

**Rôles des facteurs locaux dans la distribution et la
persistance des communautés à hêtre (*Fagus sylvatica*)
en marge d'aire de répartition**

Marion Walbott

► **To cite this version:**

Marion Walbott. Rôles des facteurs locaux dans la distribution et la persistance des communautés à hêtre (*Fagus sylvatica*) en marge d'aire de répartition. Biodiversité et Ecologie. Université de Bordeaux, 2018. Français. NNT : 2018BORD0455 . tel-02049104

HAL Id: tel-02049104

<https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-02049104>

Submitted on 26 Feb 2019

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.

THÈSE PRÉSENTÉE
POUR OBTENIR LE GRADE DE
DOCTEUR DE
L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

ÉCOLE DOCTORALE n° 304 Sciences et environnement
SPÉCIALITÉ écologie évolutive, fonctionnelle et des communautés

Par Marion WALBOTT

**Rôles des facteurs locaux dans la distribution et la
persistance des communautés à hêtre (*Fagus sylvatica*) en
marge d'aire de répartition**

Sous la direction de : Emmanuel CORCKET
co-directeur : Yves BRUNET

Soutenue le 20 décembre 2018

Membres du jury :

Pr DAMESIN Claire	Professeur – <i>Univ de Paris-Sud</i>	Présidente du jury
Pr DECOCQ Guillaume	Professeur – <i>Univ de Picardie</i>	Rapporteur
Dr KUNSTLER Georges	Chargé de recherche – <i>IRSTEA Grenoble</i>	Rapporteur
Dr CHAUCHARD Sandrine	Maître de conférences – <i>Univ de Lorraine</i>	Examinatrice
Dr OGEE Jérôme	Chargé de recherche – <i>INRA Bordeaux</i>	Invité
Dr BRUNET Yves	Directeur de recherche – <i>INRA Bordeaux</i>	Co-directeur de thèse
Dr CORCKET Emmanuel	Maître de conférences – <i>Univ de Bordeaux</i>	Directeur de thèse

AVANT-PROPOS

Cette thèse a été financé grâce au projet CLIMBEECH du Labex COTE de l'université de Bordeaux et effectuée à l'UMR 1202 BIOGECO. Cette unité mixte de recherche résulte d'un partenariat entre l'université de Bordeaux et l'Institut national de la recherche agronomique. Initié par le docteur Arndt Hampe, directeur de recherches à l'UMR BIOGECO, CLIMBEECH repose sur deux thèses visant à la compréhension mécaniste des refuges climatiques, et notamment du contrôle microclimatique de la distribution et de la régénération des populations relictuelles à hêtre du bassin aquitain (*Towards a mechanistic understanding of climate refugia : fine-scale climatic control of distribution and regeneration in relict beech (Fagus sylvatica) populations in the Aquitaine Basin*). La première thèse du projet intitulée « Dendroécologie et génétique d'une population de hêtre (*Fagus sylvatica*) en marge chaude de l'aire de répartition de l'espèce » a été soutenue en décembre 2017 par Adib Ouayjan. Mêlant des approches de dendrochronologie et de génétique des populations, elle vise à une meilleure compréhension du succès de persistance à long-terme, c'est-à-dire à essayer de mieux comprendre comment cette population de refuge climatique a réussi à persister à travers les changements climatiques passés et comment elle pourrait répondre au réchauffement climatique futur (Ouayjan 2017). CLIMBEECH vise à étudier la dynamique et la viabilité de populations refuges du hêtre (*Fagus sylvatica*) résidant dans le Bassin aquitain, en particulier la population résidant dans la vallée du Ciron, en combinant des approches de bioclimatologie, pédologie, démographie, dendrochronologie, écophysologie, écologie des communautés et génétique des populations.

Le travail présenté a été réalisé grâce aux financements de l'agence de l'eau Adour-Garonne.

Cette thèse a été réalisé à l'Institut national de la recherche agronomique sur le site de l'université de Bordeaux sous la direction de Emmanuel Corcket, maître de conférences à l'UMR biogeco, et de Yves Brunet, directeur de recherche à l'UMR ISPA du centre INRA de Villenave d'Ornon.

Au cours de ce projet, nous avons reçu le soutien technique de l'Unité expérimentale de Pierroton. Aussi, nous avons travaillé en collaboration avec le Conservatoire botanique national sud-atlantique, l'Institut national de l'information géographique et forestière ainsi que le Syndicat d'aménagement du Bassin versant du Ciron.



université
de **BORDEAUX**



INRA
SCIENCE & IMPACT



IGN
INSTITUT NATIONAL
DE L'INFORMATION
GÉOGRAPHIQUE
ET FORESTIÈRE



Titre : Rôles des facteurs locaux dans la distribution et la persistance des communautés à hêtre (*Fagus sylvatica*) en marge d'aire de répartition

Résumé :

En marge arrière d'aire de répartition, les espèces persistent ou disparaissent en réponse aux changements climatiques et autres facteurs globaux. Les refuges climatiques ont joué un rôle majeur dans la persistance de la biodiversité au cours des périodes de transitions climatiques majeures et une compréhension mécaniste claire de leur fonctionnement est primordiale pour la conservation des populations de marge arrière. En limite géographique sud-ouest de son aire de distribution, des fragments de hêtre (*Fagus sylvatica*) persistent dans des micro-refuges en raison de facteurs locaux. Connue pour sa biodiversité remarquable, la vallée du Ciron offre un laboratoire naturel idéal pour l'étude des refuges climatiques et la prédiction de leur évolution dans un climat régional de plus en plus chaud et sec. Cette thèse interdisciplinaire est centrée sur l'étude des populations de hêtres et des communautés associées par des approches *in situ* et *ex situ* combinant écologie des communautés et physique de l'environnement. Nos résultats mettent en évidence une forte originalité floristique des communautés du sous-bois des populations à hêtre de marge chaude, ainsi que l'existence de variations microclimatiques à fine échelle, fonction notamment de la topographie, de la présence de la rivière et de la localisation dans le paysage. Nous montrons que la régénération du hêtre dépend du microclimat et qu'elle est modulée par des interactions allélopathiques. De plus, notre étude met en avant le rôle facilitateur de la canopée forestière ainsi que l'importance du rayonnement solaire, au moins dans des conditions où ce dernier impacte peu la disponibilité en eau. L'ensemble des résultats suggèrent la persistance probable du hêtre dans la vallée du Ciron ainsi qu'une potentialité de présence plus importante dans le Bassin aquitain.

Mots clés : marge de distribution ; microclimat ; régénération ; écologie forestière ; communautés végétales

Title: Roles of local factors in the distribution and the persistence of the European beech communities (*Fagus sylvatica*) at the margin of the distribution range

Abstract:

In the margin of their distribution range, species can persist or disappear in response to climate change and global factors. Climate refugia have played a major part in the persistence of biodiversity during periods of fundamental climatic transitions, and a clear mechanistic understanding of their functioning is essential for the conservation of marginal populations. In the southwestern geographical limit, fragments of beech populations (*Fagus sylvatica*) persist in micro-refugia due to the importance of local factors. Known for its remarkable biodiversity, the Ciron valley provides an ideal natural laboratory for studying climate refugia and predicting their evolution in an increasingly hot and dry regional climate. This interdisciplinary thesis involves the study of beech populations and associated communities through *in-situ* and *ex-situ* approaches combining community ecology and environmental physics. Our results underline the strong floristic originality of the undergrowth communities of warm-margin beech populations, and reveal the existence of fine-scale microclimatic variations caused, in particular, by the local topography, the presence of the river, and location in the landscape. We show that beech regeneration depends on microclimate and that it is modulated by allelopathic interactions. Moreover, our research highlights the facilitating role of the forest canopy and the importance of solar radiation, in conditions where it has low impact on water availability. The overall results suggest the likely persistence of beech in the Ciron Valley and a greater potential presence of beech in the Aquitanian Basin.

Keywords: distribution range; microclimate; regeneration; forest ecology; communities

UMR BIOGECO

[INRA-UNIVERSITE DE BORDEAUX, UMR 1202, 69 route d'Arcachon 33612 Cestas]

REMERCIEMENTS

Pour commencer, je souhaiterais remercier très sincèrement Yves et Emmanuel mes directeurs de thèse pour leur confiance, leur patience et leur soutien tout au long de la thèse. Merci pour tous les bons moments que nous avons partagés en réunion... (mouais...) ou devant une bonne assiette à la passerelle ou au Carpe diem ;)

Un grand merci et un grand bravo à Emmanuel pour m'avoir supporté pendant 5 ans depuis mon stage de master 1 !! Voilà voilà c'est déjà terminé !! Mais bonjour bonjour on aura quand même bien rigolé et ce n'est pas fini ! ;)

Merci à tous les membres de mon comité de thèse, Jean-Luc Dupouey, Claire Damesin, Philippe Balandier, Arndt Hampe et Marta Benito d'avoir accepté de faire partie de mon comité de thèse et pour les discussions enrichissantes et déterminantes pour la deuxième moitié de mon doctorat et Merci beaucoup à Jérôme Ogée !

Merci aux membres du Jury d'avoir accepté de faire partie de l'aventure... et surtout... Bonne lecture !

Un grand merci à Florian Delerue qui a fait naître en moi cette petite flamme pour la recherche !

Je tiens également à remercier Arndt Hampe, mais aussi Alexis Ducouso, le grand manitou, pour sa gentillesse et pour tous les moments où il a partagé avec moi ses connaissances et sa passion pour cette merveilleuse vallée du Ciron. Un grand merci et un grand bravo à Alexandra Quenu, Max Laprie et Sébastien Irola pour toute l'aide qu'ils ont pu m'apporter et pour ce qu'ils font dans la vallée. Il est évident que sans eux, les projets scientifiques ne pourraient se faire avec autant de facilité. Merci aussi pour leur amour du Ciron qu'ils m'ont transmis avec tant de passion... moi qui suis devenue une Cironneuse passionnée grâce à eux !!!

Merci à toutes les personnes du labo de m'avoir accueillie... Sylvia, Marie-Lise, Virgil, Fred mon papa de promo, l'OAFS, Emmanuelle et tous les autres... sans oublier Didier Alard qui m'aura vraiment beaucoup fait rire (sauf quand il critique les Landais par pure jalousie) au labo, lors de mon voyage au Québec où il a fait le chaud avec sa guitare lors d'un feu de camp et surtout lors de notre campagne de relevés floristiques RENECOFOR avec Emmanuel.. Deux semaines que je garde précieusement en mémoire !

Merci à tous les thésards, postdocs et amis avec qui j'ai pu partager des moments de travail... mais surtout de discussions philosophico-politiques et de rigolade ! Merci à Marius, Elsa, Thomas, Nadège, Nastasia, Thibaut, Pauline, Pablo et les deux Myrriams pour notre trio des « thésardes de chocs » et à qui je souhaite de finir en beauté leur doctorat !!! Et puis bon courage à Ludo qui ne sait pas encore dans quoi il s'embarque ;)

Merci à l'unité expérimentale de Pierroton pour leur aide à la confection des mésocosmes. Un grand merci aussi à ceux qui sont venus me filer un petit coup de main à l'installation des mésocosmes dans la vallée du Ciron : Papa, Thomas, Thibaut, Fred et encore un grand merci à Emmanuel.

Merci à Benjamin, Xavier, Fabrice et Chantal pour l'aide qu'ils ont pu m'apporter à un moment où à un autre. Grosse pensée et un grand merci également à Patrick qui nous a malheureusement quitté !

Un grand merci à Yannick et à Édith pour leur soutien technique. Ils m'ont beaucoup aidé et sans eux je n'aurais certainement pas réussi à faire tout ce que j'ai pu réaliser dans cette thèse. Une mention particulière à Édith qui est pour moi une superbe rencontre. Outre son aide que je ne pourrai quantifier lors des expérimentations, Édith a été pour moi un soutien moral et un pilier dans l'accomplissement de mon projet. Elle a été ma confidente et mon amie... On a râlé (un peu ?) ensemble c'est vrai, mais alors qu'est-ce qu'on a rigolé ! Plus qu'un mois... bonne retraite ☺

Merci à Fabienne Benest de l'IGN et à Kevin et Pierre du CBN pour toutes les discussions que nous avons pu avoir et l'aide qu'ils ont pu m'apporter au cours de cette thèse.

Merci à tous les stagiaires qui m'ont donné un coup de main et avec qui j'ai pris beaucoup de plaisir à encadrer : Marie, Thomas, Markie, Laura, David, Maider, Bertille et Damien ! Bon courage à vous tous pour vos projets professionnels et à Laura qui fera sans nul doute une superbe thèse !

Merci également à ma tutrice de monitorat Nathalie Frangne de m'avoir fait confiance et de m'avoir aidé dans mes enseignements. De même, un grand merci à Florian, Marie-Lise et Emmanuel pour les heures d'enseignement qu'ils m'ont confié... le monitorat a été pour moi une magnifique expérience !

