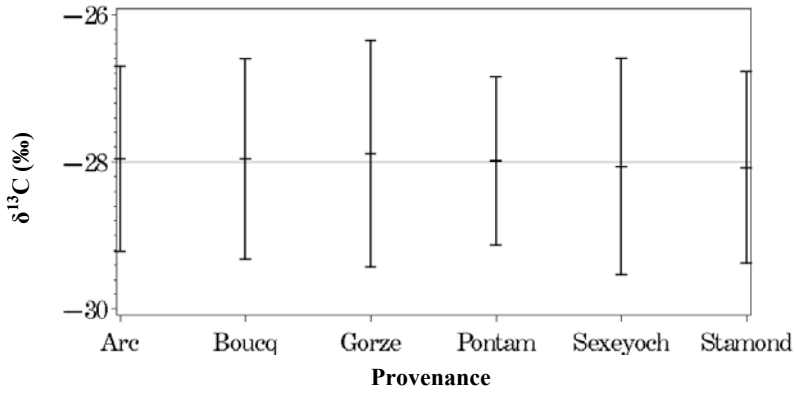


Fig. 60. Composition isotopique moyenne en carbone dans les feuilles de hêtre en fonction de la provenance d'origine. Ecart-type : trait vertical.

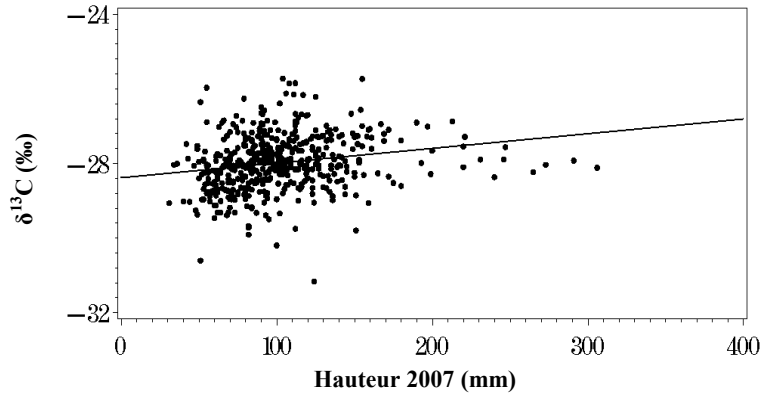


Fig. 61. Valeurs de composition isotopique en carbone des feuilles de hêtre en fonction de la hauteur initiale des plants (2007).

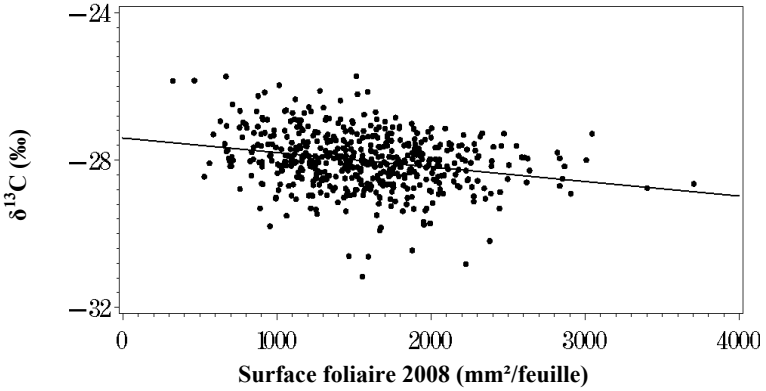


Fig. 62. Valeurs de composition isotopique en carbone des feuilles de hêtre en fonction de la surface moyenne des feuilles récoltées par individu en 2008.

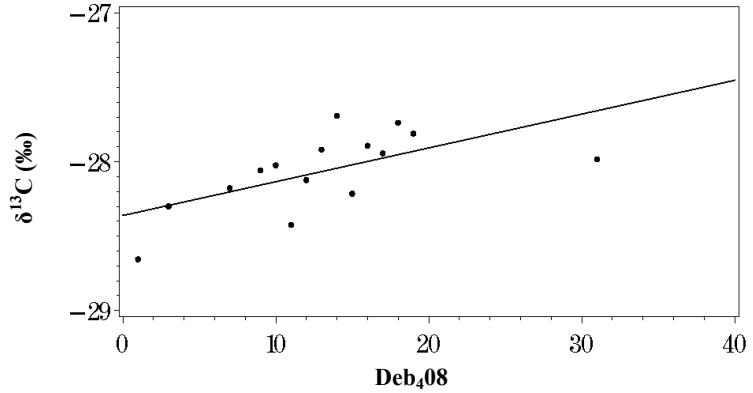


Fig. 63. Valeurs moyennes de composition isotopique en carbone des feuilles de hêtre en fonction du débourrement de 2008, représenté par $Deb_4 08$ (protocole BBCH).

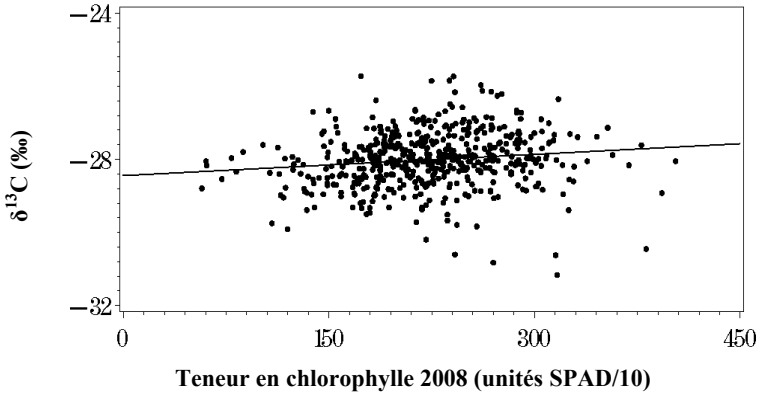


Fig. 64. Valeurs de composition isotopique en carbone des feuilles de hêtre en fonction de la teneur en chlorophylle dans les feuilles récoltées en 2008.

4.f. Teneurs en carbone et azote foliaires

Le même type d'analyse est mené pour les variables de réponse teneurs en carbone (C), azote (N) et ratio C/N. Aucune variable n'explique significativement les variations de la teneur en azote. Pour la teneur en carbone, des relations nettes avec la provenance d'origine, la hauteur initiale et la surface foliaire sont au contraire mises en évidence (Tableau 65). Les

effets des deux dernières variables sont positifs sur la concentration en carbone (Fig. 65) et le R^2 est fort (0,45). Le ratio C/N présente le même comportement que le carbone, mais la provenance d'origine n'est plus significative. Le ratio augmente quand les hauteurs initiales et les surfaces foliaires sont fortes. La population d'origine est légèrement significative pour expliquer C. Il existe donc un effet géographique plus local que la provenance et non structuré sur le gradient géographique sud-ouest – nord-est.

Tableau 65 Facteurs influençant la teneur en carbone foliaire (C) et le ratio teneurs en carbone et azote foliaires (C/N). Les analyses portent sur 2 feuilles par plant de 13 populations de 6 provenances réparties dans 10 bâches en pépinière de Champenoux. Variables significatives à $p < 0,05$ en noir, non significatives en gris. N = 498.

Variable de réponse	Variable testée	Effet	p	R^2
Teneur en Carbone (%)	position géographique		0,8246	0,46
	provenance		0,0389	
	type hydrique		0,2441	
	bâche		<0,0001	
	surface foliaire 2008	(+)	<0,0001	
	hauteur 2007	(+)	<0,0001	
	chlorophylle 2008		0,6197	
Ratio des teneurs Carbone / Azote (%)	position géographique		0,4928	0,29
	provenance		0,2483	
	type hydrique		0,7934	
	bâche		<0,0001	
	surface foliaire 2008	(+)	0,0001	
	hauteur 2007	(+)	0,0004	
	chlorophylle 2008		0,4550	

4.g. Analyse de l'effet famille sur la variabilité des traits fonctionnels

Les plants de deux populations de la provenance Andelot possédant l'information arbre-mère sont utilisés. Nous avons effectué des analyses de covariance expliquant chacun de ces caractères par l'effet famille (arbre-mère). Nous avons fixé un seuil de fréquence minimale de 10 individus par arbre-mère pour l'entrée dans les analyses. Les résultats sont présentés Tableau 66 et Tableau 67.

La variabilité entre les individus provenant de différents arbres-mère apparaît plus forte pour le débourrement que pour la croissance.

Pour le débourrement, les effets population sont presque toujours significatifs lorsque l'effet arbre-mère l'est. La variabilité du débourrement de l'année 2008 n'est réellement expliquée par aucun des deux facteurs. La tendance observée est une phénologie plus avancée dans la population à forte disponibilité en eau. Ce résultat n'est pas constant pour l'année 2010 mais confirme les observations sur les autres populations du dispositif. Les R^2 s'échelonnent de 0,11 à 0,22, avec une moyenne à 0,17.

Pour la croissance, l'effet population ou contexte hydrique (indissociables) est plus significatif que l'effet intra-population et ne concerne pas les mêmes variables. Les caractéristiques dendrométriques simples (hauteur, diamètre et biomasse) sont surtout différentes entre les deux populations, mais les effets ne sont pas stables entre les années. Les

résultats pour les accroissements simples (soustractifs) manquent également de stabilité et l'effet arbre-mère est parfois significatif (avec des R^2 de 0,12 à 0,18), essentiellement pour les accroissements en diamètre. Les accroissements relatifs ne semblent plus différents entre les deux populations, mais un effet arbre-mère persiste, avec les accroissements relatifs en diamètre et les accroissements relatifs en hauteur et en biomasse de toute la période mesurée (2007 à 2009) tous significatifs et expliquant en moyenne 15% de la variabilité.

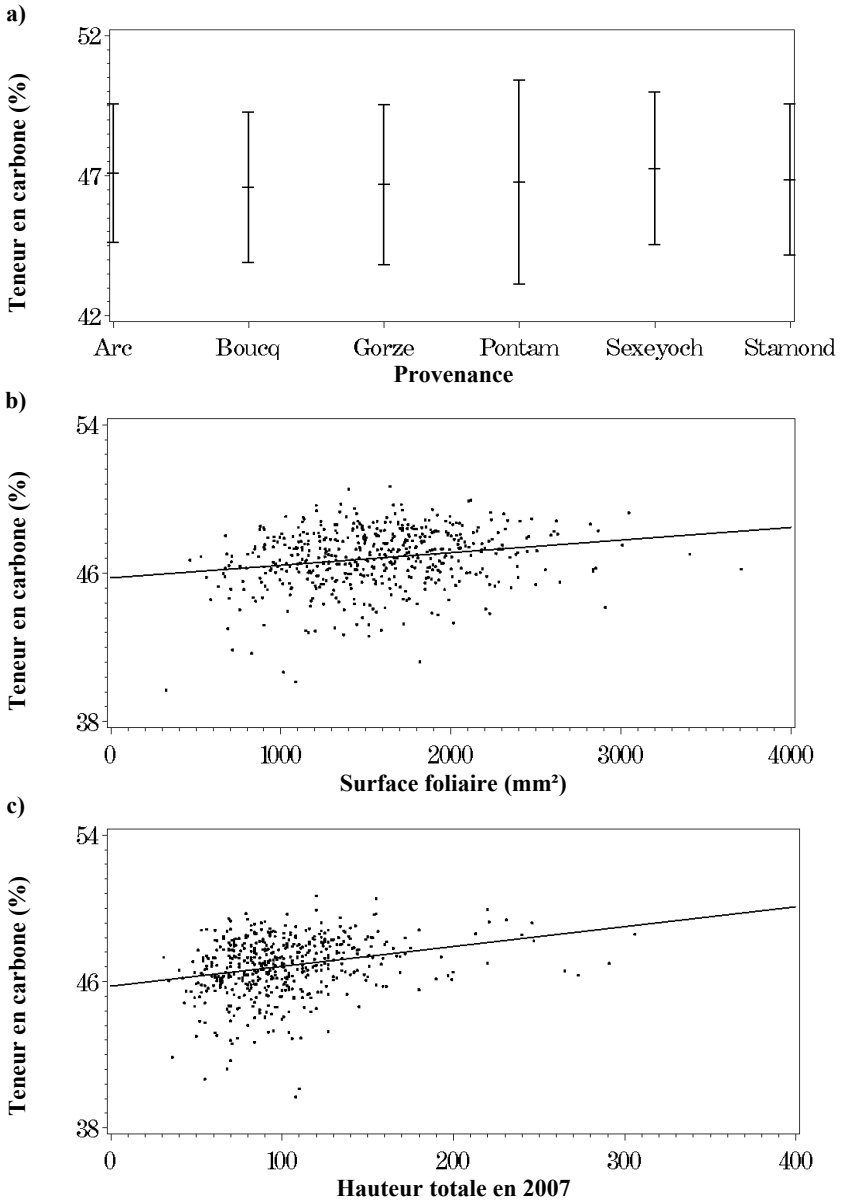


Fig. 65. a) Valeurs moyennes de la teneur en carbone foliaire (en %) par provenance. Relation entre la teneur en carbone et b) la surface foliaire ; c) la hauteur du plant en 2007. N = 498.

Tableau 66 Effets population et arbre-mère dans la population sur les variables de débourrement mesurées dans le dispositif de Champenoux (n = 271).

Variable de réponse	Type hydrique ou Population			Arbre-mère		R^2
	F	p	effet	F	p	
$Deb_1$08	0,99	0,3208		1,13	0,3240	0,08
$Deb_2$08	1,54	0,2159		0,99	0,4677	0,07
$Deb_3$08	2,29	0,1313		1,10	0,3546	0,09
$Deb_4$08	0,86	0,3556		1,74	0,0363	0,11
DateD08	1,89	0,1701		1,42	0,1273	0,10
$Deb_1$09	2,82	0,0941		2,46	0,0014	0,15
$Deb_2$09	5,57	0,0190	H (+)	2,96	0,0001	0,18
$Deb_3$09	5,39	0,0211	H (+)	3,29	<0,0001	0,19
$Deb_4$09	8,29	0,0043	H (+)	2,92	0,0001	0,18
DateD09	8,31	0,0043	H (+)	3,87	<0,0001	0,22
$Deb_1$10	0,45	0,5010		1,39	0,1412	0,09
$Deb_2$10	3,80	0,0525		1,70	0,0440	0,12
$Deb_3$10	8,35	0,0042	S (+)	2,05	0,0098	0,15
$Deb_4$10	7,13	0,0081	H (+)	2,47	0,0013	0,17
$Deb_5$10	14,48	0,0002	S (+)	3,27	<0,0001	0,22
DateD10	10,82	0,0012	H (+)	2,81	0,0003	0,19

Tableau 67 Effet arbre-mère sur les variables de croissance mesurées dans le dispositif de Champenoux (n = 271).