Et comme il n'y a pas que le boulot dans la vie... et punaise c'est vrai que j'en ai beaucoup des activités...

Merci de tout cœur à mes parents pour leur soutien sans faille à tous les niveaux possibles, pour m'avoir soutenu et aidé dans l'accomplissement de cette thèse, mais aussi pour m'avoir donné l'opportunité de faire des études... car faut bien le reconnaître... ce n'est pas donné à tout le monde ! Merci à mon fréro Tom [ou Tomy pour les intimes... allez sans rancune] pour son soutien et pour tout le reste et puis surtout allez l'OM !!!! Bien sûr un gros bisou à Droopy, Sucre, Stippa et Roméo mon bol d'air frais chaque weekend <3 !!!!

Merci à mes meilleures amies les NARLL pour leur soutien tout au long de cette thèse ! Pour nos fous rires, nos confidences et notre si belle et riche amitié depuis 10 ans !! Rah mince on vieillit les meufs... <3 ! Merci à ma Partounette, ma super coloc qui m'a maintenu à flot dans ce dernier mois <3

Merci à LOUS MOUTOUNS mes amis d'enfance, ma famille... avec qui je partage tant de belles choses !

Merci à Jérémie mon super copinou et au Grinch mon énerveur préféré pour leur soutien durant la thèse et puis pour tout le reste ☺

Merci à mes supers amis les zikos et escape gameurs... Éric, Elsa, Fantésiou, Lucie et tous les autres... (HDPPL for ever) !! Dr Aurélie Lespes merci pour ton partage d'expérience et ta compréhension dans cette fin de thèse particulièrement... comment dire ?? BIPPPPP !!! Trop contente de se retrouver (surpriiiiiseeee « Marion ??? mais, qu'est-ce que tu fous là ») à l'harmonie de Mérignac !! Il n'y a pas à dire on s'éclate !!!! Lucie ma super copilote devenue une merveilleuse amie avec qui on partage en plus de la musique, notre passion pour la nourriture !!! Et puis surtout... en avant CLEM pour de nouvelles aventures !!!

Merci à mes supers copains de la fac, Eli, Amaury, Axel et mon réseau avec qui j'ai partagé et partage encore des moments extras mais vous me manquez les copains !

Merci aux coquettes pour leur accueil et pour cette belle saison prometteuse ! FORZA les coqs rouges !!!!

Merci à tous les membres de ma famille : Marraine et Paul ; tonton Patrice, Tatie Claudie, Eddie, Julien et Juliette ; tatie Laurence, Camille et Margot ; Tatie Pierrette, Tatie Domi, Loulou, Rems, Vincent, Titou, Cécile, Nicolas et Hélène ! Une pensée émue à Papi Francis, Mamie Alice et Mamie Jeannette que je n'oublierai jamais ! Puis comment ne pas penser à Parrain et Papi qui nous ont quittés à si peu d'intervalle au cours de la thèse... un moment très difficile et douloureux pour moi, je ne cesse de penser à vous, qui m'avez tant apporté !

Merci à Jean-Michel Sicoufy mon papoune musical adoptif qui m'a beaucoup apporté musicalement et personnellement !! Bonne retraite ☺

Merci au docteur Maxime Damien pour son encouragement à sa façon... en cette fin de thèse ! Alors tu vas la lire cette thèse ?? ;)

Merci à tous... et à ceux que j'ai oublié... Désolée hein après insomnies, fatigue et 200 pages de rédaction je n'ai plus les idées claires !!!

Table des matières

INTRODUCTION	9
1.1. Impact des changements globaux sur les aires de distribution de la végétation.....	9
1.2. Les refuges climatiques	11
1.3. Le cas du hêtre dans le Bassin aquitain.....	11
1.3.1. <i>Fagus sylvatica</i>	11
1.3.2. <i>La vallée du Ciron</i>	13
1.4. Objectifs et structure de la thèse	15
PARTIE I : DISTRIBUTION DU HETRE ET DES COMMUNAUTES VEGETALES ASSOCIEES EN MARGE DE REPARTITION	18
Chapitre 1 : Cartes de distribution des espèces : bibliographie et méthodologie de cartographie des aires de distribution géographique	19
1.1. Recherche bibliographique et définitions	20
1.1.1. <i>Éléments de biogéographie</i>	21
1.1.2. <i>Terminologie et zonation des aires de distribution</i>	22
1.1.3. <i>Proposition de nomenclature</i>	23
1.2. La cartographie des aires de distribution	24
1.2.1. <i>Cartes historiques d'experts</i>	24
1.2.2. <i>Modélisations</i>	25
1.2.3. <i>Cartes chorologiques actuelles</i>	27
1.3. Méthode de délimitation du cœur de l'aire de distribution.....	28
1.3.1. <i>Matériels et méthodes</i>	28
1.3.2. <i>Tracé de la limite du cœur de l'aire de distribution</i>	30
1.4. Identification de l'occupation du sol en périphérie de l'aire de distribution.....	31
1.4.1. <i>Matériels et méthodes</i>	31
1.4.2. <i>Résultats</i>	31
1.5. Discussion générale	32
Chapitre 2 : Marginalité géographique, floristique et écologique du sous-bois en marge de répartition du hêtre	36
2.1. Introduction	36
2.2. Matériels et méthodes	43
2.2.1. <i>Base de données floristique</i>	43
2.2.2. <i>Base de données météorologique</i>	45
2.2.3. <i>Méthodes d'analyses</i>	46

2.3. Résultats	48
2.3.1. Description du jeu de données	48
2.3.2. Distinction des types de communautés	52
2.4. Discussion	64
2.4.1. Différenciation des marges sud-est et sud-ouest	64
2.4.2. Originalité et position écologique des peuplements à hêtre du sud-ouest	66
2.4.3. Originalité floristique des communautés à hêtre de la vallée du Ciron	68

Chapitre 3 : Facteurs locaux responsables de la persistance des populations à hêtre en marge chaude de l'aire de distribution (cas de la vallée du Ciron) 72

3.1. Introduction	72
3.2. Matériels et méthodes	77
3.2.1. Dispositif expérimental	77
3.2.2. Mesures de terrain	80
3.2.3. Variables microclimatiques et édaphiques	83
3.2.4. Préparation des données et analyses statistiques	84
3.3. Résultats	87
3.3.1. Mésoclimat de la vallée du Ciron	87
3.3.2. Discrimination des communautés végétales du sous-bois de la vallée du Ciron et relation avec le microclimat	108
3.4. Discussion	113
3.4.1. Le mésoclimat de la vallée du Ciron	113
3.4.2. Le Ciron à l'échelle de l'Aquitaine	118
3.4.3. Relation végétation/microclimat : les communautés végétales de la vallée du Ciron	119

PARTIE II : REGENERATION DU HETRE EN MARGE DE REPARTITION..... 121

Chapitre 1 : Germination et croissance des plantules de hêtre (*Fagus sylvatica*) sous contraintes climatiques et allélopathiques 122

1.1. Introduction	122
1.2. Matériels et méthodes	124
1.2.1. Système d'étude	124
1.2.2. Dispositif expérimental	128
1.2.3. Variables et traitements statistiques	129
1.3. Résultats	130
1.3.1. Germination	130
1.3.2. Mortalité	132
1.3.3. Croissance	132

1.4. Discussion	134
1.4.1. <i>Prééminence des facteurs d'ordre climatique sur la germination et la croissance du hêtre</i>	134
1.4.2. <i>L'allélopathie, facteur local additif ?</i>	136
1.5. Conclusion	139
Chapitre 2 : Influence du micro-environnement sur la germination et la croissance du hêtre en marge de répartition	140
2.1. Introduction	140
2.2. Matériels et méthodes	143
2.2.1. <i>Dispositif expérimental</i>	143
2.2.2. <i>Mesures</i>	148
2.3. <i>Méthode d'analyse</i>	151
2.3.1. <i>Variables utilisées</i>	151
2.3.2. <i>Analyses statistiques</i>	152
2.4. Résultats	153
2.4.1. <i>La régénération du hêtre dans la vallée du Ciron</i>	153
2.4.2. <i>Effet de la canopée sur le micro-environnement</i>	160
2.4.3. <i>Effet du micro-environnement généré par la canopée forestière sur la régénération du hêtre à un an d'expérimentation (octobre 2017)</i>	163
2.5. Discussion	167
2.5.1. <i>La régénération du hêtre dans la vallée du Ciron</i>	167
2.5.2. <i>Effet de la canopée sur le micro-environnement</i>	171
2.5.3. <i>Effet du micro-environnement généré par la canopée sur la régénération du hêtre à un an d'expérimentation (octobre 2017)</i>	172
DISCUSSION GENERALE / SYNTHESE	176
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	182
ANNEXES	188

INTRODUCTION

1.1. Impact des changements globaux sur les aires de distribution de la végétation

C'est en 1958 que Charles Keeling commença les mesures de CO₂ atmosphérique dans le but de montrer l'implication de l'Homme dans les émissions de gaz à effet de serre. Depuis ces premières mesures, la concentration de CO₂ n'a cessé d'augmenter, mettant en évidence l'effet anthropique sur le réchauffement climatique, qui affecte directement la végétation dépendante du CO₂ pour la croissance, et vulnérable à la sécheresse (Dukes 2011).

De nombreuses études montrent les effets du réchauffement climatique sur les espèces animales et végétales : extinctions, invasions et déplacements sont actuellement en cours (Chen et al. 2011 ; Ruiz-Labourdette et al. 2012). Aujourd'hui, beaucoup d'études effectuées sur la flore montrent, pour les espèces de montagne, des déplacements vers les optimums d'altitude s'accompagnant de l'augmentation de la richesse spécifique (Grabherr et al. 1994 ; Lenoir et al. 2008). En revanche, pour les espèces des plaines, encore très peu d'études rapportent des changements face au réchauffement climatique, mettant en évidence un retard de réponse pour ces espèces (Bertrand et al. 2011). En effet, alors que les modèles climatiques prédisent la nécessité d'avoir de rapides redistributions, rien ne permet de dire si les populations actuelles seront en capacité de le faire, notamment les espèces à longue durée de vie, et organismes sessiles comme les essences forestières (Aikten et al. 2008). Afin d'expliquer le retard actuel en plaine, diverses hypothèses sont mises en avant, d'ordre biologique, génétique, écologique, anthropique et climatique. Pour cette dernière, l'étude de Jump et al. (2009) suggère qu'une forte différence de gradient climatique pourrait expliquer ce retard. Les distributions des espèces dans les régions de montagne sont principalement restreintes à des bandes altitudinales relativement étroites et bien définies, en comparaison avec des distributions souvent larges et faiblement définies dans les plaines dues à une rapide diminution de la température de -6 °C pour 1000 m en altitude contre 1000 km en latitude. Une autre hypothèse, du point de vue biologique, met en avant une plus grande proportion d'espèces cosmopolites et thermophiles en plaines permettant une tolérance physiologique au moins à court terme (Jump et al. 2009).

L'étude de l'impact des changements climatiques sur les aires de répartition de la végétation forestière s'effectue généralement à l'échelle de l'espèce, et se focalise plus particulièrement sur les

arbres forestiers représentatifs des grands ensembles biogéographiques de végétation (Chaeib et al. 2012). Les réponses individuelles des espèces sont déterminées au moins en partie par leurs exigences physiologiques propres, mais aussi par des mécanismes à l'échelle des communautés végétales telles que les interactions biotiques et les exigences des habitats qui représentent la caractéristique stationnelle précisant les facteurs climatiques, topographiques et physico-chimiques nécessaires à la présence de cet habitat ainsi que sa dynamique naturelle. Les réponses de la végétation aux changements climatiques semblent être hautement spécifiques, dépendant de l'identité des organismes en jeu (Le Roux et McGeoch, 2008). La singularité des réponses des espèces dans les assemblages induit des répercussions importantes à des échelles supérieures, qui peuvent mener à la création de nouvelles communautés végétales (Lenoir et al. 2008). En moyenne, la flore répond aux changements climatiques par des déplacements en altitude ou vers le nord. Cependant, la variabilité des réponses individuelles sont susceptibles de faire varier la direction, l'amplitude et le temps de réponse des ensembles de végétation. La réponse des groupements végétaux est alors dépendante d'un sous-ensemble du pool d'espèce particulièrement sensible aux changements climatiques (Le Roux et McGeoch, 2008). Ainsi, les incertitudes à l'échelle spécifique engendrent un degré de réorganisation très aléatoire à l'échelle des communautés qui ne répondent pas au changement climatique comme des unités homogènes. Selon Hansen et al. (2001), l'étude de leur réponse devrait donc se comprendre par l'analyse de la somme des réponses des espèces et non pas comme une entité propre. Néanmoins, les mécanismes d'interactions entre espèces sont susceptibles d'engendrer à l'échelle des communautés des réponses différentes des réponses induites par les espèces prises isolément. Les espèces associées à l'échelle des biomes et des communautés peuvent contraindre la nature des réponses des espèces cibles : certaines espèces végétales, par exemple, sont incapables de migrer sans leurs organismes mutualistes (Hansen et al. 2001). Outre l'importance des interactions biotiques (telles que la facilitation), la topographie, l'exposition et l'altitude peuvent créer des micro-environnements servant de refuges et constituant actuellement la limite basse d'aire de répartition (Ruiz-Labourdette et al 2011) ou marge arrière (Hampe et Petit 2005). Globalement, en marge de distribution, le maintien des espèces est difficile, les conditions de moins en moins favorables sont responsables d'une présence plus discontinue par rapport au cœur de l'aire de distribution. Les

facteurs locaux vont participer à la création de zones refuges particulièrement menacées par le réchauffement climatique, permettant actuellement et localement la sauvegarde des espèces (Timbal et Ducouso 2010 ; Hampe et al. 2013).

1.2. Les refuges climatiques

Les refuges climatiques ou micro refuges sont des zones où des populations locales peuvent survivre à travers des périodes de climat régional défavorable (Dobrowski 2010). Les refuges ont joué un rôle important dans la persistance de la biodiversité dans les périodes de transition climatiques passées, suggérant leur importance probable dans l'atténuation de l'impact du réchauffement climatique actuel (Keppel et al. 2012). En effet, les refuges climatiques sont climatiquement et biologiquement uniques dans leur contexte régional et une compréhension des processus physiques qui permettent leur persistance est importante dans le but de comprendre la réponse des populations qu'ils abritent aux changements globaux actuels et futurs.

1.3. Le cas du hêtre dans le Bassin aquitain

1.3.1. *Fagus sylvatica*



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 (E Silva 2010). Espèce à longue durée de vie, elle est d'autant plus importante pour la structuration des écosystèmes forestiers que c'est une des rares dryades européennes, c'est-à-dire que c'est une espèce sciaphile de fin de succession écologique, représentant le climax des écosystèmes forestiers. Selon Rameau et al. (1989) Le hêtre est une essence ayant besoin de précipitations annuelles supérieures à 750 mm, favorisée par une humidité atmosphérique élevée. Il supporte des conditions édaphiques très variables aux pH divers même s'il est un peu moins compétiteur sur les sols les plus acides. Le hêtre (*Fagus sylvatica*), essence à large amplitude écologique, s'étend sur une grande partie de l'Europe, commune en Europe centrale et occidentale (figure 1).



Figure 1 : Carte de distribution du hêtre selon Euforgen

Elle est en France, commune en plaine dans la moitié nord et commune en montagne dans la moitié Sud jusqu'à 1700 m d'altitude (figure 2-A), disséminée sur le reste du territoire hormis dans le sud-ouest et dans le pourtour méditerranéen où elle est principalement absente.

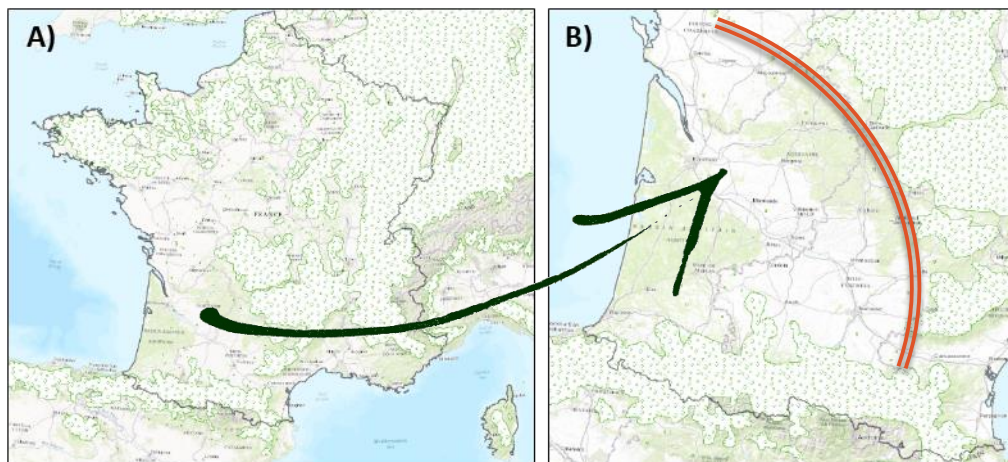


Figure 2 : Distribution du hêtre en France (A) et dans le sud-ouest (B)

Le hêtre est relativement absent sur le Bassin aquitain (figure 2-B), hormis dans quelques zones à conditions écologiques stationnelles particulières et à caractère marginal pour la région. On peut le retrouver en situation ripicole dans les gorges calcaires du Ciron (33) ou de la Douze à Roquefort (40) par exemple. Dans nos forêts, cette essence peut être une espèce dominante, co-dominante ou encore seulement présente lorsque l'on s'écarte de ces optimums écologiques, dans ce qu'on appellera « des peuplements à hêtre » (Rameau et al. 1989). De par sa faible présence, la dominance d'une espèce en

marge de distribution est alors souvent compliquée. Le hêtre est une essence mésophile qui serait une des essences forestières les plus touchées par le réchauffement climatique (Cheaib et al. 2012), de par un déficit hydrique estival (E Silva et al. 2010) et des températures hivernales (Seynave et al. 2008) trop douces, potentiellement néfastes pour la levée de dormance des fâines nécessitant une vernalisation. Il va potentiellement fortement régresser dans le futur, en particulier dans ces zones marginales du sud-ouest (Timbal et Ducouso, 2010), et étant donné son statut d'essence majeure, l'impact sur la composition de la forêt française serait potentiellement fort (E Silva 2010).

1.3.2. La vallée du Ciron

Parmi la dizaine de populations isolées enregistrées dans le Bassin aquitain, celle de la vallée du Ciron suscite un engouement majeur de la part des scientifiques. Elle se situe au sud de la Gironde (33), à l'extrémité des landes de Gascogne (figure 3).

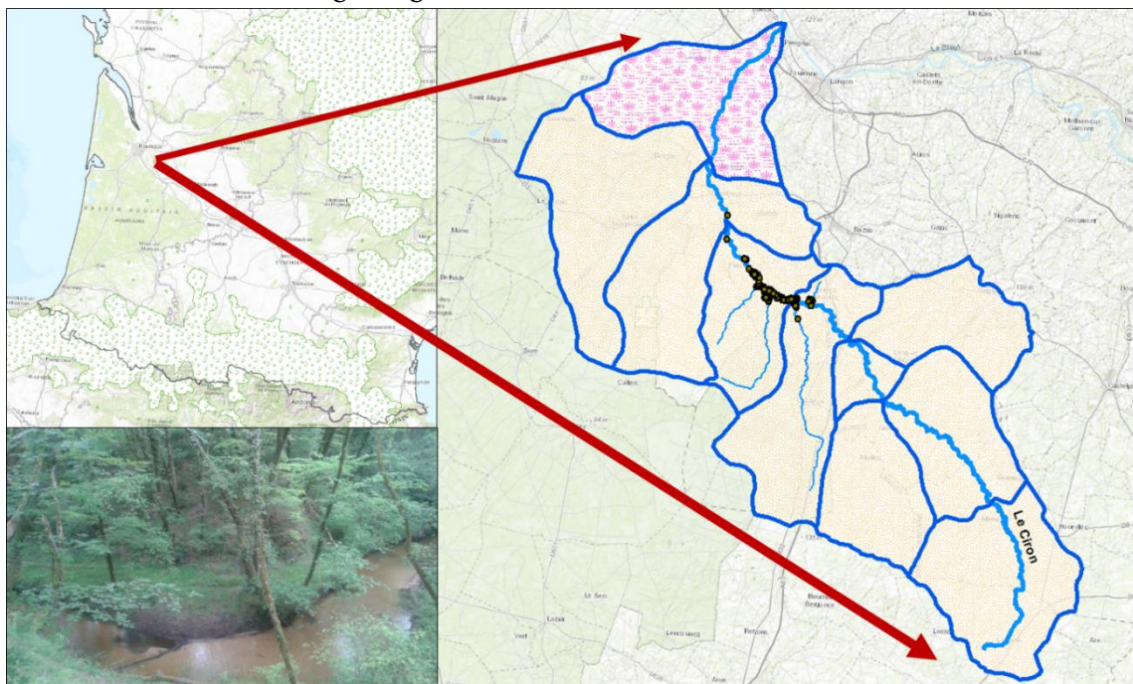


Figure 3 : Localisation du bassin versant de la vallée du Ciron (zone rose : terrasses alluviales du Sauternais, zone beige : plaine sableuse, points : localisation de la hêtraie au sein des gorges calcaires)

Le bassin versant du Ciron occupe une surface de 1311 km² et regroupe toutes les eaux qui se dirigent vers le Ciron. Le Ciron est un cours d'eau d'une longueur de presque 100 km prenant sa source dans les lagunes landaise à Lubbon. Il traverse rapidement le Lot-et-Garonne et parcourt la quasi-totalité de son chemin sur le département de la Gironde, pour se jeter dans la Garonne au niveau de Barsac. Le long de sa remontée, il traverse une multitude de paysages variés, allant de la plaine sableuse des Landes de Gascogne (secteur « plateau landais »), de la colline du Bazadais, des gorges du

Ciron (secteur « gorges »), et des terrasses alluviales de la Garonne (« secteur graves »). Connue pour sa biodiversité exceptionnelle, la vallée du Ciron est classée en site Natura 2000 (www.syndicatduciron.com). C'est au sein de ce paysage si particulier que persiste depuis des milliers d'années une hêtraie relictuelle. Des études récentes ont montré le caractère exceptionnel de cette population comme ressource génétique forestière et comme haut lieu de biodiversité (Timbal et Ducouso 2010, Guinberteau 2011). De même, une approche pédoanthracologique par l'étude de datation des charbons de bois (de Lafontaine et al. 2014) a permis de mettre en évidence que cette hêtraie persiste depuis au moins le dernier maximum glaciaire (~46 000 ans) et a donc déjà connue une oscillation glaciaire complète (Hampe et Jump, 2010).

Dans le Bassin aquitain, les populations marginales de hêtre comme celle de la vallée du Ciron croissent à proximité d'un cours d'eau. Effectivement, si on prend le cas de la vallée du Ciron, le hêtre n'est pas présent partout, on le trouve principalement en situation de ripisylve, ce qui est d'ailleurs assez rare vu son intolérance à l'hydromorphie (Rameau et al. 1989). De plus, il est principalement restreint au secteur des gorges calcaires, notamment en situation de canyon là où le Ciron s'encaisse fortement dans les roches calcaires. C'est très probablement ce genre de situations stationnelles particulières qui forment des zones refuges pour l'espèce dans la région. En effet, les zones riveraines qui sont des zones de transition entre les environnements terrestres et aquatiques ont un microclimat fortement influencé par le système aquatique, qui peut être d'autant plus modifié que l'hétérogénéité topographique et la couverture forestière sont grandes (Meleason et al. 2003, Chen et al. 1999). La topographie joue directement sur le rayonnement solaire et réduit les fortes températures. De même, en été, les pentes abruptes peuvent entraîner une accumulation d'air froid la nuit, et créer une inversion locale de la température (Rambo et North 2008) associé à l'influence du cours d'eau, qui refroidit directement la température de l'air et le déficit de pression de vapeur (VPD) (Rambo et North 2008). La compréhension du fonctionnement de ces sites particuliers et de leur rôle sur le maintien des espèces est un enjeu majeur pour les questions de conservation de la biodiversité et du rôle important que peuvent avoir les facteurs locaux sur le maintien des espèces face aux changements globaux, plus particulièrement en marge d'aire de répartition.

1.4. Objectifs et structure de la thèse

L'objectif de la thèse est de mieux comprendre le rôle des facteurs locaux dans la distribution et la persistance du hêtre et de ses communautés en marge de répartition. Une approche à l'échelle biogéographique permet de tester l'importance des facteurs bioclimatiques impliqués dans la distribution des espèces ou des communautés végétales. Une seconde approche, à l'échelle locale, permet de cibler les facteurs écologiques responsables du succès de régénération en marge de répartition. J'ai fait le choix personnel de ne pas faire une thèse sur articles mais de construire un manuscrit sous le format d'un rapport plus intégré. Chaque chapitre a donc une introduction et une discussion spécifique, c'est pourquoi l'introduction générale du manuscrit reste assez globale au niveau des processus qui seront détaillés au fur et à mesure.

Cette thèse interdisciplinaire est centrée sur l'étude des populations de hêtres et des communautés associées par des approches *in situ* et *ex situ* combinant écologie des communautés et physique de l'environnement. Elle s'articule en deux grandes parties : la première, à l'échelle des communautés, consiste en l'étude de la distribution du hêtre et de ses communautés associées en marge de répartition ; la seconde est centrée à l'échelle de l'espèce, et consiste en l'étude de la régénération du hêtre en marge d'aire de répartition (figure 4).