Variable de réponse		Type hydrique ou Population			Arbre-mère		R^2
		F	p	effet	F	p	
	Hauteur 2007	6,12	0,0140	S (+)	1,55	0,0793	0,11
	Hauteur 2008	8,39	0,0041	S (+)	1,57	0,0729	0,12
	Hauteur 2009	13,28	0,0004	S (+)	1,20	0,2690	0,15
	Diamètre 2007	4,67	0,0316	H (+)	1,62	0,0585	0,11
	Diamètre 2008	4,65	0,0319	S (+)	1,13	0,3209	0,08
	Diamètre 2009	4,58	0,0333	H (+)	1,59	0,0671	0,11
	Biomasse 2007	6,33	0,0125	S (+)	1,89	0,0194	0,13
	Biomasse 2008	9,12	0,0029	S (+)	0,91	0,5597	0,12
	Biomasse 2009	9,00	0,0030	H (+)	1,91	0,0180	0,14
Accroissement soustractif en	hauteur 2008	10,41	0,0015	S (+)	1,24	0,2349	0,15
	hauteur 2009	6,11	0,0144	S (+)	1,62	0,0629	0,16
	hauteur entre 2007 et 2009	6,50	0,0117	H (+)	1,76	0,0375	0,18
	diamètre 2008	3,14	0,0775		2,27	0,0035	0,15
	diamètre 2009	1,13	0,2891		2,04	0,0097	0,12
	diamètre entre 2007 et 2009	3,18	0,0756		2,01	0,0114	0,13
	biomasse 2008	8,76	0,0035	S (+)	1,01	0,4483	0,13
	biomasse 2009	7,15	0,0082	H (+)	1,50	0,1005	0,16
	biomasse entre 2007 et 2009	6,34	0,0127	H (+)	1,65	0,0577	0,17
Accroissement relatif en	hauteur 2008	3,29	0,0716		1,22	0,2510	0,12
	hauteur 2009	0,33	0,5648		1,65	0,0561	0,14
	hauteur entre 2007 et 2009	0,65	0,4207		2,59	0,0007	0,16
	diamètre 2008	0,03	0,8745		2,68	0,0005	0,15
	diamètre 2009	1,05	0,3068		2,34	0,0025	0,14
	diamètre entre 2007 et 2009	0,17	0,6765		2,42	0,0017	0,15
	biomasse 2008	0,32	0,5704		1,35	0,1655	0,12
	biomasse 2009	0,86	0,3538		1,85	0,0254	0,16
	biomasse entre 2007 et 2009	0,53	0,4663		2,13	0,0069	0,13

Pour chaque caractère mesuré de phénologie et de croissance et dans chaque population, nous avons calculé une héritabilité (h^2). Les résultats sont présentés Tableau 68.

Sur 16 variables de débourrement testées, 11 montrent des différences entre familles au moins dans l'une des deux populations, et quatre dans les deux populations. Les valeurs d'héritabilité varient de 0,37 à 0,95 dans la population 11 et de 0,30 à 0,42 dans la population 12. Cela indique que la phénologie du débourrement est génétiquement dépendante de la mère, mais que cela est variable entre populations. Cet effet est significatif essentiellement

pour les années de mesures 2009 et 2010. Les notes moyennes de débourrement (moyenne des codes BBCH) sont calculées pour chaque population pour les variables $Deb_5$10 et $Deb_4$09 (Tableau 70), parmi les plus significatives et explicatives (Tableau 66) et les plus héritables (Tableau 68) pour les deux populations. L'écart de débourrement entre les deux populations est estimé graphiquement à partir de la projection de ces notes moyennes sur les courbes moyennes annuelles de débourrement : la population 12 (sèche) débourre plus tardivement de 4 à 5 jours par rapport à la population 11 (humide).

Les valeurs d'héritabilité des variables de croissance significatives varient entre 0,25 et 0,78 pour la population 11 (16 variables) et entre 0,32 et 0,45 pour la population 12 (5 variables). La différence d'accroissement moyen en hauteur entre 2007 et 2009 entre les deux populations d'Andelot est de 7,8 cm, pour un accroissement moyen dans les deux populations de 50,0 cm et avec la plus forte valeur pour la population 12 (sèche).

Tableau 68 Valeurs d'héritabilité h^2 des caractères de débourrement (2008 à 2010) et de croissance (2007 à 2009) de la famille (arbre-mère), estimées en décomposant la variance par analyses de covariance. Provenance d'Andelot, population 11, 9 familles (arbres-mère). Les individus provenant du même arbre-mère sont supposés demi-frères. σ^2_f : variance inter-familles ; σ^2_ε : variance résiduelle (erreur) ; σ^2_{Tot} : variance totale ; SC : somme des carrés ; MC : moyenne des carrés ; DDL : nombre de degrés de liberté ; k = nombre moyen d'individus par famille. Traits significatifs uniquement ($p < 0,05$). Abv. : famille (f) ; total (Tot), héritabilité (h^2).

	Variable	DF_f	SC_f	p_f	ζ^2_f	DF_ε	SC_ε	ζ^2_ε	DF_{Tot}	SC_{Tot}	ζ^2_{Tot}	k	ζ^2_A	h^2
	DateD09	8	2162,0	>,0001	14,5	130	6073,9	46,7	138	8235,9	61,2	15,4	57,9	0,95
	$Deb_5$10	8	2407,5	>,0001	16,3	125	7261,0	58,1	133	9668,5	74,4	14,9	65,2	0,88
	$Deb_3$09	8	4400,1	>,0001	28,5	130	$1,4.10^4$	110,2	138	$1,9.10^4$	138,7	15,4	113,9	0,82
	DateD10	8	1190,8	0,0002	7,6	125	4534,9	36,3	133	5725,7	43,8	14,9	30,2	0,69
	$Deb_4$09	8	3352,5	0,0004	20,2	130	$1,4.10^4$	107,6	138	$1,7.10^4$	127,7	15,4	80,7	0,63
	$Deb_4$10	8	3039,4	0,0008	18,4	125	$1,3.10^4$	105,3	133	$1,6.10^4$	123,8	14,9	73,8	0,60
	$Deb_2$09	8	1241,5	0,0007	7,3	130	5517,0	42,4	138	6758,6	49,7	15,4	29,2	0,59
	$Deb_1$09	8	167,7	0,0008	1,0	130	752,0	5,8	138	919,7	6,8	15,4	3,9	0,58
	$Deb_3$10	8	1325,5	0,0138	6,7	125	8187,4	65,5	133	9512,9	72,2	14,9	26,9	0,37
	Biomasse 2009	8	5746,9	0,0008	34,4	127	$2,5.10^4$	199,2	135	$3,.10^4$	233,6	15,1	137,4	0,59
	Hauteur 2009	8	$7,8.10^5$	0,0487	3278,7	127	$6,2.10^5$	$4,8.10^4$	135	$6,1.10^6$	$5,2.10^4$	15,1	$1,3.10^4$	0,25
Accroissement soustractif en	**Biomasse 2007 à 09**	8	4044,3	0,0033	33,2	85	$1,3.10^4$	158,5	93	$1,8.10^4$	191,7	10,4	132,9	0,69
	Diamètre 2009	8	148,3	0,0006	0,9	127	626,1	4,9	135	774,5	5,8	15,1	3,6	0,62
	Hauteur 2007 à 09	8	$7,6.10^5$	0,0187	5405,0	85	$3,3.10^5$	$3,8.10^4$	93	$4,0.10^6$	$4,4.10^4$	10,4	$2,2.10^4$	0,49
	Diamètre 2007 à 09	8	149,0	0,0039	0,8	127	783,1	6,2	135	932,1	7,0	15,1	3,3	0,47
	Biomasse 2009	8	2963,7	0,0275	19,4	88	$1,4.10^4$	161,1	96	$1,7.10^4$	180,5	10,8	77,7	0,43
	Hauteur 2009	8	$6,4.10^5$	0,0377	3977,7	88	$3,2.10^5$	$3,7.10^4$	96	$3,9.10^6$	$4,1.10^4$	10,8	$1,6.10^4$	0,39
	Diamètre 2009	8	162,3	0,0106	0,8	127	979,4	7,7	135	1141,7	8,5	15,1	3,3	0,39
Accroissement relatif en	**Biomasse 2009**	8	$4,0.10^7$	0,0012	$3,4.10^5$	88	$1,2.10^8$	$1,4.10^6$	96	$1,6.10^8$	$1,7.10^6$	10,8	$1,3.10^6$	0,78
	Hauteur 2009	8	$3,9.10^5$	0,0095	2837,6	88	$1,5.10^6$	$1,8.10^4$	96	$1,9.10^6$	$2,0.10^4$	10,8	$1,1.10^4$	0,56
	Diamètre 2009	8	$5,7.10^4$	0,0021	328,4	127	$2,8.10^5$	2192,9	135	$3,4.10^5$	2521,3	15,1	1313,4	0,52
	Hauteur 2007 à 09	8	$1,5.10^6$	0,0057	7998,9	125	$7,9.10^6$	$6,3.10^4$	133	$9,4.10^6$	$7,1.10^4$	14,9	$3,2.10^4$	0,45
	Diamètre 2008	8	$2,5.10^4$	0,0057	127,5	134	$1,5.10^5$	1088,7	142	$1,7.10^5$	1216,1	15,9	509,8	0,42
	Diamètre 2007 à 09	8	$2,2.10^5$	0,0133	1082,7	127	$1,3.10^6$	$1,1.10^4$	135	$1,6.10^6$	$1,2.10^4$	15,1	4331,0	0,37
	Biomasse 2007 à 09	8	$1,4.10^9$	0,0267	$6,8.10^6$	125	$9,9.10^9$	$8,0.10^7$	133	$1,1.10^{10}$	$8,6.10^7$	14,9	$2,7.10^7$	0,31

Tableau 69 Valeurs d'héritabilité h^2 des caractères de débourrement (2008 à 2010) et de croissance (2007 à 2009) de la famille (arbre-mère), estimées en décomposant la variance par analyses de covariance. Provenance d'Andelot, population 12, 10 familles (arbres-mère). Les individus provenant du même arbre-mère sont supposés demi-frères. σ^2_f : variance inter-familles ; σ^2_ε : variance résiduelle (erreur) ; σ^2_{Tot} : variance totale ; SC : somme des carrés ; MC : moyenne des carrés ; DDL : nombre de degrés de liberté ; k = nombre moyen d'individus par famille. Traits significatifs uniquement ($p < 0,05$). Abv. : famille (f) ; total (Tot), héritabilité (h^2).

	Variable	DF_f	SC_f	p_f	ζ^2_f	DF_ε	SC_ε	ζ^2_ε	DF_{Tot}	SC_{Tot}	ζ^2_{Tot}	k	ζ^2_A	h^2
	$Deb_2$10	9	40,2	0,0179	0,2	107	202,5	1,9	116	242,8	2,1	11,7	0,9	0,42
	DateD09	9	974,1	0,0250	4,7	117	5691,2	48,6	126	6665,3	52,9	12,7	18,8	0,35
	$Deb_4$09	9	2915,2	0,0263	13,9	117	$1,7.10^4$	146,8	126	$2,0.10^4$	159,5	12,7	55,8	0,35
	$Deb_5$10	9	1653,2	0,0424	8,0	107	9668,5	90,4	116	$1,1.10^4$	97,6	11,7	31,9	0,33
	$Deb_4$08	9	2003,0	0,0336	9,1	119	$1,3.10^4$	105,4	128	$1,5.10^4$	113,6	12,9	36,3	0,32
	$Deb_2$09	9	370,3	0, 0431	1,6	117	2385,1	20,4	126	2755,4	21,9	12,7	6,5	0,30
	Biomasse 2007	9	3,2	0,0328	0,0	119	20,0	0,2	128	23,2	0,2	12,9	0,1	0,32
Accroissement soustractif en	**Diamètre 2008**	9	12,9	0, 0080	0,1	120	65,3	0,5	129	78,2	0,6	13,0	0,3	0,45
Accroissement relatif en	**Diamètre 2008**	9	25384,6	0,0112	130,8	120	$1,3.10^5$	1120,7	129	$1,6.10^5$	1239,3	13,0	523,0	0,42
	Hauteur 2007 à 09	9	1721179,9	0,0188	8891,1	113	$9,3.10^6$	81881,6	122	$1,1.10^7$	$9,0.10^4$	12,3	$3,6.10^4$	0,40
	Diamètre 2007 à 09	9	217454,5	0,0198	1106,4	114	$1,2.10^6$	10442,0	123	$1,4.10^6$	$1,1.10^4$	12,4	4425,7	0,39

Tableau 70 Estimation de l'importance des différences de débourrement des deux populations de la provenance Andelot pour l'année 2009. Les variables de débourrement BBCH significatives sont retenues. La référence prise pour l'estimation du nombre de jours d'écart de phénologie est la courbe de débourrement moyen de la provenance Andelot.

Variable de réponse	Débourrement moyen de la population H	Débourrement moyen de la population S	Ecart de débourrement en jours
$Deb_5$10	29,3	26,1	4 à 5 jours
$Deb_4$09	28,3	22,5	4 à 5 jours

5. Discussion

Dans notre étude, nous avons observé une faible différenciation des populations entre stations différant par la réserve utile (ou les conditions hydriques d'une façon générale). Seules la phénologie et la masse des graines sont significativement différentes entre les deux niveaux de réserve utile testés. Les valeurs de certains traits fonctionnels sont différentes selon la position des populations sur le gradient géographique sud-ouest – nord-est.