La première partie, centrée sur l'aspect distribution avec une approche *in situ*, est composée de trois chapitres :

- Le premier chapitre s'intéresse particulièrement aux aires de distribution des espèces. Après une recherche bibliographique sur les définitions, nous proposons un découpage des aires de distribution et notamment une clarification des notions de marges de répartition. Aussi, l'idée du chapitre est de proposer une méthode de cartographie basée sur des données réelles, et de délimiter le plus finement possible les différents compartiments de l'aire de distribution. Après avoir mis au point une carte de distribution du hêtre en France, nous analysons l'occupation du sol sur les zones de périphérie de l'aire.

- Le deuxième chapitre s'intéresse aux cortèges floristiques associées au hêtre en marge de répartition. Grâce à la distribution observée du hêtre en France et la délimitation des marges de distribution du hêtre, le but du chapitre est d'essayer de proposer un modèle théorique sur la composition floristique observée au sein des fragments à l'extérieur du cœur de l'aire de distribution. La question principale du chapitre est de savoir si, en limite géographique de l'aire de distribution d'une essence forestière cible et structurante d'un écosystème, le cortège floristique associé est également marginal d'un point de vue floristique et en situation de marginalité écologique. De même, l'intérêt du chapitre est d'analyser l'originalité du cortège floristique de la vallée du Ciron et de voir s'il reflète ou non une situation de niche écologique extrême.
- Le dernier chapitre de cette première partie vise à comprendre le rôle des facteurs locaux dans la persistance du hêtre dans la vallée du Ciron par un suivi microclimatique *in situ*. Existe-t-il un mésoclimat particulier dans la vallée du Ciron ? Est-il responsable de la persistance du hêtre ? Quelle est l'influence de la canopée forestière sur le microclimat et sur les communautés du sous-bois ?

La seconde partie de la thèse concernant la régénération est traitée avec approche expérimentale *in situ* et *ex situ*, elle est composée de deux chapitres :

- Le premier chapitre vise à comprendre l'effet du climat sur la germination et la croissance de plantules de hêtre soumises à différentes conditions climatiques et interactions biotiques par allélopathie. Le voisinage végétal peut-il moduler l'effet du climat aux premiers stades de régénération du hêtre ?
- Le dernier chapitre de la thèse s'intéresse au rôle du micro-environnement généré par la canopée forestière sur la germination, la survie et la croissance du hêtre. La canopée forestière a-t-elle une influence sur le phytoclimat et sur la régénération du hêtre ? Peut-elle permettre de compenser l'effet du climat global et de permettre la persistance du hêtre en marge d'aire de répartition ?

La présente thèse combine des approches d'écologie et de physique de l'environnement que nous détaillerons ci-après, afin de comprendre le rôle des facteurs locaux et du microclimat dans la persistance et la distribution des espèces en limite d'aire de distribution.

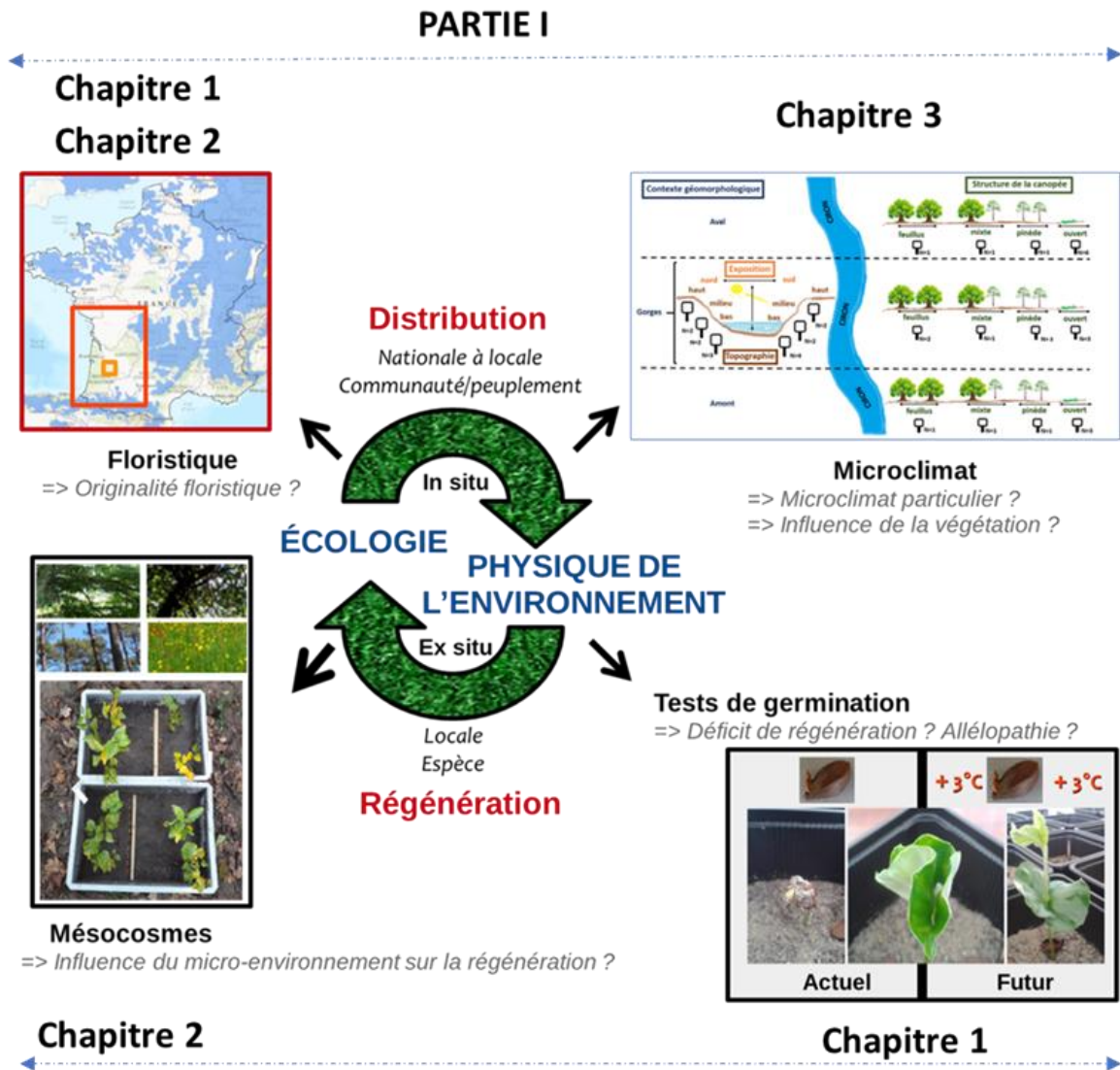


Figure 4 : Structure de la thèse

Partie I :

Distribution du hêtre et de ses communautés végétales associées en marge de répartition

- ✓ *Chapitre 1 : Cartes de distribution des espèces - bibliographie et méthodologie de cartographie des aires de distribution géographique (approche exploratoire)*
- ✓ *Chapitre 2 : Marginalité géographique, floristique et écologique du sous-bois en marge de répartition du hêtre (article en préparation)*
- ✓ *Chapitre 3 : Facteurs locaux responsables de la persistance des populations à hêtre en marge chaude de l'aire de distribution (cas de la vallée du Ciron)*

Chapitre 1 : Cartes de distribution des espèces - bibliographie et méthodologie de cartographie des aires de distribution géographique (approche exploratoire)

Dans ce premier chapitre, nous avons essayé de définir une méthodologie permettant de déterminer l'aire de distribution du hêtre en France. Ce travail a été effectué en partenariat avec l'Institut national de l'information géographique et forestière (IGN) qui nous a transmis les données de l'inventaire forestier national (IFN) afin de créer une carte de répartition se basant non pas sur un modèle d'enveloppe climatique mais sur des données réelles de présence de l'espèce. Avant de présenter cette méthodologie, nous avons réalisé un bref état des lieux de la bibliographie afin de faire un tour d'horizon rapide sur les définitions et le vocabulaire utilisé dans cette problématique. Qu'est-ce qu'une aire de distribution ? Comment est-elle découpée ? Comment les auteurs caractérisent-ils une marge de distribution ? Des questions fondamentales aux réponses peu précises dans la littérature. Suite à ce manque concret d'informations, nous avons proposé une nomenclature dans le but de pouvoir l'appliquer à notre système d'étude : *Fagus sylvatica*.

Ce chapitre vient en prémices de la suite de cette grande partie (chapitre 2) concernant la distribution du hêtre et de ses communautés végétales associées, car il était primordial de définir concrètement la localisation des marges de distribution du hêtre en France, notamment pour l'analyse des populations extérieures au cœur de l'aire de distribution souvent appelées « populations marginales ».

1.1. Recherche bibliographique et définitions

Face aux changements climatiques, beaucoup de chercheurs s'intéressent aux variations des aires de distribution. Néanmoins, un tour rapide de la bibliographie met en avant un manque de précision sur les définitions générales. Si on lance une requête sur Web of science sur les articles contenant dans le sujet les mots « marginality » ou « edge » ou « range limit » ou « range margin » ou « distribution range » en limitant aux domaines de l'écologie et des sciences environnementales, on obtient un nombre de 72 116 articles. Ce résultat montre tout l'intérêt du monde de la recherche sur cette thématique. Si on choisit de sélectionner uniquement les dix premiers articles triés selon le critère « pertinence », nous obtenons les articles suivants, classés dans le tableau I.

Tableau I : Synthèse des articles issus de la recherche bibliographique

Auteurs (année)	Titre	Termes	Définitions
Anderson <i>et al.</i> (2009)	<i>Dynamics of range margins for metapopulations under climate change</i>	range margin	NA
Lee-Yaw <i>et al.</i> (2018)	<i>Environmental marginality and geographic range limits: a case study with Arabidopsis lyrata ssp. Lyrata</i>	range limits	NA
Hampe & Petit (2005)	<i>Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters: Rear edges and climate change</i>	rear edge	NA
Coristine & Kerr, J. T (2015)	<i>Temperature-related geographical shifts among passerines: contrasting processes along poleward and equatorward range margins</i>	range margin	Aire de distribution
Renwick <i>et al.</i> (2016)	<i>Biotic disturbance facilitates range shift at the trailing but not the leading edge of lodgepole pine's altitudinal distribution</i>	trailing & leading edge	NA
Angert & Schemske (2005)	<i>The evolution of species' distributions: reciprocal transplants across the elevation of Mimulus cardinalis and Mimulus lewisii.</i>	species' distributions	NA
Seabrook <i>et al.</i> (2014)	<i>Determining range edges: habitat quality, climate or climate extremes?</i>	range edges	Aire de distribution
Chardon <i>et al.</i> (2015)	<i>Topographic, latitudinal and climatic distribution of Pinus coulteri: geographic range limits are not at the edge of the climate envelope</i>	geographic range limits.	NA
Vaupel & Matthies (2012)	<i>Abundance, reproduction, and seed predation of an alpine plant decrease from the center toward the range limit</i>	range limits	NA
Halbritter <i>et al.</i> (2015)	<i>Local adaptation at range edges: comparing elevation and latitudinal gradients</i>	range edges	NA

Sur ces 10 articles, uniquement deux donnent une définition de l'aire de distribution. Coristine et Kerr (2015) définissent l'aire de distribution d'une espèce comme « la niche occupée ou réalisée » de l'espèce et Seabrook *et al.* (2014) la définit comme « la partie occupée de l'aire géographique ou de l'aire de répartition dans laquelle les conditions conviennent à l'espèce pour survivre et se reproduire » selon l'article de Gaston (2009). Alors que les mots « limit », « edge » ou « margin » apparaissent dans le titre de neuf de ces articles, aucun ne donne de précision sur ce qu'il considère comme une marge de distribution : une marge de distribution est-elle considérée comme une ligne ?

Une bande ? Une limite entre une zone où l'espèce est abondante et une zone où l'espèce est plus rare ? Une limite absolue à partir de laquelle l'espèce n'est plus retrouvée ?

1.1.1. Éléments de biogéographie

Selon Lacoste et Salanon (2001), la biogéographie est définie comme l'étude de la répartition des organismes à la surface du globe et de la mise en évidence des causes qui régissent cette répartition. Science de synthèse par excellence, elle regroupe une multitude de disciplines telles que la botanique, la zoologie, la pédologie, la climatologie et l'écologie qui permettent de façon complémentaire de mettre en avant des lois fondamentales sur la distribution des organismes. Les espèces animales et végétales ne sont pas réparties uniformément à la surface du globe et chacune occupe une aire qui lui est propre. Plus précisément, une aire de distribution est une surface d'étendue variable, continue ou discontinue qui circonscrit l'ensemble des localités où des populations de l'espèce se rencontrent à l'état spontané.

L'étude de la distribution des organismes se fait aussi bien à l'échelle de l'espèce et donc de métapopulations (notamment pour l'étude à des aires de distribution de grandes essences forestières) qu'à l'échelle des communautés. Dans ces cas-là, on parle respectivement de chorologie et de synchorologie (rattaché à la biocénologie).