Le poids des graines, plus important pour les populations à faible alimentation en eau, peut représenter un avantage adaptatif en conditions de contraintes hydriques. Il serait la conséquence d'une allocation d'énergie à la reproduction plus importante dans les sites où la régénération de l'espèce est plus difficile. Cependant, nous n'avons pas d'information concernant le nombre de graines produites, nécessaire pour une caractérisation de l'allocation d'énergie à la reproduction. Rose et al. (2009) ont observé la même différence entre des provenances situées en marge d'aire (conditions hydriques défavorables, poids plus important) et les populations de hêtre de centre d'aire. Il est cependant possible que les différences de poids ne reflètent qu'une forte plasticité du hêtre dans des conditions environnementales particulières et non un caractère héritable. Thomsen et al. (2002) a tout de même mis en évidence un contrôle génétique au moins partiel sur le poids des graines chez cette espèce. Nous devons attirer l'attention sur le fait que nous n'avons travaillé que sur des moyennes de poids de graines par population de trois mesures répétées, et que, malgré l'homogénéité observée dans la morphologie des graines au sein de chaque population et pour chaque arbre-mère, les arbres-mères d'une même population peuvent présenter de grandes différences. Nous avons également montré que les populations à faible disponibilité en eau (S) ont une germination plus précoce. Cela leur confère un deuxième avantage puisque le jeune plant pourra présenter un développement avancé, notamment racinaire, avant les premiers stress hydriques de la saison, déterminants pour sa survie lors des premiers stades.

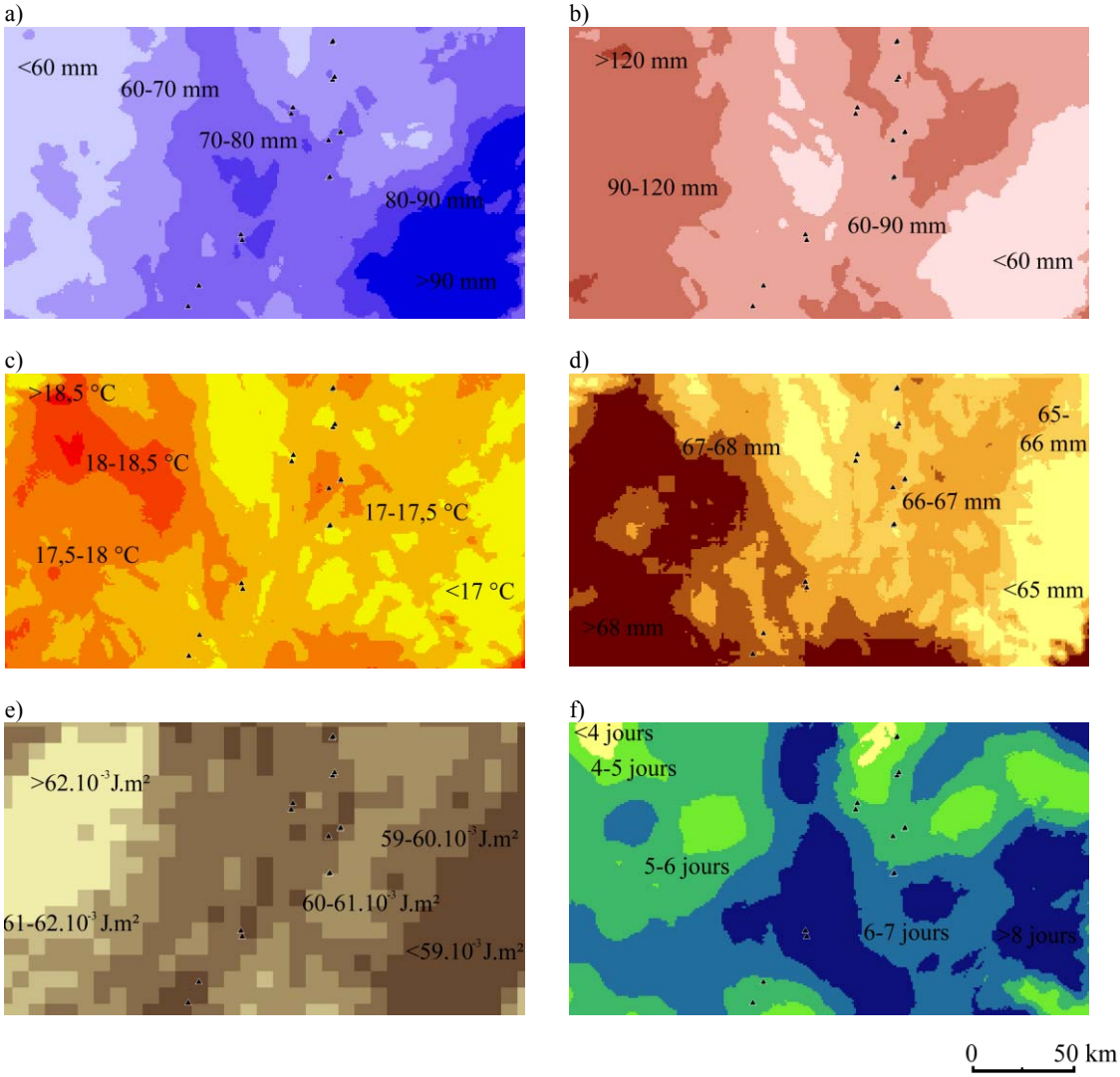


Fig. 66. Valeurs moyennes trentenaires de a) précipitations d'août ; b) déficit pluviométrique de juillet et août ; c) température annuelle moyenne ; d) Evapotranspiration (Turc) du mois de septembre ; e) rayonnement moyen de mai f) nombre de jours de gel d'avril. Utilisation du modèle climatique AURELHY de Météo France et du rayonnement Satmos.

Plusieurs études ont montré que des conditions climatiques ne favorisant pas une saison de végétation longue (températures basses et altitude) expliquaient un débourrement (von Wuehlisch et al., 1995) et une feuillaison (Chmura & Rożkowski, 2002 ; Vitasse et al., 2009) plus précoces *in situ*. Ces variations sont d'ordre phénotypique et résultent par conséquent des effets génétiques et de la plasticité phénotypique. Nos résultats, qui ne considèrent que la variabilité génétique, indiquent que les populations du nord-est du gradient et présentant une meilleure alimentation en eau débourrent plus précocement en conditions homogènes. La différenciation génétique des populations, conduisant à un retard phénologique pour certaines d'entre elles, pourrait être encouragée par des contraintes hydriques limitantes. En effet, les différences de phénologie limiteraient la durée du stress subi par les plants dans les populations S ou dans les populations présentant une demande en évapotranspiration importante en fin de saison (Fig. 66). Nous pourrions attribuer ces

variations par une synchronisation de la saison de végétation avec les moyennes climatiques. Cependant, la phénologie du hêtre est surtout régulée par la photopériode, peu variable à notre échelle. De plus, aucune différence importante des rayonnements moyens de printemps n'est observée le long de ce gradient (Fig. 66). Enfin, le comportement phénologique de l'espèce est stable au cours des années, comme cela a déjà été observé (Vitasse et al., 2009).

Les débourrements plus précoces des populations H et du nord-est entraînant un démarage précoce de la croissance pourraient compenser d'éventuelles performances de croissance plus faibles. La relation accroissement et précocité du débourrement est d'ailleurs positive dans nos données. Cela pourrait expliquer l'absence de différences d'accroissement entre les populations S et H. Cependant, même si le temps pendant lequel l'arbre est feuillé (Leaf Area Duration) est corrélé à la date de débourrement, il ne l'est que partiellement. Nous ne disposons donc que d'une information partielle sur la durée de la saison de croissance, puisque la sénescence n'a pas été observée sur les plants de hêtre.

Ainsi, la phénologie du débourrement ou de la feuillaison permettrait non seulement de limiter la durée du stress hydrique dans les populations à faible alimentation locale en eau, mais en plus de compenser les plus faibles performances de croissance des populations sous conditions plus continentales (tendance à la diminution de la durée de la saison vers le nord-est) par une saison de végétation précoce. Cela illustre le compromis entre performances de croissance et résistance au stress (ici hydrique), existant chez les espèces ligneuses (Loehle, 1998).

De très faibles différences de composition isotopique en carbone sont observées entre provenances et entre populations, ne permettant pas de différencier les populations en fonction de la réserve utile de la station. Sous l'hypothèse que $\delta^{13}C$ est lié à l'adaptation à la sécheresse, la très forte variabilité intra-population pour ce caractère indiquerait que des potentialités adaptatives en réponse à des changements de contraintes hydriques existent, mais que les conditions actuelles au sein de ces populations ne sont probablement pas suffisamment limitantes. Peuke et al. (2006) ont montré des variations significatives de $\delta^{13}C$ entre provenances en réponse à différents niveaux de contraintes hydriques (plasticité), mais aucune différenciation des populations sur le critère climat d'origine (gradient de précipitations de 574 à 1700 mm). Dans notre étude, des variables fonctionnelles expliquent partiellement les variations de $\delta^{13}C$. Chez le hêtre, il a été démontré que la lumière conduisait à une augmentation de $\delta^{13}C$ et donc d'efficience d'utilisation de l'eau (Wi), dans des dispositifs semblables, dans lesquels la lumière était un facteur contrôlé (Larsen & Buch, 1995 ; Ponton et al., 2002). Dans notre dispositif de plantation, l'augmentation de $\delta^{13}C$ correspond à un gradient d'accès à la lumière, et ce malgré la sélection de feuilles de lumière pour l'analyse de la composition isotopique du carbone. Les feuilles à surface réduite, à teneur en chlorophylle élevée, chez les individus de taille importante qui démarrent donc leur

croissance plus précocement (Chmura & Rożkowski, 2002), bénéficiraient de conditions de lumières légèrement plus importantes.

6. Conclusion et perspectives

A part un très faible effet de la provenance, nous n'avons pas mis en évidence de différenciation génétique pour le fonctionnement hydrique du hêtre représenté par le $\delta^{13}C$, entre contextes hydriques locaux contrastés, en centre d'aire de répartition de l'espèce où le climat régional est favorable. Cependant, les différences de phénologie, caractère fortement héritable entre familles, pourraient correspondre à une adaptation à la durée des déficits hydriques. En effet, la contrainte hydrique locale, ainsi que les variations climatiques fines entraînent des différences héritables de précocité du démarrage de la croissance entre populations. La réduction ou le déplacement de la saison de végétation dans le temps permettrait de réduire la durée du déficit hydrique, une des composantes définissant la contrainte hydrique chez les arbres. Les populations seraient donc capables d'adapter leur comportement de croissance à faible échelle spatiale, dépendamment des contraintes hydriques locales. Des travaux ont montré que la structure génétique du chêne sessile (*Quercus petraea*) en Europe était détectable à l'échelle locale (Streiff et al., 1998 ; Cottrell et al., 2003). Si la différenciation locale du hêtre est faible pour les traits liés au fonctionnement hydrique, comme elle est apparue dans nos données, alors l'équilibre de répartition entre les deux espèces pourrait être modifié sous l'effet du changement climatique.

Cependant, la grande variabilité des traits fonctionnels au niveau arbre-mère et individus indique des potentialités d'adaptation à un changement de conditions hydriques. Ces potentialités pourraient contribuer à l'accompagnement des changements climatiques par les populations de hêtre du centre d'aire. Cependant, nous n'avons pas testé ce changement de conditions dans notre dispositif, ce qui limite nos interprétations. Le dispositif de Champenoux a été répliqué en pépinière de Guéméné-Penfao, en Bretagne, France, montrant des déficits pluviométriques estivaux plus importants qu'en Lorraine. L'analyse de ces données nous éclairera sur ce point. Une expérimentation de stress hydrique sur une partie du dispositif de Champenoux devra être menée afin d'évaluer la différenciation des populations sur la réponse au stress à travers les mêmes traits fonctionnels. Rose et al. (2009) observent des différences de $\delta^{13}C$ entre une population en marge sèche de l'aire de l'espèce et une population en centre d'aire, suite à un stress hydrique. Nielsen & Jorgensen (2003) observent que les provenances à faibles niveaux de précipitations (sud de l'aire) réagissent très positivement en croissance à une forte disponibilité en eau en plantation comparative, contrairement aux populations du nord, montrant de faibles variations sur un gradient d'alimentation en eau. Les auteurs concluent que les populations du sud de l'aire ont une plus

grande capacité à s'adapter au changement de conditions. Nous nous attendons à observer les mêmes types de réponse entre les populations à faible et à forte alimentations en eau. Nous pourrions enfin mettre en place une plantation comparative à plus grande échelle, croisant des populations issues de climats variables (sur un gradient de sécheresse) et des contextes hydriques locaux contrastés (topographie et sol), ce qui nous permettrait de connaître la capacité d'adaptation du hêtre aux contraintes de sécheresse à différentes échelles spatiales. Un support idéal à cette expérience serait l'échantillonnage « hêtraies limites », pour lequel une description fine des populations et des individus fructifiant est déjà disponible.

SYNTHESE

Contraintes agissant sur les processus démographiques et de croissance du hêtre à large échelle

Nous avons répondu aux deux premiers objectifs en étudiant les processus par lesquels la limitation du hêtre à sa bordure sud-ouest de l'Europe s'exprime. La croissance radiale ou en hauteur, la régénération naturelle et l'état des houppiers de l'espèce ont permis d'identifier les contraintes climatiques (déficit pluviométrique, températures estivales élevées et douceur de l'hiver) exercées sur le hêtre dans sa marge sud.

Nous avons étudié les accroissements radiaux du hêtre pour savoir si ses performances moyennes de croissance étaient corrélées avec sa fréquence de présence, estimée à partir des données collectées par l'Inventaire Forestier National. Nous avons analysé le lien entre performances moyennes de croissance et variations interannuelles de croissance. Cela nous a permis de déterminer si les contraintes climatiques régionales représentaient un facteur aggravant de l'effet des fortes sécheresses sur la croissance annuelle, ou si au contraire les populations soumises à un climat régional défavorable montraient plus de tolérance à ces sécheresses. Nous avons testé l'état de santé des houppiers de hêtre comme indicateur de vitalité en limite d'aire et dans le cas particulier du massif de Fontainebleau. Sa relation avec la croissance a été étudiée. L'échantillonnage « hêtraies limites » a permis de traiter chacun de ces aspects du comportement de croissance du hêtre en limite d'aire.

La croissance radiale moyenne récente (depuis 1976) est apparue positivement corrélée à la longueur de la saison de végétation, alors qu'un fort déficit hydrique en fin de saison et des excès de précipitations correspondaient à une diminution des performances. Les accroissements annuels sont limités par la précocité et l'intensité du stress hydrique, par les températures élevées en fin de saison de croissance et par de faibles précipitations de printemps. Par ailleurs nous avons observé que les signes de dégradation de l'état sanitaire des peuplements augmentaient sous l'influence de l'océanicité du climat et du déficit hydrique estival moyen. Enfin, nous avons observé une relation positive entre performances de croissances (radiale et en hauteur) et état de santé des houppiers. L'ensemble de ces éléments correspondent à ce que nous connaissons du comportement de croissance du hêtre en centre d'aire de répartition.

Cependant, si l'influence du climat sur le comportement de croissance du hêtre dans la zone limite est apparue clairement, les effets observés ont montré une certaine complexité. En effet, la croissance radiale depuis 1976 n'est pas influencée par les principaux facteurs

climatiques déterminant la distribution du hêtre en limite d'aire, alors que la croissance radiale globale (depuis les deux derniers siècles) l'est. Il est donc probable que la hiérarchisation des facteurs climatiques ne soit pas similaire pour le contrôle de la présence et de la croissance de l'espèce en limite d'aire de répartition. Nous pouvons aussi avancer l'hypothèse d'un changement des facteurs climatiques contrôlant la croissance durant les dernières décennies, suite au réchauffement et à l'augmentation de la fréquence des évènements extrêmes, telles que les fortes sécheresses estivales. Les accroissements relatifs en surface terrière montrent une baisse sensible entre les périodes 1998-2002 et 2003-2007 (–18,7%), corrélée à la dégradation de l'état des houppiers. Cette observation est confortée par les résultats de Charru et al. (2010) qui ont mis en évidence une chute de productivité pour le hêtre dans le nord-est de la France durant les dernières décennies et qui l'attribuent aux épisodes récents de fortes sécheresses estivales.

A un niveau intra-peuplement, la dégradation de l'état du houppier et les chutes de croissance ont été plus fortes pour les individus à meilleure croissance en début de vie. Loehle (1988, 1998) a identifié et expliqué ce phénomène par un compromis entre performances de croissance et résistance aux contraintes environnementales. Les populations à bonnes performances moyennes de croissance dans la zone sud-ouest pourraient être plus vulnérables aux évènements climatiques de sécheresse, en montrant des chutes de croissance plus importantes. Nous avons également observé que l'âge correspondait à un facteur aggravant les contraintes du milieu en amplifiant les chutes de croissance, et ce même au niveau intra-peuplement où les différences d'âge sont faibles. Cependant, compte-tenu des récentes chutes de productivité observées durant ces trente dernières années, il est probable que cet effet âge ne traduise pas seulement le vieillissement des arbres, mais également une évolution des conditions climatiques de croissance.

La capacité des populations à se maintenir est déterminée, entre autres, par leur capacité à se renouveler. En contexte de changement climatique, les conditions de régénération sont supposées se détériorer dans les zones sèches et chaudes de l'aire de répartition du hêtre, comme cela est déjà observé en Forêt de Chizé. Les facteurs climatiques contrôlant la régénération naturelle du hêtre dans ces zones de bordure d'aire ont été déterminés. Les variations spatiales de densité de régénération de l'espèce sont clairement liées à un gradient climatique continental–subméditerranéen. Indépendamment des caractéristiques dendrométriques du peuplement et de la densité de fructification, les climats aux hivers doux et à sécheresses estivales fortes sont défavorables à la régénération. Même si la fructification a tendance à augmenter dans les peuplements dont l'état sanitaire est dégradé, illustrant l'augmentation de l'allocation des ressources à la reproduction en situation de déclin, nous avons observé que la densité de la régénération y diminuait. La limitation du

hêtre dans sa marge sud-ouest pourrait donc résulter de la combinaison d'un déficit de régénération avec une diminution de la vitalité des peuplements.

Importance du facteur local dans la limitation du hêtre

Dans ce travail, nous avons identifié les contraintes microclimatiques et édaphiques exercées sur le hêtre dans sa marge sud-ouest de répartition, en utilisant la croissance radiale et en hauteur, la régénération et l'état de santé des houppiers comme indicateurs. Nous avons montré que des facteurs locaux peuvent contribuer à améliorer la *fitness* ou la présence de l'espèce en marge sud de son aire de répartition malgré des contraintes climatiques élevées. La dégradation de la vitalité du hêtre, observée à partir de l'état des houppiers et de la croissance des dernières années, semble être la conséquence des sécheresses successives de la deuxième moitié du 20ème siècle. Cependant, nous avons montré que des conditions de sols défavorables pouvaient fortement limiter la résistance des peuplements à ces évènements climatiques.

A large échelle, en zone marginale sud-ouest, la richesse trophique et l'activité biologique du sol ont expliqué une part importante de la variabilité de l'état des houppiers. La densité de régénération a montré des variations significatives en fonction des conditions physico-chimiques de la surface du sol et de la quantité de lumière ambiante. Nous avons confirmé sur des échelles géographiques vastes et en conditions climatiques de marge d'aire les effets de ces facteurs déjà invoqués ou mis en évidence dans des études plus locales. Les variations de comportement de croissance du hêtre sont sensiblement liées à la présence ou non de matériau calcaire. Le facteur de contrôle non climatique principal de la croissance sur de tels substrats correspond à la réserve en eau dans le sol. Sur substrat calcaire, nous avons mis en évidence l'effet positif de l'humidité locale sur la croissance indépendamment des niveaux de compétition entre individus ou de leur âge. L'analyse de la croissance de l'espèce dans la zone sud-ouest a révélé qu'un certain nombre de facteurs locaux augmentait sensiblement les performances de croissance radiale. En plus de la réserve en eau du sol *stricto sensu*, tous les facteurs contribuant à rendre la situation hydrique plus favorable, comme l'exposition en versant nord, le confinement topographique ou la présence d'un substrat argileux, permettent d'améliorer significativement la croissance radiale de cette espèce d'ombre, sensible à la sécheresse. Nous avons aussi observé une meilleure croissance sur les sols non-hydromorphes, ce qui coïncide une fois de plus avec l'autécologie de l'espèce.

Cela souligne l'importance de la prise en compte des variables locales dans l'étude du comportement de croissance de l'espèce à large échelle. Les résultats de modélisation de l'aire potentielle du hêtre par l'approche floristique ont clairement démontré l'importance de ce niveau local. En effet, l'aire potentielle bio-indiquée est plus étendue et le grain de la

présence modélisée est plus fin dans le sud-ouest par rapport à ceux fournis par le modèle d'enveloppe climatique. Cela est dû à la capture des variations microclimatiques et à la description de processus écologiques supplémentaires par la flore, comme le statut nutritif du sol ou les contraintes hydriques locales. Nous avons observé, par exemple, une corrélation positive entre la vitalité des arbres et la profondeur de sol prospectable par les racines (mesurée au pied de chaque arbre), en forêt de Fontainebleau. Cette observation faite à l'échelle du peuplement illustre la sensibilité du hêtre aux variations locales de la réserve en eau du sol.

L'identification des facteurs locaux intervenant dans la réussite ou la limitation du hêtre a été complétée par la détermination de ceux qui agissent positivement sous contrainte climatique dans les marges sud-ouest. L'analyse de la croissance moyenne a mis en évidence l'effet compensateur de la réserve utile sur les fortes températures annuelles et les déficits pluviométriques élevés. En présence de réserve en eau importante, la croissance est même meilleure lorsque les températures sont relativement élevées, par rapport à la croissance sous températures plus modérées. Ainsi, en situation locale favorable, l'effet des contraintes climatiques sur la croissance peut être diminué et ne pas représenter une limitation pour l'espèce. Cet effet compensateur des contraintes climatiques par la réserve utile est également mis en évidence par l'étude de la présence du hêtre dans les bases de données de l'IFN. Il est donc probable que les réponses du hêtre aux changements climatiques soient modérées par des situations locales compensatrices de l'augmentation des contraintes du climat. L'intégration de facteurs locaux, comme la réserve en eau du sol, dans les modèles de prédiction de la présence de l'espèce sous climats futurs, apparaît fondamentale.

Signes d'adaptation des populations

L'expérimentation en pépinière avait pour objectif de rechercher l'existence d'adaptations génétiques à un niveau local fin, pour des traits liés au fonctionnement hydrique. La plantation comparative d'individus issus de paires de populations des plateaux calcaires du nord-est, situées à faible distance deux-à-deux mais dans des conditions hydriques contrastées, n'a pas montré de différences pour la croissance et l'efficience intrinsèque d'utilisation de l'eau. A l'inverse, des différences – fortement héritables – de phénologie ont été observées dans notre suivi et pourraient correspondre à une adaptation des populations poussant en conditions hydriques défavorables, leur permettant de diminuer la durée du déficit hydrique en saison de végétation. En effet, les descendants de ces populations ont montré une feuillaison plus tardive. Alors que nous savons la phénologie du hêtre peu sensible aux températures (Vitasse et al., 2009b) et plutôt synchrone sur de grande surface (Lausi & Pignatti, 1973), nous avons mis en évidence des différences potentiellement adaptatives de la date de débourrement à échelle locale, selon le contexte hydrique de la

population. Une adaptation génétique locale du démarrage de la croissance et indirectement de la durée du stress hydrique permettrait à l'espèce de se maintenir dans des conditions hydriques plus contraignantes. Les populations de milieux secs pourraient ainsi posséder un avantage dans le contexte des changements climatiques, qui tendent vers une augmentation des phénomènes de sécheresse en saison de croissance.

Naturalité de la limite d'aire de l'espèce

Dans cette étude, nous avons tenté de répondre au troisième objectif en redéfinissant l'aire biogéographique du hêtre en France. Nous nous sommes attachés plus particulièrement à évaluer sa *fitness* dans les plaines du sud-ouest, où l'espèce est rare. Une des questions majeures de ce travail consistait à déterminer si des effets anthropiques pouvaient expliquer cette rareté. Nous avons supposé que des raisons économiques ou de productivité motivaient l'intervention du gestionnaire au détriment du hêtre, ou simplement que les ouvertures et perturbations liées à l'exploitation pouvaient nuire à cette dryade.

Nous avons modélisé la présence potentielle de *F. sylvatica* à large échelle en utilisant la composition floristique, à partir des données de l'IFN. Les résultats de cette modélisation ont montré des performances au moins aussi bonnes que celles d'un modèle de niche climatique. Un ensemble de résultats alimente la thèse d'un effet anthropique sur l'aire de répartition, favorisant l'érosion des marges sud-ouest. L'aire potentielle modélisée est apparue plus étendue que l'aire observée, des variables de gestion sylvicole expliquant en partie les différences entre aire potentielle et aire observée. L'effet de l'action humaine se manifeste principalement dans la différence entre forêts privée et publique : l'ancienneté des forêts publiques, leurs cycles d'exploitation plus longs et les tendances historiques de capitalisation de ces forêts sont les trois raisons majeures de ces différences, profitables au hêtre. Cet effet du statut de propriété sur le hêtre est d'autant plus important que les marges sud-ouest de l'aire du hêtre sont très majoritairement constituées de forêts privées. Diverses pratiques sylvicoles ont expliqué l'absence du hêtre dans les sites où ses potentialités sont fortes. L'hypothèse d'un retard de recolonisation postglaciaire est écartée au vu des similitudes entre les caractéristiques de dynamique de colonisation et d'installation du hêtre et des espèces indicatrices de sa présence, ainsi que de la proximité des refuges glaciaires. L'ampleur de la disparition du hêtre dans la zone limite sud-ouest de plaine, estimée par la surface de forêt où l'espèce est absente dans la surface potentiellement modélisée par la flore, s'élève à 67%. Même si l'absence anormale de hêtre existe aussi dans le nord et l'est de la France, celle-ci est beaucoup plus faible (environ deux fois moins).

Des travaux originaux ont comparé l'aire de distribution du hêtre d'après les données de l'IFN avec celle des toponymes de hêtre dans la base de données NYME de l'Institut Géographique National (Tarze et al., 2009). La toponymie permet de retracer la présence

ancienne d'une espèce, plusieurs siècles après sa disparition. Les présences anciennes où le hêtre est actuellement absent sont principalement situées dans le sud-ouest de la France (Fig. 67), ce qui concorde avec la disparition de l'espèce suggérée par notre travail.

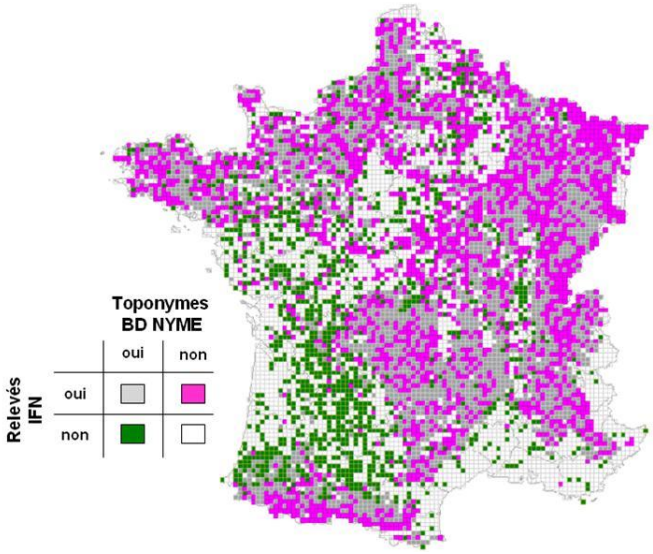


Fig. 67. Présence du hêtre (relevés IFN) et de ses toponymes (BD NYME IGN) par mailles de 8x8 km. Selon Tarze et al. (2009).