Toujours selon Lacoste et Salanon (2001), si l'on exclut tout impact humain, on peut classer les aires de distributions naturelles en quatre catégories principales :

- 1) cosmopolite si elle s'étend à l'ensemble de la surface du globe ;
- 2) circumterrestre si elle s'étend autour du globe tout en restant localisée entre des limites latitudinales précises ;
- 3) disjointe dans le cas d'aires discontinues et fragmentées. L'aire de distribution circonscrit un ensemble de localités plus ou moins dispersées et séparées par une distance trop importante pour qu'elle puisse être franchie par les moyens de dissémination propre au taxon ;
- 4) endémique si elle est strictement localisée à un territoire ou une région restreinte.

1.1.2. Terminologie et zonation des aires de distribution

Selon les auteurs, on distingue plusieurs zones dans ces aires de distribution même si la plupart se cantonnent à parler de « cœur » et de « marge » de distribution. Godsoe et al. (2017) définissent simplement la limite de distribution (« range limit ») comme étant la limite entre les zones où une espèce est présente et les zones où l'espèce est absente. D'autres auteurs comme Jump et al. (2009) ou Hampe et Petit (2005) décrivent les aires de distribution d'un point de vue dynamique, en se replaçant dans un contexte de changements climatiques. En se basant sur le déplacement des aires des distributions, ils identifient la marge avant où se situe le front de colonisation des populations qui vont coloniser de nouveaux emplacements, plus exactement l'avant de la distribution pendant une migration dans un contexte de changements climatiques. Ils distinguent aussi la marge arrière, ou marge basse comme la marge des basses latitudes des aires de répartition des espèces. Entre ces deux marges, ils caractérisent une zone de distribution continue qu'ils nomment « le cœur de l'aire de distribution ». Autour du cœur de l'aire de distribution, Jump et al. (2009) décrivent une zone périphérique qui regroupe les populations fragmentées relativement proches du cœur de l'aire de distribution ainsi d'une limite absolue de l'aire de distribution.

Gaston en 2009 explique que la plupart des espèces sont confinées dans des zones relativement petites et ont des limites géographiques au-delà desquelles elles ne sont pas trouvées. Ces limites peuvent être stables ou évoluer presque continuellement et de nombreux auteurs s'accordent à dire que les limites d'aire de répartition arrivent comme une conséquence des facteurs biotiques et abiotiques et de leurs interactions (Abeli et al. en 2014, d'après Sexton et al. en 2009). La répartition actuelle des organismes résulte d'une multitude de facteurs internes (capacité de propagation, amplitude écologique, potentiel évolutif) et externes (géographique, climatique, géologique, édaphique, biotique [y compris humain]) qui constituent des obstacles à l'expansion et qui entraînent des fluctuations permanentes. Un nouveau terme est ici important à préciser, l'aire potentielle d'une espèce, qui correspond à l'aire dont les caractères mésologiques permettent la survie et la reproduction d'une unité taxonomique (Da Lage et Métaillé 2000). Si l'on prend en considération la multitude de facteurs hors facteur climatique, entrant en jeu dans la distribution et la limitation des

espèces (notamment l'impact anthropique), il n'est pas difficile d'imaginer que l'aire réelle ou réalisée d'une espèce est très généralement bien inférieure à son aire potentielle. C'est effectivement ce qu'ont montré E Silva et al. (2012) en comparant les distributions potentielles et observées du hêtre en France.

1.1.3. Proposition de nomenclature

Après ce petit tour d'horizon bibliographique qui met assez facilement en avant un manque de précision lexical, nous avons décidé de proposer une nomenclature et de délimiter quatre compartiments caractérisant l'aire de distribution d'une espèce (figure 5).

- 1) Le **cœur de l'aire de distribution** : correspond à la partie principale, non fragmentée ou relativement peu fragmentée de l'aire de distribution, dans laquelle les populations sont relativement continues et se maintiennent sans difficulté, pouvant atteindre une taille, un recouvrement et une dominance importante dans l'espace géographique.
- 2) La **marge de l'aire de distribution** : constitue la limite géographique du cœur de l'aire de distribution de l'espèce. On distingue une **marge interne**, bande d'épaisseur variable où les populations font partie intégrante du cœur de l'aire, mais jouxtent la limite, et **une marge externe**, bande d'épaisseur variable où les populations sont très fragmentées et externes au cœur de l'aire de distribution.
- 3) La **périphérie de l'aire de distribution** correspond à une zone dans laquelle l'espèce est rare au sein de populations extrêmement fragmentées. On considère ici que la périphérie de l'aire de distribution peut héberger des petites populations qui sont alors très isolées et fortement menacées d'extinction. La périphérie est délimitée par la marge externe d'un côté et par la **limite absolue**, de l'autre côté qui constitue la limite géographique à partir de laquelle nous ne retrouvons plus aucune population de l'espèce dans l'espace géographique.
- 4) **Extérieur de l'aire de distribution** : zone où il n'y a plus la possibilité de trouver l'espèce.

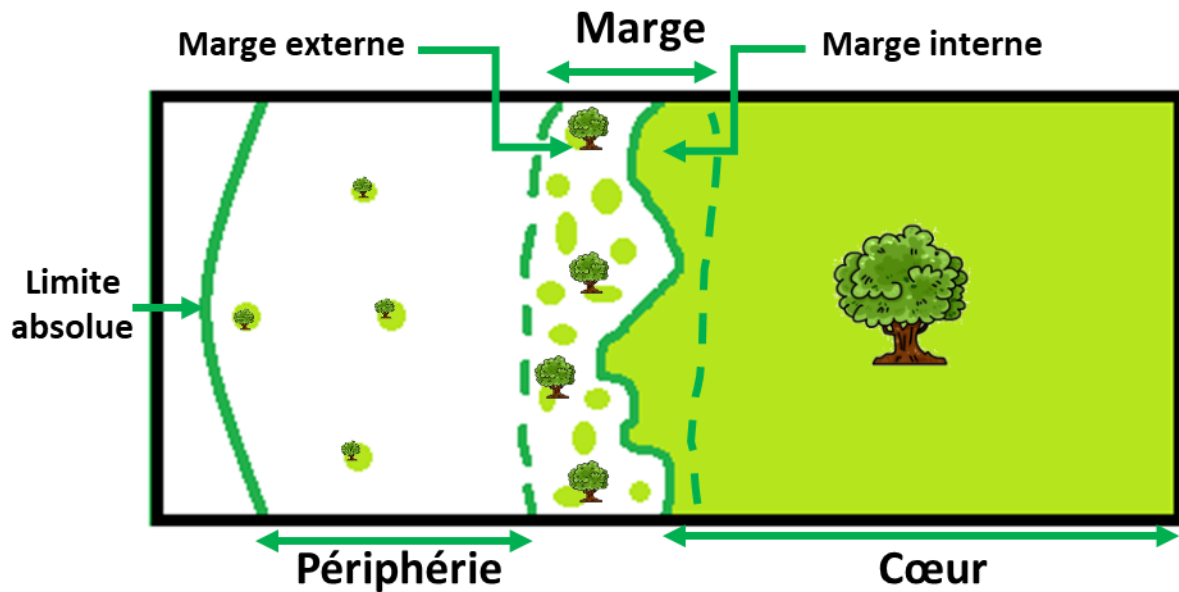


Figure 5 : Schéma de la zonation de l'aire de distribution

Si l'on repart de la définition de Gaston en 2009 et que l'on considère l'aire de distribution comme l'espace géographique occupé par une espèce ou une communauté d'espèces, il paraît assez facile de pouvoir représenter visuellement cette distribution, mais toute la difficulté consiste à tracer concrètement les limites de ces différentes zones.

1.2. La cartographie des aires de distribution

D'un point de vue appliqué à la biogéographie, la cartographie est un outil visuel important. Deux représentations concernant les aires de distribution sont possibles : on trace soit une enveloppe théorique regroupant l'ensemble des populations, soit une représentation plus détaillée consiste à quadriller le territoire en grilles et indiquer la présence de l'espèce qui sera alors localement visualisée.

1.2.1. Cartes historiques d'experts

Déjà bien avant les problématiques actuelles de changements globaux, les scientifiques s'intéressaient à la zonation de la végétation et à la cartographie des aires de distributions des espèces. Issues des connaissances de terrain et des caractéristiques biologiques et écologiques des espèces, des cartes empiriques générales sur dire d'experts ont été décrites, comme celle de Rol (1962) reprise par Roisin en 1969 (figure 6).

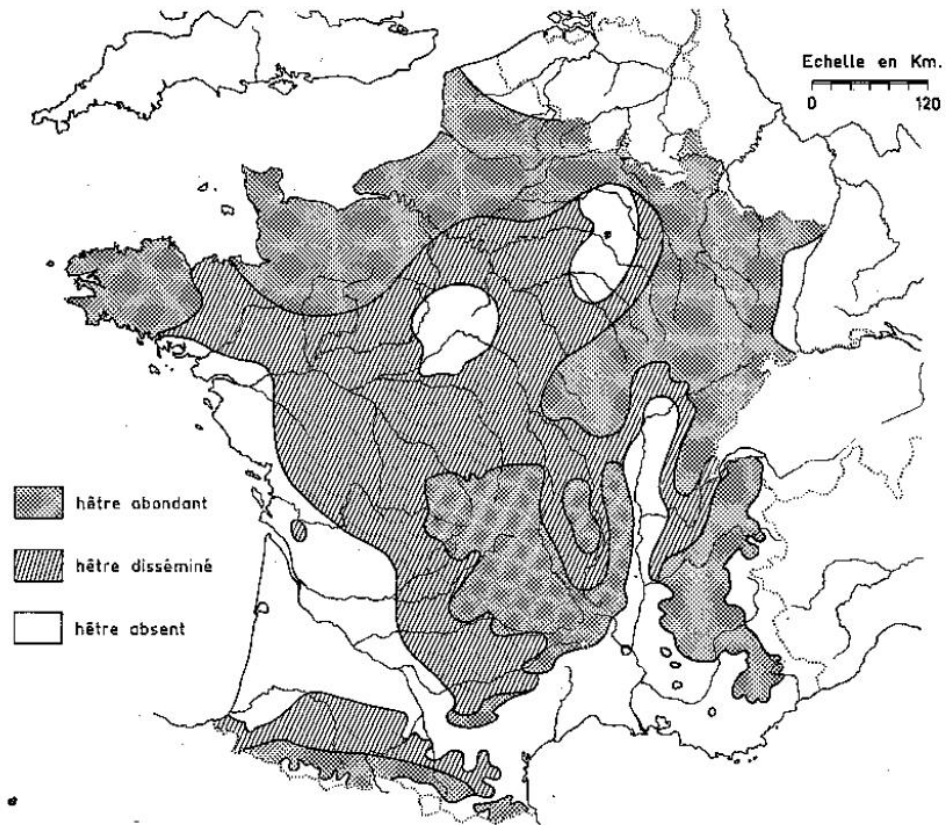


Figure 6 : Carte de distribution du hêtre selon Roisin (1969)

1.2.2. Cartes chorologiques actuelles

On trouve généralement assez facilement des cartes de distribution comme avec le « European forest genetic resources programme » (EUFORGEN) par exemple. Créé en 1994, il a pour objectif la conservation et l'utilisation durable des ressources génétiques forestières en Europe en tant que partie intégrante de la gestion durable des forêts (<http://www.euforgen.org>). Il met ainsi à disposition des cartes de distribution des grandes essences forestières sous forme de grandes enveloppes basées sur des données réelles de l'inventaire forestier national, par exemple la carte ci-dessous (figure 7).

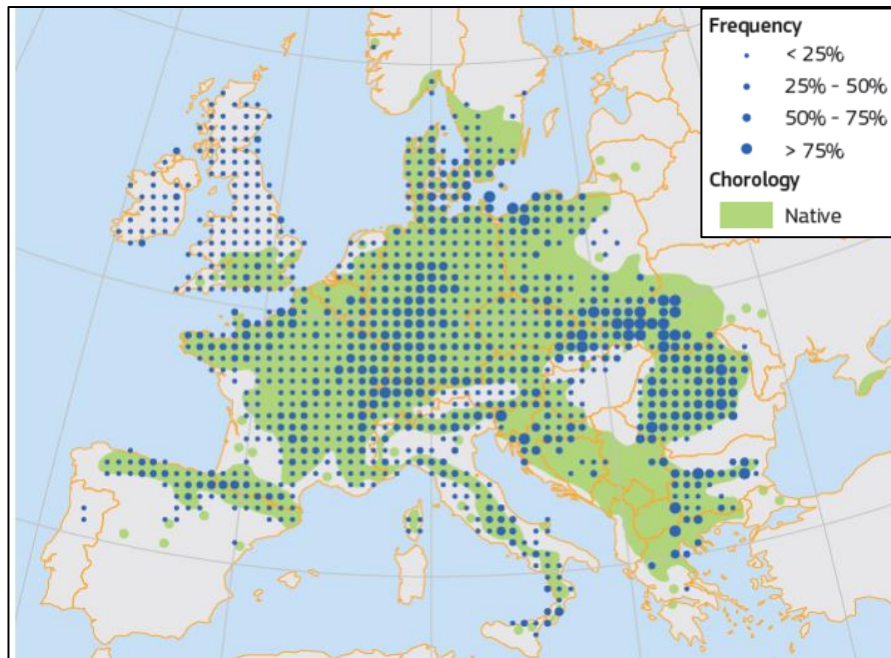


Figure 7 : Carte de distribution du hêtre selon EUFORGEN

Plus récemment encore, Caudullo et al. (2017) proposent des cartes chorologiques pour les principales espèces ligneuses (arbres et arbustes) européennes. Issues d'une compilation des données chorologiques depuis le 20^e siècle, les auteurs mettent à disposition des cartes de distributions visibles sur les logiciels SIG. Les cartes sont présentées sous forme de grands polygones continus et de points correspondant à des présences très ponctuelles de l'espèce (figure 8).