Les résultats de l'approche floristique modélisant une aire potentielle plus étendue que l'aire observée remettent en question la validité des modèles de niches actuels. La calibration de ces derniers sur une aire de répartition biaisée par les impacts anthropiques entraînerait une sous-estimation des aires prédites. Les résultats des modélisations d'aire sous des scénarios climatiques futurs pourraient en être affectés. Nous avons donc modélisé la présence du hêtre sous climats actuel et futur (selon le scénario climatique A2 du GIEC sur une maille de 8x8 km, pour 2050 et 2100) en utilisant des variables pédo-climatiques et en calibrant les modèles sur deux types de présence : la présence observée de l'espèce dans les données de l'IFN et la présence observée complétée de la présence potentielle issue de notre modèle floristique. Les premiers résultats sont présentés dans la Fig. 68. Nous observons des valeurs de probabilité modélisée plus élevées dans le sud-ouest sous climats actuel et futurs lorsque l'on utilise l'aire étendue de présence, par rapport à l'aire actuelle observée dans l'IFN. Cela confirme l'intérêt de tenir compte des potentialités de présence des espèces dans la construction de leurs niches. Cependant, en considérant la probabilité seuillée par la méthode d'égalité des sensibilité-spécificité, les différences apparaissent nettement moins importantes entre les deux approches. Si l'erreur de modélisation liée à la non-prise en compte des potentialités de l'espèce ne concerne qu'une frange de l'aire de l'espèce, la surface correspondante n'est pas négligeable.

Les performances moyennes de croissance radiale dans la zone marginale sud-ouest sont inférieures à celle observées dans le nord-est. De plus, nous avons mis en évidence les

effets néfastes de l'océanicité et des déficits hydriques d'été sur la régénération naturelle, l'état de santé et la croissance annuelle du hêtre. Cependant, les facteurs de contrôle de la croissance identifiés dans le sud-ouest ne coïncident presque jamais avec les facteurs déterminant la distribution de l'espèce dans les inventaires nationaux. Cela rejoint les résultats de Seynave et al. (2008) qui modélisent des valeurs élevées de l'indice de fertilité en limite de présence de *F. sylvatica*, et corrobore l'hypothèse d'une érosion anthropique de l'aire de l'espèce en bordure sud-ouest.

Il n'est pas possible d'écarter totalement l'hypothèse qu'un biais d'échantillonnage existe dans nos analyses. En effet, la disparition anthropique du hêtre dans le sud-ouest pourrait être corrélée aux performances de régénération, de croissance et de l'état de santé de l'espèce. Cependant, comme notre plan d'échantillonnage dans cette zone n'est pas directement structuré sur ces processus mais sur des facteurs climatiques et de sol, et comme nous supposons que l'effet de la gestion sur les valeurs de ces performances est spatialement homogène dans le sud-ouest, le biais d'échantillonnage des hêtraies limites doit être minime.

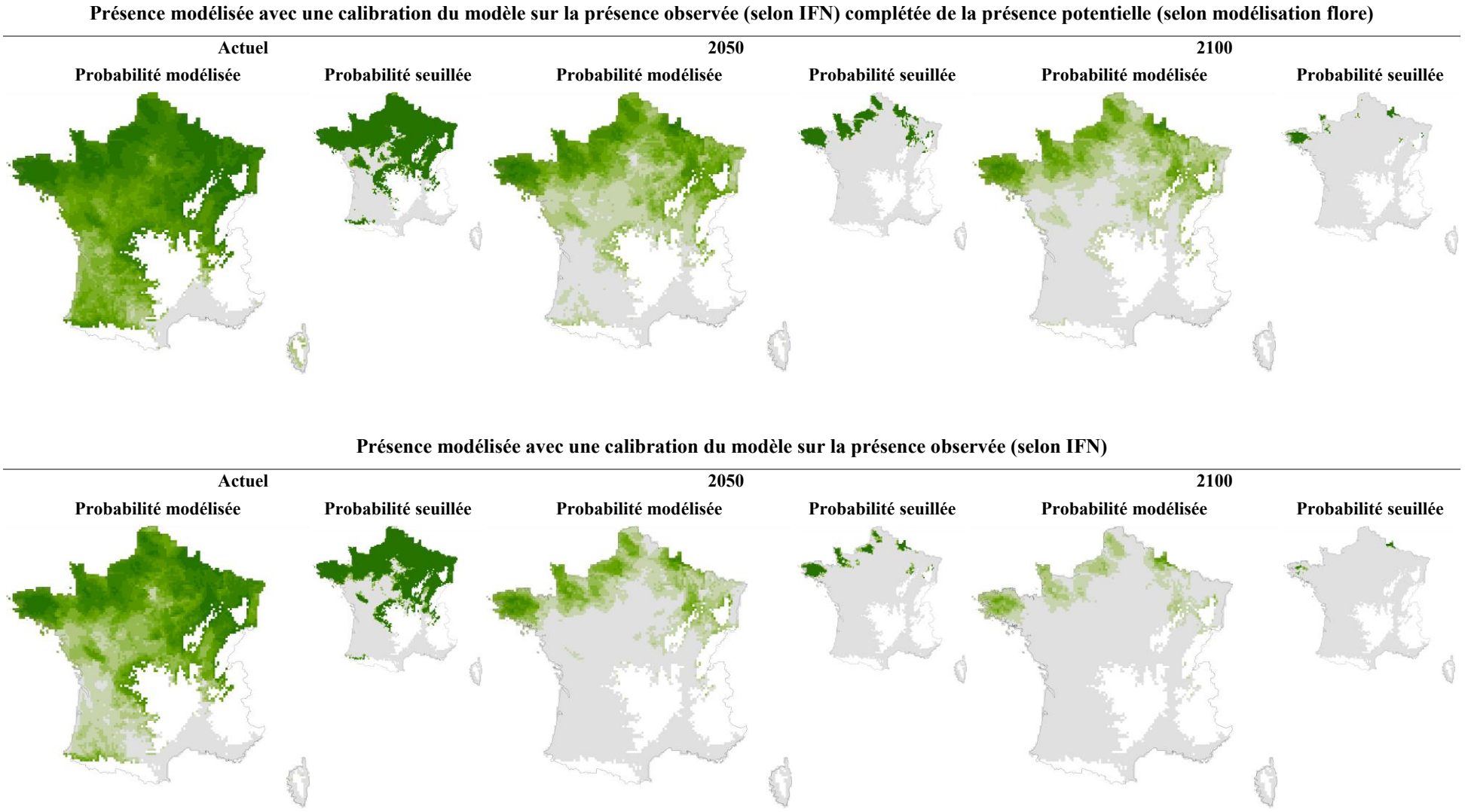


Fig. 68. Probabilité de présence du hêtre modélisée par des variables climatiques et édaphiques. Les modèles sont calibrés sur deux types d'aire de répartition (observée et observée + potentielle). Les résultats de modélisation sont donnés pour les climats actuel et futurs (2050 et 2100) selon le scénario A2 du GIEC. Gradient d'intensité de vert (probabilité modélisée) : probabilité de 0 à 1. Vert intense (probabilité seuillée) : présence. Gris absence. Blanc : altitude ≥350 m.

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Nos résultats, obtenus par des approches variées par les paramètres et échelles abordées, confirment que *F. sylvatica* est une espèce vulnérable en limite de son aire de répartition. Même si, à l'inverse du chêne, peu de dépérissements y ont pour l'instant été observés, des signes montrent clairement une diminution de *fitness* du hêtre sous contraintes climatiques. Nous avons mis en évidence un effet significatif des conditions locales (sol et microclimat) sur la fitness de l'espèce dans sa marge sud-ouest de l'Europe. Ce résultat souligne la nécessité pour le gestionnaire de porter une attention particulière sur la bordure de son aire de distribution, où des situations locales défavorables peuvent représenter un facteur aggravant du déficit hydrique estival, dont l'intensité et la fréquence dans les prochaines décennies devraient augmenter. Inversement, des situations locales favorables permettent d'espérer maintenir l'espèce, même si les conditions climatiques lui deviennent défavorables, ce qui est important en matière de conservation de la biodiversité, qu'il s'agisse des ressources génétiques du hêtre ou de la biodiversité animale et végétale associées.

Les différences observées entre aire potentielle et aire actuelle de *F. sylvatica* ne modifient pas le statut d'espèce vulnérable du hêtre au changement climatique : notre travail apporte une nuance aux résultats déjà obtenus sur la régression future de l'espèce vers le centre de son aire, en réponse aux changements climatiques (Badeau et al., 2010), mais n'en modifie pas le patron. Cependant, cette nuance, à l'échelle des questions de gestion (qui se posent concrètement à l'échelle du massif), constitue un niveau d'incertitude qui s'ajoute à celui des différentes étapes de modélisation du climat, et illustre la difficulté de faire des préconisations fermes de changement des essences de production à partir des résultats des modèles d'impacts. A travers cette étude, des précisions sur le comportement du hêtre dans les zones de vulnérabilité sont donc apportées, en utilisant des approches et des outils différents.

L'approche de modélisation à large échelle de la présence d'une essence forestière comme le hêtre, en utilisant la composition floristique, s'est révélée valide et les résultats précis. L'utilisation d'une telle approche est possible pour d'autres essences autochtones manipulées par l'homme et vulnérables aux changements climatiques, et qui posent également question quant à leur aire de répartition potentielle en Europe. Il serait d'ailleurs intéressant de confronter les résultats de modélisation de la présence du hêtre avec ceux d'autres essences majeures des forêts françaises, les chênes sessile (*Quercus petraea*) et pédonculé (*Quercus robur*) et pubescent (*Quercus pubescens)*,. qui elles mêmes ont été

manipulées par l'homme, avec notamment des modifications de leurs distributions respectives, rendant délicate la modélisation de leurs niches. Nous pourrions ainsi étudier le déterminisme climatique et local des zones charnières des aires de ces quatre espèces. De plus, nous pourrions modéliser non plus la simple présence du hêtre dans le peuplement, mais sa présence dans les strates arborescentes, en tant qu'espèce de production. En tenant compte du statut de présence de l'espèce, nous nous recentrerions sur les objectifs de production des gestionnaires.

L'approche toponymique évoquée dans notre synthèse pourrait être poursuivie par une approche historique et palynologique, afin de reconstituer les fluctuations de la répartition du hêtre depuis la dernière déglaciation, en complétant, par une approche fine sur le sud-ouest, les travaux à large échelle synthétisés par Magri et al. (2006).

Dans l'identification des processus à travers lesquels le hêtre est limité dans sa marge sud-ouest, nous pourrions comparer les changements de productivité des dernières décennies entre cette zone et le nord-est de l'aire, en prenant en compte l'âge et l'année de formation des cernes. Il serait intéressant de savoir si ces changements sont de même ordre, si les populations du sud montrent une résistance à l'augmentation des contraintes, ou si au contraire les chutes de croissance sont plus marquées pour ces populations. Cette analyse des changements de productivité pourrait être complétée par une analyse dendrométrique comparée de ces populations, afin d'étudier d'éventuelles différences allométriques, qui pourraient être liées à l'acclimatation. L'analyse des données du Département Santé des Forêts (DSF) permettrait également de savoir si les descripteurs de la limitation de l'espèce utilisés dans notre travail sont concordants avec les signalements de dépérissement et les causes diagnostiquées (biotiques, climatiques…), principalement dans le sud-ouest, où les populations pourraient être affaiblies par l'action de pathogènes.

Le modèle flore calibré sur les données de l'IFN pourrait être utilisé dans les placettes de l'échantillonnage « hêtraies limites » afin de calculer une probabilité de présence de l'espèce. Cette dernière serait confrontée aux performances de croissance, à la qualité de la régénération et à l'état des houppiers, pour une validation supplémentaire de notre approche.

Ensuite, nous pourrions étudier les interactions génotype x environnement dans notre dispositif en pépinière, en testant la différenciation génétique des populations selon leurs conditions hydriques d'origine. Les réponses pour les mêmes traits liés au fonctionnement hydrique seraient analysées sous différents régimes d'alimentation en eau.

Enfin, une plantation comparative d'un sous-échantillon des populations « hêtraies limites », choisies sur un plan croisant les contraintes climatiques et locales d'origine, pourrait être mise en place. Cela permettrait de tester s'il existe une différenciation génétique des populations en fonction du degré de contrainte climatique, et auquel cas, si le facteur local intervient dans ces changements de structure génétique des populations.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Aguilera, A.M., Escabias, M. & Valderrama, M.J. (2006) Using principal components for estimating logistic regression with high-dimensional multicollinear data. *Computational Statistics & Data Analysis*, **50**, 1905-1924

Allouche, O., Tsoar, A. & Kadmon, R. (2006) Assessing the accuracy of species distribution models: Prevalence, kappa and the true skill statistic (tss). *Journal of Applied Ecology*, **43**, 1223-1232

Araujo, M.B., Thuiller, W., Williams, P.H. & Reginster, I. (2005) Downscaling european species atlas distributions to a finer resolution: Implications for conservation planning. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 17-30

Asselin, H., Payette, S., Fortin, M.-J. & Vallée, S. (2003) The northern limit of pinus banksiana lamb. In canada: Explaining the difference between the eastern and western distributions. *Journal of Biogeography*, **30**, 1709-1718

Attorre, F., Francesconi, F., Scarnati, L., De Sanctis, M., Alfò, M. & Bruno, F. (2008) Predicting the effect of climate change on tree species abundance and distribution at a regional scale. *iForest - Biogeosciences and Forestry*, **1**, 132-139

Augusto, L., Dupouey, J.L. & Ranger, J. (2003) Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Annals of Forest Science*, **60**, 823-831

Badeau, V. (1995) Etude dendroécologique du hêtre (fagus sylvatica l.) sur les plateaux calcaires de lorraine. Influence de la gestion sylvicole. In. Université de Nancy, Nancy

Baize, D., Jabiol, B. (1995) *Guide pour la description des sols*. INRA Editions, Paris.

Barbier, S. (2007) Influence de la diversité, de la composition et de l'abondance des essences forestières sur la diversité floristique des forêts tempérées. In. University of Orléans, Orléans, France

Barbier, S., Gosselin, F. & Balandier, P. (2008) Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved-a critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, **254**, 1-15

Benichou, P., Le Breton, O. (1987) Prise en compte de la topographie pour la cartographie de champs pluviométriques statistiques : La méthode aurelhy. Agrométéorologie des régions de moyenne montagne. *Les Colloques de l'INRA*, **39**, 51-69

Benito Garzon, M., Sanchez De Dios, R. & Sainz Ollero, H. (2008) Effects of climate change on the distribution of iberian tree species. *Applied Vegetation Science*, **11**, 169-178

Berger, A.L. & Puettmann, K.J. (2000) Overstory composition and stand structure influence herbaceous plant diversity in the mixed aspen forest of northern minnesota. *American Midland Naturalist*, **143**, 111-125

Berry, P.M., Dawson, T.P., Harrison, P.A. & Pearson, R.G. (2002) Modelling potential impacts of climate change on the bioclimatic envelope of species in britain and ireland. *Global Ecology and Biogeography*, **11**, 453-462

Bolte, A., Czajkowski, T. & Kompa, T. (2007) The north-eastern distribution range of european beech - a review. *Forestry*, **80**, 413-429

Bontemps, J.D. (2006) Evolution de la productivité des peuplements réguliers et monospécifiques de hêtre (fagus sylvatica l.) et de chêne sessile (quercus petraea liebl.) dans la moitié nord de la france au cours du xxe siècle. In, p. 357. ENGREF, Nancy, France

Bontemps, J.D., Herve, J.C. & Dhote, J.F. (2009) Long-term changes in forest productivity: A consistent assessment in even-aged stands. *Forest Science*, **55**, 549-564

Bossuyt, B., Hermy, M. & Deckers, J. (1999) Migration of herbaceous plant species across ancient-recent forest ecotones in central belgium. *Journal of Ecology*, **87**, 628-638

Braun-Blanquet, J. (1964) *Pflanzensoziologie : Grundzuge der vegetationskunde*. Springer-Verlag., Vienne.

Bréda, N. & Badeau, V. (2008) Forest tree responses to extreme drought and some biotic events: Towards a selection according to hazard tolerance? *Comptes Rendus Geosciences*, **340**, 651-662

Caquet, B., Montpied, P., Dreyer, E., Epron, D. & Collet, C. (2009) Response to canopy opening does not act as a filter to fagus sylvatica and acer sp advance regeneration in a mixed temperate forest. *Annals of Forest Science*, **67**

Casalegno, S., Bastrup-Birk, A., Hiederer, R., Houston, T. & Orois, S.S. (2006) Modelling habitat suitability of european common beech (fagus sylvatica) and aleppo pine (pinus halepensis).
Charru, M., Seynave, I., Morneau, F. & Bontemps, J.D. (2010) Recent changes in forest productivity: An analysis of national forest inventory data for common beech (fagus sylvatica l.) in north-eastern france. *Forest Ecology and Management*, **260**, 864-874
Chmura, D.J. & Rozkowski, R. (2002) Variability of beech provenances in spring and autumn phenology. *Silvae Genetica*, **51**, 123-127
Collet, C., Lanter, O. & Pardos, M. (2001) Effects of canopy opening on height and diameter growth in naturally regenerated beech seedlings. *Annals of Forest Science*, **58**, 127-134
Comps, B. (1972) Essai sur le déterminisme écologique du hêtre (fagus sylvatica l.) en aquitaine. In. University of Bordeaux, Bordeaux
Comps, B., Letouzey, J., Timbal, J. (1986) Étude synsystématique des hêtraies pyrénéennes et des régions limitrophes (espagne et piémont aquitain). *Phytocoenologia*, **14**, 145-236
Comps, B., Thiebaut, B., Sugar, I., Trinajstic, I. & Plazibat, M. (1991) Genetic-variation of the croatian beech stands (fagus sylvatica l.) - spatial differenciation in connection with the environment. *Annales Des Sciences Forestieres*, **48**, 15-28
Cottrell, J.E., Munro, R.C., Tabbener, H.E., Milner, A.D., Forrest, G.I. & Lowe, A.J. (2003) Comparison of fine-scale genetic structure using nuclear microsatellites within two british oakwoods differing in population history. *Forest Ecology and Management*, **176**, 287-303
Coudun, C. & Gégout, J.-C. (2005) Ecological behaviour of herbaceous forest species along a ph gradient: A comparison between oceanic and semicontinental regions in northern france. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 263-270
Coudun, C., Gegout, J.C., Piedallu, C. & Rameau, J.C. (2005) Soil nutritional factors improve models of plant species distribution: An illustration with acer campestre (l.) in france. *Journal of Biogeography*, **33**, 1750-1763
Davis, A.J., Jenkinson, L.S., Lawton, J.H., Shorrocks, B. & Wood, S. (1998) Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature*, **391**, 783-786
Davis, M.B. & Shaw, R.G. (2001) Range shifts and adaptive responses to quaternary climate change. *Paleoclimate*, **292**, 673-679
De Candolle, A. (1898) Géographie botanique. Ce qui se passe sur la limite géographique d'une espèce végétale et en quoi consiste cette limite. *Annuaire du Conservatoire et Jardin botanique de Genève*, 21 p.
Dittmar, C., Zech, W. & Elling, W. (2003) Growth variations of common beech (fagus sylvatica l.) under different climatic and environmental conditions in europea dendroecological study. *Forest Ecology and Management*, **173**, 63-78
Dobbertin, M. (2005) Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: A review. *European Journal of Forest Research*, **124**, 319-333
Dobbertin, M. & Brang, P. (2001) Crown defoliation improves tree mortality models. *Forest Ecology and Management*, **141**, 271-284
Douglass, A.E. (1935) Dating pueblo bonito and other ruins of the southwest. *National Geografic Society Contributed Technical Papers*, 74
Dreyer, E. (1994) Compared sensitivity of seedlings from 3 woody species (quercus robur l., quercus rubra l. And fagus sylvatica l.) to water-logging and associated root hypoxia - effects on water relations and photosynthesis. *Annales Des Sciences Forestieres*, **51**, 417-429
Duplat, P. (1989) Indice de fertilité basé sur un modèle de croissance en hauteur. *Station forestières, production et qualité des bois: Éléments méthodologiques* (ed. by M. Buffet, Girault, D.), pp. 51-71. Cemagref, Paris.
Ellenberg, H. (1996) *Vegetation mitteleuropas mit den alpen*. Ulmer, Stuttgart.
Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulissen, D. (1992) Zeigerwerte von pflanzen in mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* **18**, 1-248
Emborg, J. (1998) Understorey light conditions and regeneration with respect to the structural dynamics of a near-natural temperate deciduous forest in denmark. *Forest Ecology and Management*, **106**, 83-95
Euforgen (2009) Distribution map of beech in europe. www.Euforgen.Org/distribution_maps.Html.
Falusi, M. & Calamassi, R. (1990) Bud dormancy in beech (fagus sylvatica l.). Effect of chilling and photoperiod on dormancy release of beech seedlings. *Tree Physiol*, **6**, 429-438
Farquhar, G.D., Oleary, M.H. & Berry, J.A. (1982) On the relationship between carbon isotope discrimination and intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, **9**, 121-137

Fotelli, M.N., Geßler, A., Peuke, A.D. & Rennenberg, H. (2001) Drought affects the competitive interactions between fagus sylvatica seedlings and an early successional species, rubus fruticosus: Responses of growth, water status and delta c-13 composition. *New Phytologist*, **151**, 427-435

Fotelli, M.N., Nahm, M., Radoglou, K., Rennenberg, H., Halyvopoulos, G. & Matzarakis, A. (2009) Seasonal and interannual ecophysiological responses of beech (fagus sylvatica) at its south-eastern distribution limit in europe. *Forest Ecology and Management*, **257**, 1157-1164

Fotelli, M.N., Rennenberg, H. & Geßler, A. (2002) Effects of drought on the competitive interference of an early successional species (rubus fruticosus) on fagus sylvatica l. Seedlings: N-15 uptake and partitioning, responses of amino acids and other n compounds. *Plant Biology*, **4**, 311-320

Fotelli, M.N., Rudolph, P., Rennenberg, H. & Geßler, A. (2005) Irradiance and temperature affect the competitive interference of blackberry on the physiology of european beech seedlings. *New Phytologist*, **165**, 453-462

Fournier, P. (1977) *Les quatre flores de france*. Lechevalier, Paris.

Galle, A. & Feller, U. (2007) Changes of photosynthetic traits in beech saplings (fagus sylvatica) under severe drought stress and during recovery. *Physiologia Plantarum*, **131**, 412-421

Gamache, I. & Payette, S. (2004) Height growth response of tree line black spruce to recent climate warming across the forest-tundra of eastern canada. *Journal of Ecology*, **92**, 835-845

Gansert, D. & Sprick, W. (1998) Storage and mobilization of nonstructural carbohydrates and biomass development of beech seedlings (fagus sylvatica l.) under different light regimes. *Trees - Structure and Function*, **12**, 247-257

Garcia-Plazaola, J.I., Esteban, R., Hormaetxe, K., Fernandez-Marin, B. & Becerril, J.M. (2008) Photoprotective responses of mediterranean and atlantic trees to the extreme heat-wave of summer 2003 in southwestern europe. *Trees - Structure and Function*, **22**, 385-392

Geßler, A., Keitel, C., Kreuzwieser, J., Matyssek, R., Seiler, W. & Rennenberg, H. (2007) Potential risks for european beech (fagus sylvatica l.) in a changing climate. *Trees - Structure and Function*, **21**, 1-11

Granier, A., Breda, N., Biron, P. & Villette, S. (1999) A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecological Modelling*, **116**, 269-283

Granier, A., Reichstein, M., Bréda, N., Janssens, I.A., Falge, E., Ciais, P., Grünwald, T., Aubinet, M., Berbigier, P., Bernhofer, C., Buchmann, N., Facini, O., Grassi, G., Heinesch, B., Ilvesniemi, H., Keronen, P., Knohl, A., Köstner, B., Lagergren, F., Lindroth, A., Longdoz, B., Loustau, D., Mateus, J., Montagnani, L., Nys, C., Moors, E., Papale, D., Peiffer, M., Pilegaard, K., Pita, G., Pumpanen, J., Rambal, S., Rebmann, C., Rodrigues, A., Seufert, G., Tenhunen, J., Vesala, T. & Wang, Q. (2007) Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in european forests during the extremely dry year: 2003. *Agricultural and Forest Meteorology*, **143**, 123-145

Guisan, A., Lehmann, A., Ferrier, S., Austin, M., Overton, J.M.C., Aspinall, R. & Hastie, T. (2006) Making better biogeographical predictions of species' distributions. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 386-392

Guisan, A. & Thuiller, W. (2005) Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, **8**, 993-1009

Guisan, A. & Zimmermann, N.E. (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, **135**, 147-186

Hamann, A. & Wang, T.L. (2006) Potential effects of climate change on ecosystem and tree species distribution in british columbia. *Ecology*, **87**, 2773-2786

Hilton, G.M. & Packham, J.R. (1997) Sixteen-year record of regional and temporal variation in the fruiting of beech (fagus sylvatica l) in england (1980-1995). *Forestry*, **70**, 7-16

Hocking, R.R. (1976) Analysis and selection of variables in linear-regression. *Biometrics*, **32**, 1-49

Hosmer, D.W., Lemeshow, S. (2000) *Applied logistic regression, 2nd edn.* Wiley, New-York.

Innes, J.L. (1992) Observations on the condition of beech (fagus sylvatica l.) in britain in 1990. *Forestry*, **65**, 35-60

Innes, J.L. (1993) *Forest health: Its assessment and status.* CAB International, Wallingford.

Innes, J.L. (1998) An assessment of the use of crown structure for the determination of the health of beech (Fagus sylvatica). *Forestry*, **71**, 113-130

Ipcc (2001) *Climate change 2001: Impacts, adaptation and vulnerability*. Cambridge University Press, Cambridge.