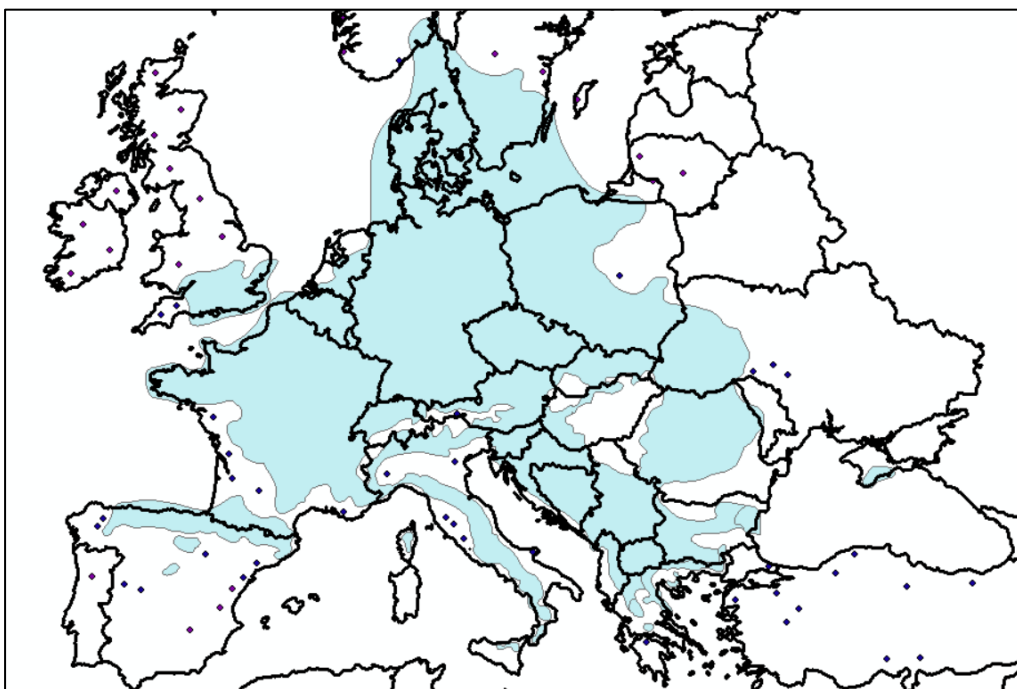


Figure 8 : Carte de distribution du hêtre selon Caudullo et al. (2017)

Ces cartes étant représentatives de la distribution générale des espèces à l'échelle européenne, elles ne sont pas précises et les informations de présence/absence ne doivent pas être considérées comme absolues en termes de géolocalisation (Caudullo et al. 2017). Même si elles sont utiles pour avoir une vision générale, ces cartes ne sont donc pas assez précises dans notre étude, notamment pour travailler à l'échelle locale.

1.2.3. Modélisations

Face aux variations des aires de distribution actuelles et futures en réponse aux changements globaux, de nombreuses cartes sont construites grâce au développement de la modélisation. Malheureusement, si l'on regarde le même type de cartes vues précédemment, mais issues de données modélisées, on peut également voir un manque de précision. Par exemple, si on prend l'étude de Cheaib et al. en 2012 par exemple, on se rend rapidement compte que suivant le modèle proposé, les différences de distribution potentielles du hêtre sont flagrantes (figure 9).

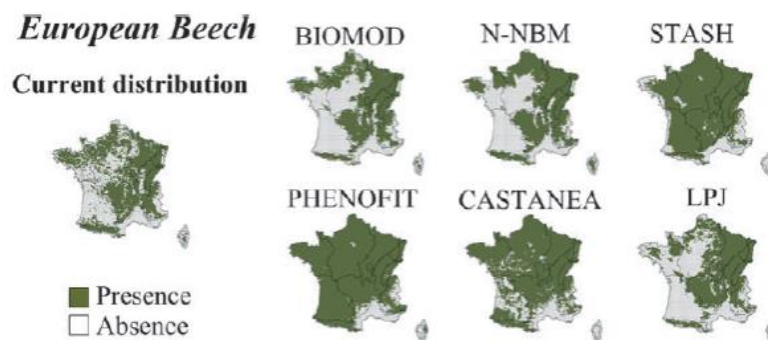


Figure 9 : Modèles de distribution du hêtre selon Cheaib et al. (2012)

Par exemple, le modèle le plus souvent utilisé en biogéographie est le modèle de niche c'est-à-dire un modèle d'enveloppe climatique. Ici appelés BIOMOD ou N-NBM, ils ne prennent pas en compte certains facteurs locaux comme les interactions biotiques, l'histoire des peuplements ou les pratiques sylvicoles, mais uniquement des variables climatiques générales. Si on les compare à la carte de distribution actuelle, on voit clairement une sous-estimation et une présence modélisée beaucoup moins importante, notamment dans la frange atlantique. Les autres modèles comme STASH ou PHENOFIT sont des modèles de croissance ou de processus prenant en compte des indices de températures et de sécheresse pour le premier et prenant en compte le succès de reproduction de

l'espèce comme une fonction de réponse au changement climatique sur les traits fonctionnels. Dans les deux cas, on peut voir clairement une présence modélisée beaucoup plus importante que la présence réelle. Enfin, le dernier modèle proposé dans l'article est le modèle LPJ basé sur les flux de carbone d'eau et d'énergie ainsi que la dynamique de changement de la végétation. Ce modèle ne tenant pas compte des interactions biotiques et de la perturbation des milieux, on remarque une plus faible présence modélisée que la présence réelle. Cheaib et al. (2012) illustrent que suivant les variables et paramètres pris en compte pour modéliser une carte de distribution, on obtient des représentations très différentes de la distribution potentielle, sans même prendre en compte les prévisions liées aux changements globaux. C'est face à ces incertitudes de modélisation que nous avons choisi de travailler sur des cartes de présence basées sur de l'observation réelle avec une maille relativement fine afin d'aller plus rigoureusement dans l'analyse de nos données.

1.3. Méthode de délimitation du cœur de l'aire de distribution

Si on veut l'appliquer à notre système d'étude, l'intérêt de cette précision est de pouvoir identifier plus finement certaines situations au sein de l'aire de distribution du hêtre, et notamment d'identifier des situations « limites », c'est-à-dire des sites que l'on considère hors du cœur de l'aire de distribution. L'intérêt de ce travail est donc de pouvoir identifier si ces sites sont plutôt en marge externe ou isolés en périphérie de l'aire de distribution.

1.3.1. Matériels et méthodes

Afin de créer notre carte de distribution du hêtre, nous avons tout d'abord quadrillé l'ensemble du territoire sur une maille de 10 km/10 km à l'aide du logiciel ArcGis (version 10.5.1). Cette maille correspond à la grille du rapportage de l'état de conservation des habitats et correspond généralement à la grille utilisée en France pour les programmes nationaux (Lacoste et Salanon 2001).

En partenariat avec l'Institut national de l'information géographique et forestière (IGN), nous avons téléchargé le nombre de points hêtre à l'intérieur de chaque maille. Ces points hêtre sont issus de l'inventaire forestier national (IFN) qui réalise un inventaire général dans un cercle de 25 m de rayon. Dans ce cercle de 25 m de rayon, le peuplement (recouvrement des strates...) et les caractéristiques écologiques du site (exposition, pente, topographie...) sont décrits. Ensuite, un inventaire floristique exhaustif et un inventaire pédologique (humus, texture...) sont réalisés dans un cercle de 15 m de rayon avec des relevés floristiques potentiellement réalisés tout au long de l'année, quelle que soit la saison. En conclusion, pour chaque maille de 10 km², nous obtenons un nombre entre 0 et 100 qui correspond au nombre de points de relevés de 1 km² contenant du hêtre.

Une fois la carte réalisée, nous repérons graphiquement les mailles selon leur densité en points de hêtre. Blanc pour les mailles ne contenant pas de hêtre, vert clair pour les mailles qui contiennent du hêtre dans un ou deux relevés, et vert foncé pour les mailles contenant du hêtre dans plus de deux relevés sur les 10 km². Ensuite, nous avons tracé manuellement les limites sud-est et sud-ouest de l'aire de distribution en reliant par le chemin le plus court les points de fréquence > 2 (vert foncé) qui n'étaient pas entourés d'au moins 4 mailles contenant du hêtre quelle que soit leur densité en hêtre (figure 10), ce qui représente de fait une situation de bordure d'aire de distribution. Les mailles de fréquence de présence de hêtre >2 entourées de 4 mailles ou plus contenant du hêtre sont considérées comme faisant partie du cœur de l'aire de distribution du hêtre (figure 10).

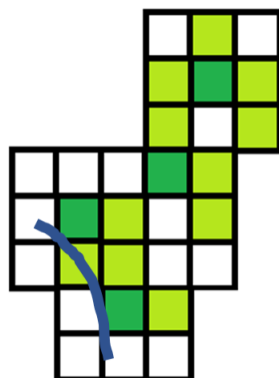


Figure 10 : Schéma explicatif/descriptif pour la connexion de deux mailles. Deux mailles foncées sont reliées par le chemin le plus court si elles ne sont pas entourées d'au moins 4 mailles colorées

En bordure d'aire de distribution, nous prenons comme points de départ le point le plus à l'ouest et le point plus à l'est et nous relient les points sélectionnés selon la méthode citée ci-dessus. Afin de faciliter le tracé des marges, nous commençons par repérer les points à relier puis en contourne les zones de forte présence en cas de longue distance à relier sans points intermédiaires.

1.3.2. Tracé de la limite du cœur de l'aire de distribution

Cette méthode nous permet de tracer les marges de répartition, plus exactement ici les marges comprenant marge interne et externe, c'est-à-dire la limite entre le cœur et la périphérie de l'aire de distribution. Deux limites principales sont tracées grâce à cette méthode, aboutissant à la détermination de la périphérie sud-est et la périphérie sud-ouest d'aire de répartition du hêtre (figure 11). Alors que la limite au sud-est est plutôt facile à déterminer et pourrait presque s'apparenter à une limite absolue, la limite du côté sud-ouest/façade atlantique est plus difficile du fait de la plus forte fragmentation et de l'isolement des populations.

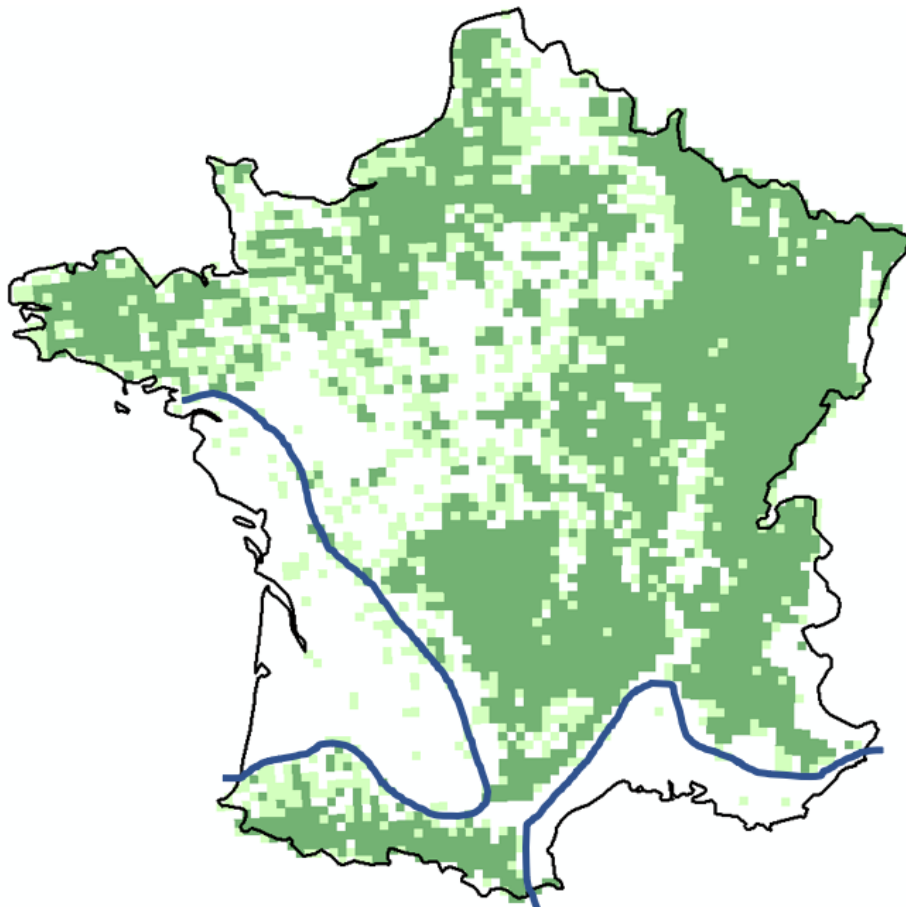


Figure 11 : Tracé de la limite du cœur de l'aire de distribution

1.4. Identification de l'occupation du sol en périphérie de l'aire de distribution

1.4.1. Matériels et méthodes

Afin de nous aider à analyser les zones de périphérie de l'aire de distribution, nous réalisons également des cartes de distribution du hêtre additionnées de quatre situations d'occupation biophysique des sols. Pour cela, nous rajoutons sur notre carte des données issues de la base de données européenne Corine Land Cover. Cette base de données permet d'avoir une idée assez simple de l'occupation des sols selon quatre grands niveaux : zones urbanisées, territoires agricoles, forêt et milieux semi-naturels et zones humides. Parmi ces grandes catégories, nous avons retenu plusieurs sous-catégories : Zones urbanisées comprenant le tissu urbain continu et discontinu, Vignobles et Oliveraies, Forêts de feuillus et Forêts mélangées ainsi que Forêts de conifères.