Jamagne, M. (1967) *Bases et techniques d'une cartographie des sols*. Institut National de la Recherche Agronomique, Paris.
Julve, P. (1998) Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de france. Version : 2009. Http://perso.Wanadoo.Fr/philippe.Julve/catminat.Htm.
Jump, A.S., Hunt, J.M., Martinez-Izquierdo, J.A. & Penuelas, J. (2006) Natural selection and climate change: Temperature-linked spatial and temporal trends in gene frequency in fagus sylvatica. *Molecular Ecology*, **15**, 3469-3480
Jump, A.S., Hunt, J.M. & Penuelas, J. (2007) Climate relationships of growth and establishment across the altitudinal range of fagus sylvatica in the montseny mountains, northeast spain. *Ecoscience*, **14**, 507-518
Jung, T. (2009) Beech decline in central europe driven by the interaction between phytophthora infections and climatic extremes. *Forest Pathology*, **39**, 73-94
Kenderes, K., Mihok, B. & Standovar, T. (2008) Thirty years of gap dynamics in a central european beech forest reserve. *Forestry*, **81**, 111-123
Koenig, W.D. & Knops, J.M.H. (1998) Scale of mast-seeding and tree-ring growth. *Nature*, **396**, 225-226
Kraj, W. & Sztorc, A. (2009) Genetic structure and variability of phenological forms in the european beech (fagus sylvatica l.). *Ann. For. Sci.*, **66**, 203
Kramer, K., Degen, B., Buschbom, J., Hickler, T., Thuiller, W., Sykes, M.T. & De Winter, W. (2010) Modelling exploration of the future of european beech (fagus sylvatica l.) under climate change-range, abundance, genetic diversity and adaptive response. *Forest Ecology and Management*, **259**, 2213-2222
Larsen, J.B. & Buch, T. (1995) The influence of light, lime, and npk-fertilizer on leaf morphology and early growth of different beech provenances (fagus sylvatica l.). *Forest & Landscape Research*, **1**, 227-240
Lausi, D., Pignatti, S. (1973) Die phänologie der europäischen. Buchenwälder auf pflanzensoziologischer grundlage. *Phytocoenologia*, **1**, 1-63
Le Tacon, F. (1981) Influence des conditions du sol et de sa préparation. *Le hêtre.* (ed. by E. Teissier Du Cros). INRA Edition, Paris.
Lebourgeois, F., Bréda, N., Ulrich, E. & Granier, A. (2005) Climate-tree-growth relationships of european beech (fagus sylvatica l.) in the french permanent plot network (renecofor). *Trees - Structure and Function*, **19**, 385-401
Lemee, G. (1990) Les réserves biologiques de latillaie et du gros fouteau en forêt de fontainebleau, écocomplexes climaciques. *Bulletin De La Societe Botanique De France-Lettres Botaniques*, **137**, 47-62
Lennon, J.J., Kunin, W.E., Corne, S., Carver, S. & Van Hees, W.W.S. (2002) Are alaskan trees found in locally more favourable sites in marginal areas? *Global Ecology and Biogeography*, **11**, 103-114
Leuschner, C., Backes, K., Hertel, D., Schipka, F., Schmitt, U., Terborg, O. & Runge, M. (2001) Drought responses at leaf, stem and fine root levels of competitive fagus sylvatica l. And quercus petraea (matt.) liebl. Trees in dry and wet years. *Forest Ecology and Management*, **149**, 33-46
Leuschner, C., Kockemann, B. & Buschmann, H. (2009) Abundance, niche breadth, and niche occupation of central european tree species in the centre and at the margin of their distribution range. *Forest Ecology and Management*, **258**, 1248-1259
Leuschner, C., Meier, I.C. & Hertel, D. (2006) On the niche breadth of fagus sylvatica: Soil nutrient status in 50 central european beech stands on a broad range of bedrock types. *Ann. For. Sci.*, **63**, 355-368
Liu, C.J. (1986) Rectifyiong radii on off-center increment cores. *Forest Science*, **32**, 1058-1061
Liu, C.R., Berry, P.M., Dawson, T.P. & Pearson, R.G. (2005) Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography*, **28**, 385-393
Loehle, C. (1988) Tree life-history strategies - the role of defenses. *Canadian Journal of Forest Research*, **18**, 209-222
Loehle, C. (1998) Height growth rate tradeoffs determine northern and southern range limits for trees. *Journal of Biogeography*, **25**, 735-742
Loehle, C. & Leblanc, D. (1996) Model-based assessments of climate change effects on forests: A critical review. *Ecological Modelling*, **90**, 1-31
Lonsdale, D. (1980) Nectria-coccinea infection of beech bark - variations in desease in relation to predisposing factors. *Annales Des Sciences Forestieres*, **37**, 307-317

Luterbacher, J., Dietrich, D., Xoplaki, E., Grosjean, M. & Wanner, H. (2004) European seasonal and annual temperature variability, trends, and extremes since 1500. *Science*, **303**, 1499-1503

Madsen, P. (1995) Effects of soil-water content, fertilization, light, weed competition and seedbed type on natural regeneration of beech (fagus sylvatica). *Forest Ecology and Management*, **72**, 251-264

Madsen, P. & Hahn, K. (2008) Natural regeneration in a beech-dominated forest managed by close-to-nature principles - a gap cutting based experiment. *Canadian Journal of Forest Research*, **38**, 1716-1729

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.L. (2006) A new scenario for the quaternary history of european beech populations: Palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist*, **171**, 199-221

Manel, S., Williams, H.C. & Ormerod, S.J. (2001) Evaluating presence-absence models in ecology: The need to account for prevalence. *Journal of Applied Ecology*, **38**, 921-931

Mccullagh, P., Nelder, J.A. (1989) *Generalized linear models. Monographs on statistics and applied probability series, 2nd edn.* Chapman & Hall, London.

Mckenney, D.W., Pedlar, J.H., Lawrence, K., Campbell, K. & Hutchinson, M.F. (2007) Beyond traditional hardiness zones: Using climate envelopes to map plant range limits. *Bioscience*, **57**, 929-937

Mészáros, I., Veres, S., Láposi, R., Sárvári, É., Lakatos, G., Mile, O. & Gáspár, A. (2002) Physiological plasticity of beech (fagus sylvatica l.) under contrasting light conditions. *Proceedings of the 7th Hungarian Congress on Plant Physiology*

Mizunaga, H., Sako, S., Nakao, Y. & Shimono, Y. (2005) Factors affecting the dynamics of the population of fagus crenata in the takakuma mountains, the southern limit of its distribution area. *Journal of Forest Research*, **10**, 481-486

Modrý, M., Hubený, D. & Rejsek, K. (2004) Differential response of naturally regenerated european shade tolerant tree species to soil type and light availability. *Forest Ecology and Management*, **188**, 185-195

Monteith, J.L. (1965) Evaporation and environment. *Symp. Soc. Exp. Biol.*, **19**, 205-224

Munsell (1954) *Munsell soil color charts*. Munsell color company, inc., Baltimore.

Nageleisen, L.M. (1996) Méthode d'évaluation de l'aspect du houppier (protocole depefeu). Département de la Santé des Forêts, Échelon Technique Nord-Est, Nancy

Nagelkerke, N.J.D. (1991) A note on a general definition of the coefficient of determination. *Biometrika*, **78**, 691-692

Nielsen, C.N. & Jorgensen, F.V. (2003) Phenology and diameter increment in seedlings of european beech (fagus sylvatica l.) as affected by different soil water contents: Variation between and within provenances. *Forest Ecology and Management*, **174**, 233-249

Normand, S., Treier, U.A., Randin, C., Vittoz, P., Guisan, A. & Svenning, J.C. (2009) Importance of abiotic stress as a range-limit determinant for european plants: Insights from species responses to climatic gradients. *Global Ecology and Biogeography*, **18**, 437-449

Olesen, C.R. & Madsen, P. (2008) The impact of roe deer (capreolus capreolus), seedbed, light and seed fall on natural beech (fagus sylvatica) regeneration. *Forest Ecology and Management*, **255**, 3962-3972

Overgaard, R., Gemmel, P. & Karlsson, M. (2007) Effects of weather conditions on mast year frequency in beech (fagus sylvatica l.) in sweden. *Forestry*, **80**, 555-565

Paludan-Müller, G., Saxe, H. & Leverenz, J.W. (1999) Responses to ozone in 12 provenances of european beech (fagus sylvatica): Genotypic variation and chamber effects on photosynthesis and dry-matter partitioning. *New Phytologist*, **144**, 261-273

Parelle, J., Roudaut, J.-P. & Ducrey, M. (2006) Light acclimation and photosynthetic response of beech (fagus sylvatica l.) saplings under artificial shading or natural mediterranean conditions. *Ann. For. Sci.*, **63**, 257- 266

Parmesan, C. & Yohe, G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421**, 37-42

Paulsen, J., Weber, U.M. & Korner, C. (2000) Tree growth near treeline: Abrupt or gradual reduction with altitude? *Arctic Antarctic and Alpine Research*, **32**, 14-20

Pearce, J. & Ferrier, S. (2000) Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. *Ecological Modelling*, **133**, 225-245

Pearson, R.G. & Dawson, T.P. (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 361-371

Peltier, A., Touzet, M.C., Armengaud, C. & Ponge, J.F. (1997) Establishment of fagus sylvatica and fraxinus excelsior in an old-growth beech forest. *Journal of Vegetation Science*, **8**, 13-20

Penuelas, J. & Boada, M. (2003) A global change-induced biome shift in the montseny mountains (ne spain). *Global Change Biology*, **9**, 131-140

Penuelas, J., Hunt, J.M., Ogaya, R. & Jump, A.S. (2008) Twentieth century changes of tree-ring delta c-13 at the southern range-edge of fagus sylvatica: Increasing water-use efficiency does not avoid the growth decline induced by warming at low altitudes. *Global Change Biology*, **14**, 1076-1088

Perrin, R. & Claudine, M. (1979) La pourriture des faines causfée par rhizoctonia solani kühn: Incidence de cette maladie après les fainées de 1974 et 1976. Traitement curatif des faines en vue de la conservation. *European Journal of Forest Pathology*, **9**, 89-103

Peterken, G.F. & Mountford, E.P. (1996) Effects of drought on beech in lady park wood, an unmanaged mixed deciduous woodland. *Forestry*, **69**, 125-136

Petritan, A.M., Von Luepke, B. & Petritan, I.C. (2007) Effects of shade on growth and mortality of maple (acer pseudoplatanus), ash (fraxinus excelsior) and beech (fagus sylvatica) saplings. *Forestry*, **80**, 397-412

Peuke, A.D., Geßler, A. & Rennenberg, H. (2006) The effect of drought on c and n stable isotopes in different fractions of leaves, stems and roots of sensitive and tolerant beech ecotypes. *Plant Cell and Environment*, **29**, 823-835

Peuke, A.D., Schraml, C., Hartung, W. & Rennenberg, H. (2002) Identification of drought-sensitive beech ecotypes by physiological parameters. *New Phytologist*, **154**, 373-387

Piovesan, G. & Adams, J.M. (2001) Masting behaviour in beech: Linking reproduction and climatic variation. *Canadian Journal of Botany*, **79**, 1039-1047

Ponton, S., Dupouey, J.-L., Breda, N. & Dreyer, E. (2002) Comparison of water-use efficiency of seedlings from two sympatric oak species: Genotype x environment interactions. *Tree Physiol*, **22**, 413-422

Power, S.A. (1994) Temporal trends in twig growth of fagus sylvatica l and their relationships with environmental-factors. *Forestry*, **67**, 13-30

Rameau, J.C., Mansion, D., Dumé, G., Gauberville, C., Bardat, J., Bruno, E. & Keller, R. (2008) *Flore forestière française. Guide écologique illustré. Tome 3: Région méditerranéenne.* . Institut pour le Développement Forestier, Paris.

Rameau, J.C., Mansion, D., Dumé, G., Timbal, J., Lecointe, A., Dupont, P., & Keller, R. (1989) *Flore forestière française. Guide écologique illustré. Tome 1: Plaines et collines.* . Institut pour le Développement Forestier, Paris.

Rasmussen, K.K. & Kollmann, J. (2004) Defining the habitat niche of sorbus torminalis from phytosociological releves along a latitudinal gradient. *Phytocoenologia*, **34**, 639-662

Rennenberg, H., Seiler, W., Matyssek, R., Geßler, A. & Kreuzwieser, J. (2004) European beech (fagus sylvatica l.) - a forest tree without future in the south of central europe? *Allgemeine Forst und Jagdzeitung*, **175**, 210-224

Rose, L., Leuschner, C., Kockemann, B. & Buschmann, H. (2009) Are marginal beech (fagus sylvatica l.) provenances a source for drought tolerant ecotypes? *European Journal of Forest Research*, **128**, 335-343

Saporta, G., Niang, N. (2006) Correspondence analysis and classification. *Multiple correspondence analysis and related methods* (ed. by M. Greenacre, Blasius, J.), pp. 371-392. Chapman & Hall, Boca Raton.

Schar, C., Vidale, P.L., Luthi, D., Frei, C., Haberli, C., Liniger, M.A. & Appenzeller, C. (2004) The role of increasing temperature variability in european summer heatwaves. *Nature*, **427**, 332-336

Seynave, I., Gegout, J.C., Herve, J.C. & Dhote, J.F. (2008) Is the spatial distribution of european beech (fagus sylvatica l.) limited by its potential height growth? *Journal of Biogeography*, **35**, 1851-1862

Shi, P., Korner, C. & Hoch, G. (2008) A test of the growth-limitation theory for alpine tree line formation in evergreen and deciduous taxa of the eastern himalayas. *Functional Ecology*, **22**, 213-220

Shimano, K. (2002) Regeneration dynamics, causal factors, and characteristics of pacific ocean-type beech (fagus crenata) forests in japan: A review. *Folia Geobotanica*, **37**, 275-296

Shimano, K. & Masuzawa, T. (1998) Effects of snow accumulation on survival of beech (fagus crenata) seed. *Plant Ecology*, **134**, 235-241

Stott, P.A., Stone, D.A. & Allen, M.R. (2004) Human contribution to the european heatwave of 2003. *Nature*, **432**, 610-614

Streiff, R., Labbe, T., Bacilieri, R., Steinkellner, H., Glossl, J. & Kremer, A. (1998) Within-population genetic structure in quercus robur l. And quercus petraea (matt.) liebl. Assessed with isozymes and microsatellites. *Molecular Ecology*, **7**, 317-328

Svenning, J.C. & Skov, F. (2004) Limited filling of the potential range in european tree species. *Ecology Letters*, **7**, 565-573

Takahashi, K., Azuma, H. & Yasue, K. (2003) Effects of climate on the radial growth of tree species in the upper and lower distribution limits of an altitudinal ecotone on mount norikura, central japan. *Ecological Research*, **18**, 549-558

Tardif, J.C., Conciatori, F., Nantel, P. & Gagnon, D. (2006) Radial growth and climate responses of white oak (quercus alba) and northern red oak (quercus rubra) at the northern distribution limit of white oak in quebec, canada. *Journal of Biogeography*, **33**, 1657-1669

Tarze, D., Tamine, M., Mustière, S., Badeau, V. & Dupouey, J.L. (2009) *Changement climatique et toponymie. Etude de la répartition ancienne du hêtre à travers ses traces toponymiques.* Actes du colloque Sagéo 09, Spatial Analysis and GEOmatics - Géomatique et Information Spatiale, Paris.

Tatsuhara, S. & Antatsu, Y. (2007) Predicting the spatial distribution of the abundance of siebold's beech in a montane cool-temperate region based on environmental factors. *Journal of Forest Research*, **12**, 442-451

Teissier Du Cros, E. (1981) *Le hêtre*. INRA Edition, Paris.

Thiebaut, B. (1982) Existe-t-il une hêtraie méditerranéenne distincte des autres forêts de hêtre en europe occidentale? *Vegetatio*, **50**, 23-42

Thiebaut, B., Lepart, J. & Bacou, A.M. (1978) Study of the beech woods on the peri-mediterranean moutain zone between the rhone and ebro valley. 3. Mean mutual information between species and ecological factors. *Oecologia Plantarum*, **13**, 301-319

Thomsen, K.A. & Kjaer, E.D. (2002) Variation between single tree progenies of fagus sylvatica in seed traits, and its implications for effective population numbers. *Silvae Genetica*, **51**, 183-190

Tognetti, R., Minotta, G., Pinzauti, S., Michelozzi, M. & Borghetti, M. (1998) Acclimation to changing light conditions of long-term shade-grown beech (fagus sylvatica l.) seedlings of different geographic origins. *Trees - Structure and Function*, **12**, 326-333

Topoliantz, S. & Ponge, J.F. (2000) Influence of site conditions on the survival of fagus sylvatica seedlings in an old-growth beech forest. *Journal of Vegetation Science*, **11**, 369-374

Turc, L. (1951) Nouvelle formule pour le calcul du bilan de l'eau en fonction des valeurs annuelles moyennes des précipitations et de la température. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, **233**, 633-635

Valladares, F., Chico, J., Aranda, I., Balaguer, L., Dizengremel, P., Manrique, E. & Dreyer, E. (2002) The greater seedling high-light tolerance of quercus robur over fagus sylvatica is linked to a greater physiological plasticity. *Trees - Structure and Function*, **16**, 395-403

Vera, F.W.M. (2000) *Grazing ecology and forest history.* CAB International, Oxford.

Vitasse, Y., Delzon, S., Bresson, C.C., Michalet, R. & Kremer, A. (2009a) Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree species growing in a common garden. *Canadian Journal of Forest Research*, **39**, 1259-1269

Vitasse, Y., Delzon, S., Dufrene, E., Pontailler, J.Y., Louvet, J.M., Kremer, A. & Michalet, R. (2009b) Leaf phenology sensitivity to temperature in european trees: Do within-species populations exhibit similar responses? *Agricultural and Forest Meteorology*, **149**, 735-744

Von Wuehlisch, G., Krusche, D. & Muhs, H.J. (1995) Variation in temperature sum requirement for flushing of beech provenances. *Silvae Genetica*, **44**, 343-346

Wamelink, G.W.W., Paul, W.G., Han, F.V.D. & Frank, B. (2005) Plant species as predictors of soil ph: Replacing expert judgement with measurements. *Journal of Vegetation Science*, **16**, 461-470

Wang, K.S. (2003) Genetic diversity and temporal genetic structure in european beech (fagus sylvatica l.). *Silvae Genetica*, **52**, 100-106

Welk, E. & Bruelheide, H. (2006) There may be bias in r/p ratios (realized vs. Potential range) calculated for european tree species - an illustrated comment on svenning & skov (2004). *Journal of Biogeography*, **33**, 2013-2018

Woodcock, H., Vollenweider, P., Dubs, R. & Hofer, R.-M. (1995) Crown alterations induced by decline: A study of relationships between growth rate and crown morphology in beech (fagus sylvatica l.). *Trees - Structure and Function*, **9**, 279-288

Woodward, F.I. (1987) *Climate and plant distribution*. Cambridge University Press, Cambridge.

Wulf, M. (1997) Plant species as indicators of ancient woodland in northwestern germany. *Journal of Vegetation Science*, **8**, 635-642

Wulf, M. & Naaf, T. (2009) Herb layer response to broadleaf tree species with different leaf litter quality and canopy structure in temperate forests. *Journal of Vegetation Science*, **20**, 517-526

ANNEXES

Tableau annexe 1 Espèces accompagnatrices de la présence du hêtre dans les plaines françaises (≤ 350 m d'altitude) et leur valeur indicatrice pour la lumière (Ellenberg, 1992). Les espèces sont classées par ordre décroissant de la valeur du ratio de présence sur absence. En gras : les espèces d'arbres. $P < 0,05$.

	Fréquence (%) dans les relevés où le hêtre est observé		
Espèce	**absence**	**présence**	**valeur indicatrice pour la lumière**
Vaccinium myrtillus	1,1	8,8	5
Galium odoratum	1,5	10,2	2
Daphne mezereum	0,3	2,1	4
Oxalis acetosella	1,2	6,6	1
Abies alba	1,4	7,5	3
Neottia nidus-avis	0,4	2,0	2
Luzula sylvatica	1,1	4,9	4
Melica uniflora	1,8	7,2	3
Carex umbrosa	0,5	1,9	4
Mnium hornum	0,1	0,4	5
Sorbus aria	2,0	7,3	6
Milium effusum	4,2	14,0	4
Hepatica nobilis	0,1	0,4	4
Taxus baccata	0,5	1,7	4
Bromus ramosus	0,1	0,4	6
Luzula pilosa	2,8	8,4	2
Festuca gigantea	0,3	1,0	4
Dryopteris dilatata	2,1	6,1	4
Rubus idaeus	1,9	5,4	7
Leucobryum glaucum	1,6	4,4	5
Lamiastrum galeobdolon	4,4	12,0	3
Impatiens noli-tangere	0,1	0,4	4
Athyrium filix-femina	3,4	9,1	3
Blechnum spicant	1,4	3,6	3
Scrophularia nodosa	0,7	1,8	4
Vicia sepium	1,6	4,1	.
Anemone nemorosa	4,7	12,1	.
Cornus mas	2,7	6,9	6
Mercurialis perennis	2,4	5,9	2
Mycelis muralis	0,2	0,5	4
Ornithogalum pyrenaicum	1,0	2,3	4
Ilex aquifolium	13,4	31,7	4
Polytrichum formosum	15,6	36,9	4
Convallaria majalis	2,5	5,8	5
Anemone ranunculoides	0,2	0,4	3
Atrichum undulatum	5,9	13,7	6
Acer pseudoplatanus	7,2	16,7	4
Hypericum hirsutum	0,8	1,8	7
Carex sylvatica	12,6	28,1	2
Daphne laureola	2,0	4,5	4
Quercus petraea	26,1	58,0	6
Sambucus racemosa	0,9	1,9	6
Carex brizoides	0,6	1,3	6
Dicranella heteromalla	0,5	1,1	5

Espèce	Fréquence (%) dans les relevés où le hêtre est observé		valeur indicatrice pour la lumière
	absence	présence	
Dryopteris carthusiana	4,0	8,7	5
Sorbus aucuparia	2,7	5,8	6
Ribes alpinum	0,7	1,5	5
Crataegus laevigata	6,4	13,2	6
Laburnum anagyroides	0,5	1,0	7
Hyacinthoides non-scripta	2,0	4,0	5
Galium sylvaticum	0,3	0,6	5
Digitalis purpurea	1,6	3,1	7
Carpinus betulus	30,5	59,2	4
Poa nemoralis	2,1	4,2	5
Galeopsis tetrahit	1,2	2,4	7
Poa chaixii	1,0	1,8	6
Dryopteris filix-mas	7,1	13,0	3
Viola reichenbachiana	4,4	7,9	4
Acer platanoides	1,2	2,1	4
Circaea lutetiana	1,7	3,0	4
Tilia platyphyllos	1,6	2,8	4
Primula elatior	1,9	3,3	6
Euphorbia amygdaloides	6,5	11,1	4
Epilobium montanum	0,7	1,1	4
Vinca minor	1,5	2,5	4
Stachys sylvatica	2,0	3,2	4
Festuca heterophylla	2,2	3,6	5
Ribes uva-crispa	0,8	1,3	4
Tilia cordata	3,9	6,3	5
Rosa arvensis	10,1	16,4	5
Deschampsia flexuosa	11,0	17,6	6
Rumex sanguineus	0,9	1,5	4
Betula pendula	24,2	38,2	7
Potentilla sterilis	2,8	4,4	5
Acer campestre	14,9	23,1	5
Moehringia trinervia	0,5	0,7	4
Viburnum opulus	2,5	3,8	6
Pinus sylvestris	11,6	17,2	7
Holcus mollis	5,4	7,9	5
Polygonatum multiflorum	4,5	6,5	2
Mespilus germanica	1,8	2,6	6
Corylus avellana	33,1	45,0	6
Stellaria holostea	4,2	5,6	5
Rubus fruticosus-group.	19,1	25,2	.
Fragaria vesca	5,5	7,2	7
Hypericum pulchrum	2,4	3,2	4
Prunus avium	20,2	26,0	4
Brachypodium sylvaticum	14,9	18,9	3
Pteridium aquilinum	28,3	35,7	6
Hedera helix	55,1	64,5	4
Salix caprea	11,5	13,2	7
Lonicera xylosteum	8,8	10,0	5
Sorbus torminalis	17,6	19,9	4
Fraxinus excelsior	21,5	23,4	4
Lonicera periclymenum	39,4	37,9	6

Tableau annexe 2 Espèces accompagnatrices de l'absence du hêtre dans les plaines françaises (≤ 350 m d'altitude) et leur valeur indicatrice pour la lumière (Ellenberg, 1992). Les espèces sont classées par ordre décroissant de la valeur du ratio de présence sur absence. En gras : les espèces d'arbres. $P < 0,05$.

	Fréquence (%) dans les relevés où le hêtre est observé		
Espèce	**absence**	**présence**	**valeur indicatrice pour la lumière**
Phillyrea latifolia	4	0	.
Cistus salviifolius	3,6	0	.
Erica arborea	2,9	0	.
Pistacia terebinthus	2,8	0	.
Asparagus acutifolius	7,2	0	.
Arbutus unedo	4,7	0	.
Juniperus oxycedrus	6,7	0	.
Lonicera etrusca	2	0	7
Spartium junceum	1,9	0	.
Staehelina dubia	3,4	0	.
Viburnum tinus	3,2	0	.
Rhamnus alaternus	5,1	0	.
Clematis flammula	2,8	0	.
Lavandula latifolia	2	0	.
Quercus ilex	13,3	0,1	4
Arenaria montana	0,4	0	.
Dorycnium hirsutum	1	0	.
Laurus nobilis	0,7	0	.
Vitis vinifera	0,3	0	6
Quercus pyrenaica	4,9	0,2	.
Ulex minor	4,6	0,2	.
Salix alba	0,3	0	5
Rosa sempervirens	0,5	0	.
Lathyrus sylvestris	0,3	0	7
Erica cinerea	8,8	0,5	7
Hieracium murorum-group.	2,7	0,2	4
Genista pilosa	2,7	0,2	7
Buxus sempervirens	5,1	0,4	5
Chelidonium majus	0,1	0	6
Pleurozium schreberi	2	0,2	6
Quercus pubescens	20	2,1	7
Rubia peregrina	27,2	3	6
Clinopodium vulgare	0,4	0	7
Pinus pinaster	20	2,2	.
Agrimonia eupatoria	0,5	0,1	7
Populus nigra	1,1	0,1	5
Coronilla emerus	1,5	0,2	7
Scleropodium purum	10,7	1,7	6
Hypnum jutlandicum	4,4	0,7	7
Populus alba	0,6	0,1	5
Arum italicum	2,8	0,5	.
Origanum vulgare	0,6	0,1	7
Tamus communis	5,1	1,1	6
Ulex europaeus	11,3	2,5	7
Viola alba	0,2	0	5
Salix cinerea	0,6	0,1	7
Cephalanthera rubra	0,2	0	4
Acer monspessulanum	3,2	0,8	6
Myosotis sylvatica	0,2	0,1	6
Hypnum cupressiforme	1	0,3	5
Peucedanum gallicum	0,3	0,1	.
Prunus mahaleb	2,6	0,8	7

Espèce	Fréquence (%) dans les relevés où le hêtre est observé : absence	présence	valeur indicatrice pour la lumière
Erica vagans	0,7	0,2	.
Brachypodium pinnatum	10,9	3,4	6
Pulmonaria affinis	1,5	0,5	.
Eurhynchium praelongum	0,4	0,1	6
Vincetoxicum hirundinaria	0,6	0,2	6
Rhamnus catharticus	0,8	0,3	7
Prunus spinosa	20,1	7,7	7
Vicia cracca	0,2	0,1	7
Stachys officinalis	2,3	0,9	7
Ulmus laevis	0,2	0,1	4
Pulmonaria angustifolia	1,2	0,5	5
Ulmus minor	10,2	4,3	5
Sorbus domestica	2,1	0,9	4
Calamintha sylvatica	0,5	0,2	.
Alliaria petiolata	0,5	0,2	5
Frangula alnus	15,9	7,4	6
Lathyrus niger	0,3	0,1	5
Ruscus aculeatus	16,1	7,5	.
Taraxacum officinale-group.	0,5	0,3	7
Asphodelus albus	1,5	0,7	.
Eurhynchium striatum	3,2	1,7	5
Ribes rubrum	1,8	1	4
Rubus caesius	1,1	0,6	6
Ranunculus serpens	0,9	0,5	6
Sanicula europaea	0,5	0,3	4
Polystichum setiferum	0,6	0,4	3
Cornus sanguinea	20,9	12,2	7
Sambucus nigra	8,2	4,9	7
Pulmonaria officinalis	1,5	0,9	5
Prunus padus	0,9	0,6	5
Urtica dioica	8	5	.
Rhytidiadelphus triquetrus	2,5	1,6	7
Euonymus europaeus	8,9	5,8	6
Luzula forsteri	1	0,7	4
Teucrium scorodonia	17,2	11,8	6
Geranium robertianum	6,1	4,2	5
Crataegus monogyna	37,3	25,7	7
Alnus glutinosa	7	5	5
Glechoma hederacea	5,1	3,8	6
Ligustrum vulgare	23	17,5	7
Molinia caerulea	15,5	12,1	7
Geum urbanum	4,6	3,7	4
Ranunculus ficaria	3,9	3,2	4
Castanea sativa	24,2	20,2	5
Thuidium tamariscinum	9	7,9	4