D'une échelle au 1/100 000 elle permet d'avoir une première vision, mais ne permet pas d'aller à une échelle géographique fine. Les données utilisées sont les données issues de la version 2012.

1.4.2. Résultats

Les données Corine land cover permettent de visualiser le type de recouvrement des terres dans les zones de périphérie de l'aire de distribution du hêtre (figure 12). Premièrement, dans la partie nord de la périphérie sud-ouest, le territoire est assez urbanisé (figure 12-C), on retrouve très peu de couvertures forestières (figures 12 -A et B) et de vignobles (figure 12-D). Dans la partie sud, le tissu urbain est bien moins développé (hormis autour de la métropole bordelaise), mais on peut voir une surface boisée importante. Hors hêtre, et sans surprise, le plateau landais est recouvert par une forêt de conifères de pin maritime. On voit également quelques zones de feuillus plus vers le centre du pays ainsi qu'une forte présence de vignoble, notamment entre la Charente et la Charente-Maritime et dans la partie nord/nord-est de la Gironde. De même, dans la périphérie sud-est de l'aire de distribution, on remarque une forte présence de vignoble sur tout le pourtour méditerranéen depuis les Pyrénées orientales jusqu'au Var, avec une urbanisation conséquente et une couverture forestière faible en conifères et plus riche en feuillus et forêts mélangées très à l'est.

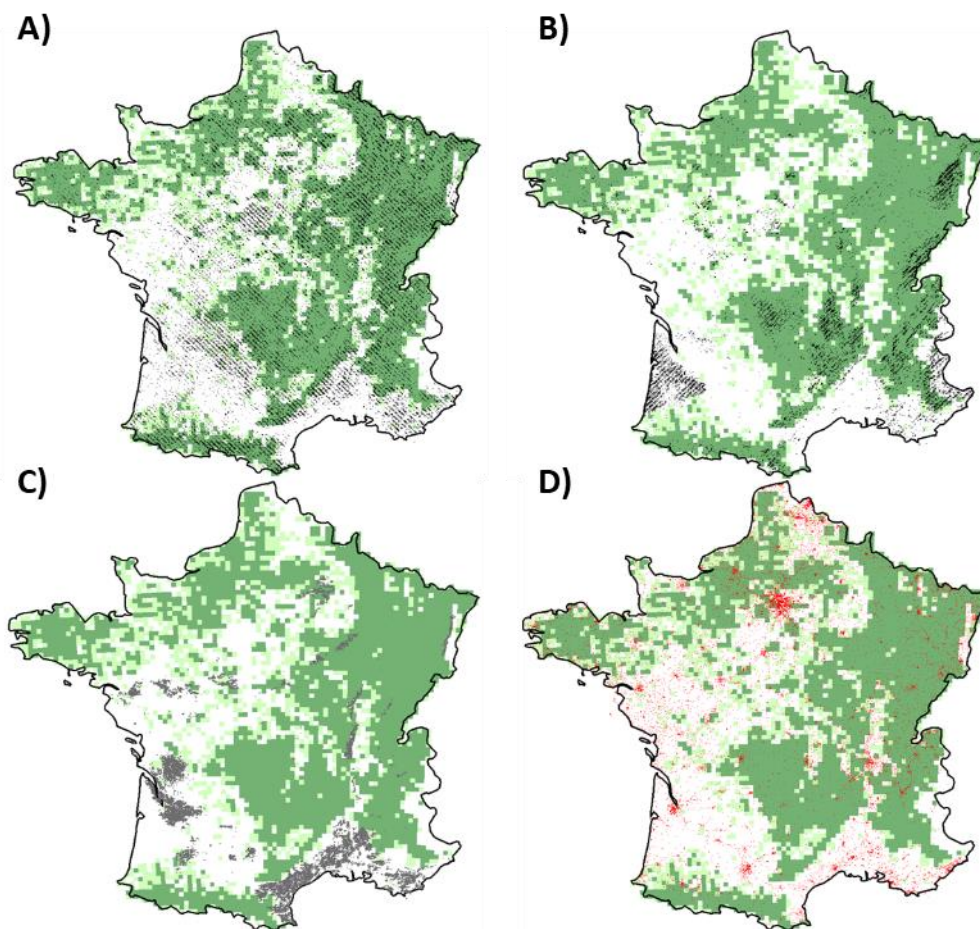


Figure 12 : Cartes de l'occupation du sol (forêts feuillues et mélangées (A) ; forêts de conifères (B), vignobles et oliveraies (C) et tissus urbains (D))

1.5. Discussion générale

1.5.1. Limites biogéographiques

D'un point de vue biogéographique, si l'on compare à des limites déjà tracées dans la bibliographie, on peut voir que les limites tracées correspondent assez bien à la délimitation du secteur thermoatlantique et du domaine méditerranéen décrits par Ozenda en 1994. D'un point de vue général, ce dernier indique que les hêtraies manquent dans les domaines boréal, sarmatique et steppique et n'occupent que des surfaces modestes dans les domaines atlantiques et le domaine méditerranéen. Le secteur thermoatlantique s'étend du littoral charentais jusqu'au nord du Portugal, en occupant un vaste triangle dans le sud-ouest. On trouve principalement des chênaies mixtes au niveau du Bassin aquitain (*Q. robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*) et du pin maritime sur le massif landais accompagné principalement par du chêne tauzin et du chêne pédonculé. Plus au sud, on retrouve des chênaies béarnaises à chêne tauzin et les chênaies-frênaies basques. Le domaine méditerranéen est

quant à lui bordé par des montagnes d'un côté et par la mer de l'autre côté sur une distance très limitée. La végétation de montagne occupe donc une grande place dans l'étude de ce domaine. Ce domaine est caractérisé par une sécheresse estivale liée à une forte évaporation et une saison des pluies limitée à la saison froide. On retrouve le hêtre uniquement dans la zone de montagne, à l'étage supra méditerranéen sous les étages subalpins et alpins, lorsque le climat est plus frais et plus humide que dans les plaines. En France, on observe le hêtre dans l'ensemble des massifs montagnards à l'exception des Alpes internes, probablement trop froides et sèches pour son développement. Pour Fotelli et al. (2009), le hêtre se limite aux zones montagneuses dans le sud-ouest en raison des conditions xériques de la région. Dans le sud-ouest de la France, c'est également dans les pyrennées que l'on retrouve le hêtre ; c'est pour cela qu'une grande partie de sa limite chaude se situe relativement au nord de France (Seynave et al. 2008). Si l'on regarde la carte de Roisin en 1969 (figure 13-A), ce dernier a également tracé des limites de distribution du hêtre correspondant assez bien à ce que nous observons avec notre méthode. Dans ce livre, l'auteur indique que sa raréfaction progressive et sa disparition totale dans le centre et l'ouest de la France sont liées à des raisons climatiques. Des hivers doux et des étés chauds et secs limitent l'abondance et la propagation du hêtre. C'est pour les mêmes raisons qu'on ne le retrouve qu'en montagne dans la région méditerranéenne. Il est aussi intéressant de noter que le sol peut compenser dans certaines situations les limites climatiques lorsqu'il retient l'eau ou qu'il est irrigué, mais il peut aussi dans le cas contraire suivant sa composition, accentuer les limites comme les sédiments sableux aquitains par exemple (Roisin 1969).

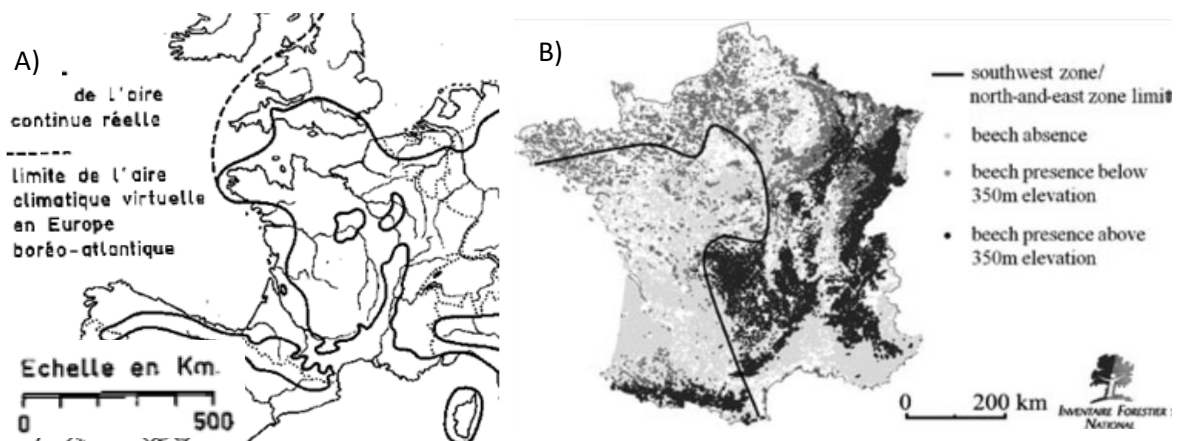


Figure 13 : Limites de l'aire de distribution du hêtre selon Roisin 1969 (A) et E Silva et al. 2012 (B)

E Silva et al. (2012) délimitent deux zones dans la distribution du hêtre (figure 13-B), la première qu'ils appellent la zone nord et est et la zone sud-ouest qui est la limite de distribution du hêtre en plaine en raison des contraintes climatiques de la région. On peut voir que d'après leur carte, également réalisée à l'aide des données de l'inventaire forestier national, la limite sud-ouest est plus importante que la nôtre. Effectivement, la partie de plus faible présence de hêtre dans le nord dans les régions des Pays de la Loire et à l'ouest de la région Centre-Val de Loire fait partie de la délimitation de leur marge sud-ouest. Dans notre cas, au vu de la présence du hêtre dans nos mailles, cette partie-là a été exclue de la périphérie, mais pourrait au vu de la dispersion des populations faire partie, suivant notre nomenclature, de la marge externe de l'aire de distribution. De façon générale on peut voir que suivant les méthodes anciennes ou actuelles, les cartes de distribution sont relativement semblables et comparables. Néanmoins, toute la difficulté demeure au niveau des zones où le hêtre est disséminé par exemple au niveau des Pays de la Loire. Certains auteurs vont alors considérer que ses zones de plus faible présence sont en marge externe ou en périphérie alors que d'autres vont considérer cette zone comme étant au cœur de l'aire de distribution. On peut émettre ici l'hypothèse que ces zones ne sont majoritairement pas limitées par des contraintes climatiques, mais plutôt par des facteurs anthropiques (tissus urbains, pratique sylvicole, etc.) qui limitent la présence du hêtre. Tout l'intérêt est donc de définir si ces zones de potentialité de présence sont à considérer comme faisant partie du cœur ou en marge externe de l'aire de distribution. Dans notre cas, étant donné qu'aucune raison climatique apparente explique cette dissémination, nous considérons que ces zones sont à intégrer au cœur de l'aire de distribution.

1.5.2. Méthodologie

D'un point de vue méthodologique, plusieurs choses sont à noter. Premièrement, même s'il est évident que travailler sur des données réelles de présence est plus précis que de travailler sur des données de modélisation, l'utilisation des données de l'IFN a ses limites. Effectivement, les relevés sont réalisés toute l'année, aussi bien en été qu'en hiver, pouvant sous-estimer la présence des individus, notamment des petits individus malgré des bourgeons assez facilement reconnaissables. Aussi, même si l'échantillonnage est bien quadrillé, on sous-estime forcément la présence du hêtre du fait d'un

sous-échantillonnage. Dans les zones de périphérie notamment, il n'est pas rare de trouver des individus seuls et isolés, hors milieux forestiers qui peuvent donc ne pas être pris en compte. Initialement, après des discussions avec l'IGN, il était prévu de développer un algorithme mathématique capable de tracer l'aire de distribution sur la base des huit mailles voisines afin de pouvoir lisser la carte de distribution. Si une maille blanche était entourée d'au moins quatre mailles contenant du hêtre, le logiciel remplissait automatiquement la maille en vert en considérant que c'était une sous-estimation de la présence de hêtre dans cette maille. Cet algorithme n'ayant pas été développé avant la fin de ce manuscrit, nous avons décidé de tracer manuellement les limites de l'aire de distribution en gardant le même principe des mailles voisines. Lorsque l'algorithme sera au point, nous retracerons les marges afin de comparer ou d'ajuster encore plus ces situations limites.

Aussi, il est important de rappeler que nous pouvons observer dans la bibliographie des cartes anciennes de distribution des espèces ou des grands domaines biogéographiques. Néanmoins, ces cartes historiques ont été tracées en fonction des dires d'experts et de l'appréciation des auteurs basée sur leurs connaissances théoriques et de terrain plus que *via* des méthodes mathématiques précises. Il est donc important de garder en mémoire que les cartes historiques restent plus ou moins subjectives et imprécises à l'échelle locale, mais qu'elles restent tout de même très utiles pour comparer aux études actuelles.

Ce chapitre nous a permis ici de définir une zonation de l'aire de distribution des espèces (cœur, marge interne, marge externe, périphérie et limite absolue) ainsi que de tracer de façon empirique une représentation assez précise de l'aire de distribution de *Fagus sylvatica*. Néanmoins, avec cette méthode et sans l'algorithme que nous essayons de développer avec l'IGN, nous ne pouvons pas réellement tracer les limites entre ce que nous considérons comme la marge interne et la marge externe.

Chapitre 2 : Marginalité géographique, floristique et écologique du sous-bois en marge de répartition du hêtre (article en préparation)

2.1. Introduction

L'effet du changement climatique sur la flore est souvent déterminé par l'étude de la variation des aires de répartition géographique des espèces (Lenoir et al. 2008). La mise en correspondance de la distribution des espèces et des variables climatiques associées permet de construire des modèles d'enveloppes climatiques basés sur la niche réalisée des espèces. La majorité des modèles ne prend en compte que les variables climatiques alors que d'autres variables, comme celles liées au sol pour la détermination des zones favorables, sont souvent exclues, malgré leur l'importance connue dans la composition des forêts (Piedallu et al. 2009 ; Bertrand et al. 2012). Cheaib et al. (2012) ont comparé huit modèles différents, allant du modèle de niche à des modèles basés sur les processus tels que la survie, le succès reproducteur, les flux d'eau et d'énergie ou la croissance. Ils ont montré que les estimations des distributions actuelles et futures varient fortement selon les modèles. Les modèles basés sur les processus prédisent une présence actuelle et future plus importante. Cependant, ils ne prennent en compte qu'un nombre limité de mécanismes contrôlant la niche potentielle et peuvent alors surestimer ou sous-estimer les distributions.

Le mouvement des aires de distribution des espèces en réponse aux changements climatiques dépend aussi bien des populations de marge haute que de marge basse. En effet, le résultat de la migration d'une aire de distribution résulte de, à la fois des capacités des populations du front avant à coloniser de nouveaux territoires, que des populations de marge arrière à résister aux changements environnementaux et à persister dans un environnement abiotique de plus en plus hostile.

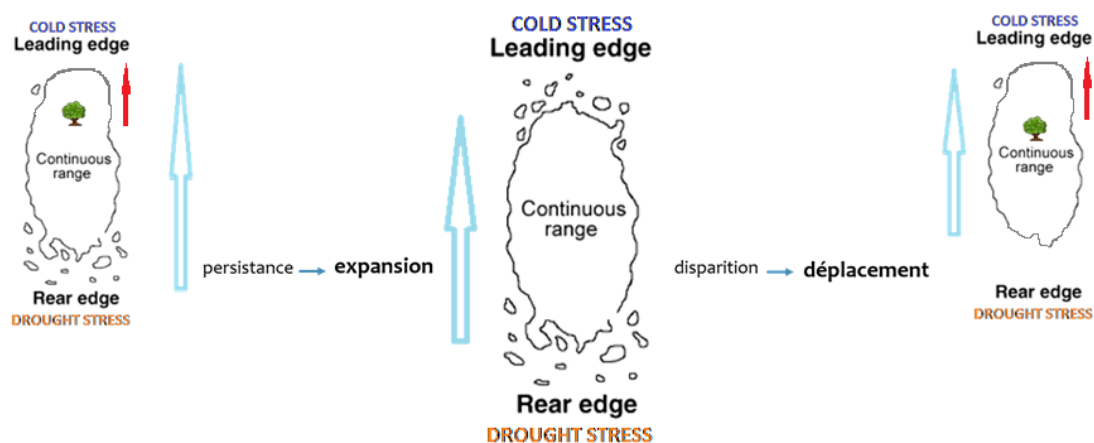


Figure 14 : Schéma des différents mouvements des aires de distribution des espèces

À la marge arrière, les populations peuvent complètement disparaître, provoquant un déplacement latitudinal ; ou bien peut en persister une fraction. On parle alors de marge stable qui va entraîner une expansion de l'aire de distribution (figure 14). Cette persistance serait possible non pas grâce aux facteurs climatiques, mais grâce à une hétérogénéité topographique (entre autres) qui procure des conditions climatiques locales favorables et une plus grande diversité de niches climatiques (Hampe et Petit 2005). On parle alors souvent de « populations marginales » ou « populations isolées » pour des populations de périphérie, isolées du cœur dans un environnement défavorable, et qui constituent la limite de l'aire de distribution (figure 15).

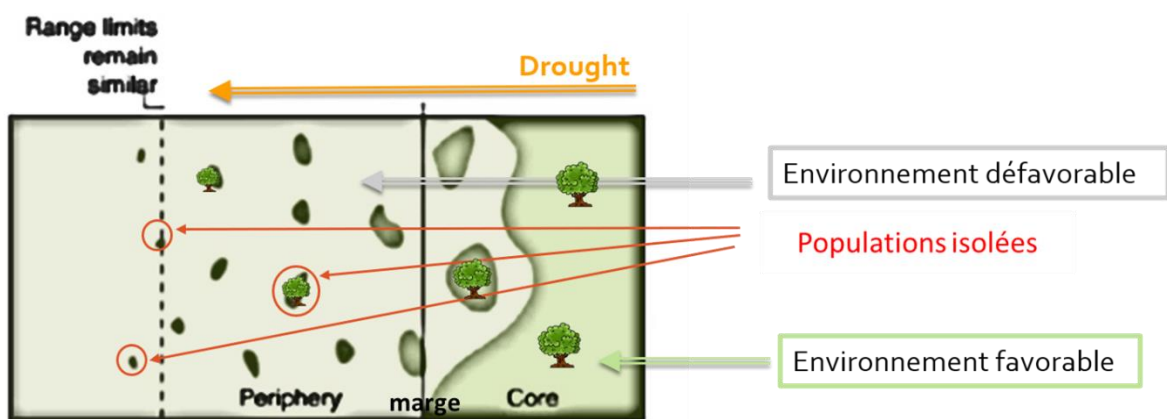


Figure 15 : Représentation d'une population isolée en périphérie de l'aire de distribution

Dans l'étude des marges d'aire de répartition, il est intéressant de distinguer différents types de marginalité et notamment de distinguer une situation de marginalité géographique d'une situation de marginalité écologique pour une population donnée. Une marginalité géographique correspond à une population en position géographique limite, en bordure de l'aire de distribution naturelle de l'espèce alors qu'une marginalité écologique correspond à une population évoluant dans un contexte écologique différent de ses conditions optimales (Abeli et al. 2014).

Dans le premier cas, la marginalité apparaît à cause de barrières de dispersion, alors qu'elle serait liée à une hétérogénéité des ressources dans le second cas (figure 16). En marge de répartition géographique, les populations sont donc souvent moins nombreuses, moins diversifiées et de petites tailles, entraînant une diminution de leur viabilité. En situation de marginalité écologique, l'hétérogénéité des ressources peut engendrer une forte compétition entraînant une diminution de la reproduction comme la production de graines ou de pollen et une diminution de la taille des

individus par exemple. De ce fait, une situation de marginalité écologique engendre également une diminution de la viabilité des populations. Il est intéressant de noter qu'en position limite, notamment liée à une fragmentation des milieux, les populations géographiquement marginales sont souvent écologiquement marginales.

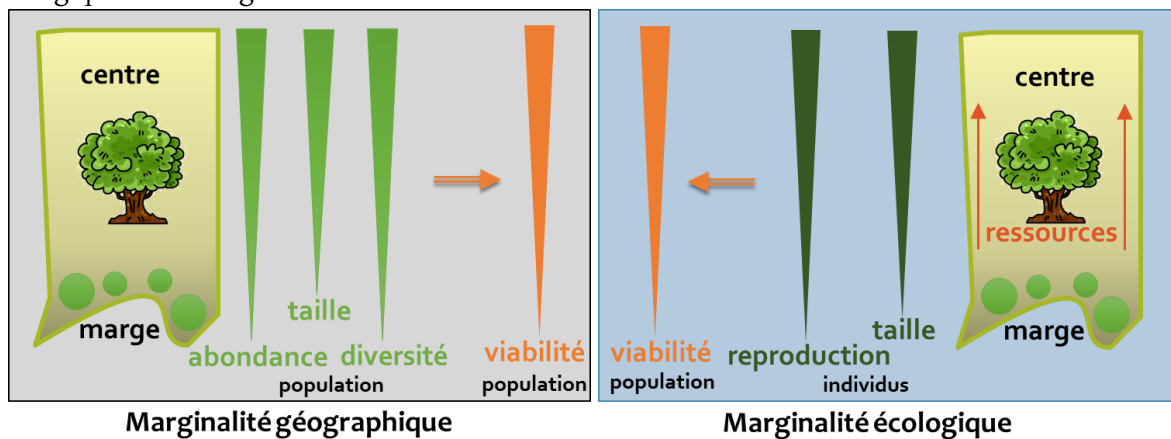


Figure 16 : Schéma descriptif des marginalités géographiques et écologiques selon Abeli et al. (2014)

Néanmoins, il est important de rappeler que la facilitation peut également jouer un rôle important en situation limite (Hampe et Petit 2005), en améliorant les ressources et l'habitat, et donc augmenter la niche réalisée des espèces. Ceci est d'autant plus important que la facilitation augmente avec les contraintes climatiques (Bruno et al. 2003).

L'objectif de ce chapitre est d'étudier les assemblages d'espèces de sous-bois en limite d'aire de distribution du hêtre (*Fagus sylvatica*), essence forestière remarquable. Comme le hêtre est une espèce de forêt mature pouvant être dominante, il contribue fortement à la structuration du paysage. L'étude du sous-bois associé est donc un indicateur de sa réponse à l'environnement et l'échelle de la communauté est une échelle pertinente pour cette étude.

En effet, la réponse de la végétation aux changements atmosphériques, qu'ils soient d'ordre climatiques ou qu'ils concernent les dépôts azotés atmosphériques, est communauté-dépendante. Ainsi, Gaudnik et al. (2011) ont distingué cinq types de communautés prairiales en Europe atlantique correspondant au même ensemble de végétation du *Violion caninae*. Chaque type de communauté présente une modalité de réponse différente en fonction du paramètre climatique ou du type de dépôt d'azote atmosphérique pris en compte. L'échelle de la communauté est donc importante à considérer, d'autant plus que dans la pratique les associations végétales représentent des habitats, qui peuvent faire l'objet de mesures de gestion conservatoire lorsqu'ils sont d'intérêt patrimonial. La

reconnaissance, le classement et l'étude écologique des groupements végétaux a été largement développé en phytosociologie. Celle-ci se base sur des inventaires floristiques mettant en évidence des espèces caractéristiques ayant un rôle bio-indicateur. Les relevés sont effectués en appliquant une méthodologie standardisée, l'abondance relative des espèces dans les assemblages étant évaluée par l'utilisation de coefficients d'abondance-dominance (CAD) de Braun-Blanquet. Partant du principe que la flore d'un milieu reflète les conditions micro, méso et macro-climatiques, la phytosociologie permet de comprendre les liens fonctionnels entre les communautés d'espèces et le milieu naturel (Guinochet 1955).

E Silva (2012) a comparé dans une de ses études la présence potentielle du hêtre en plaine par deux modèles bien différents, un modèle climatique et un modèle basé sur la flore associée issu des données de l'inventaire national forestier (figure 17).

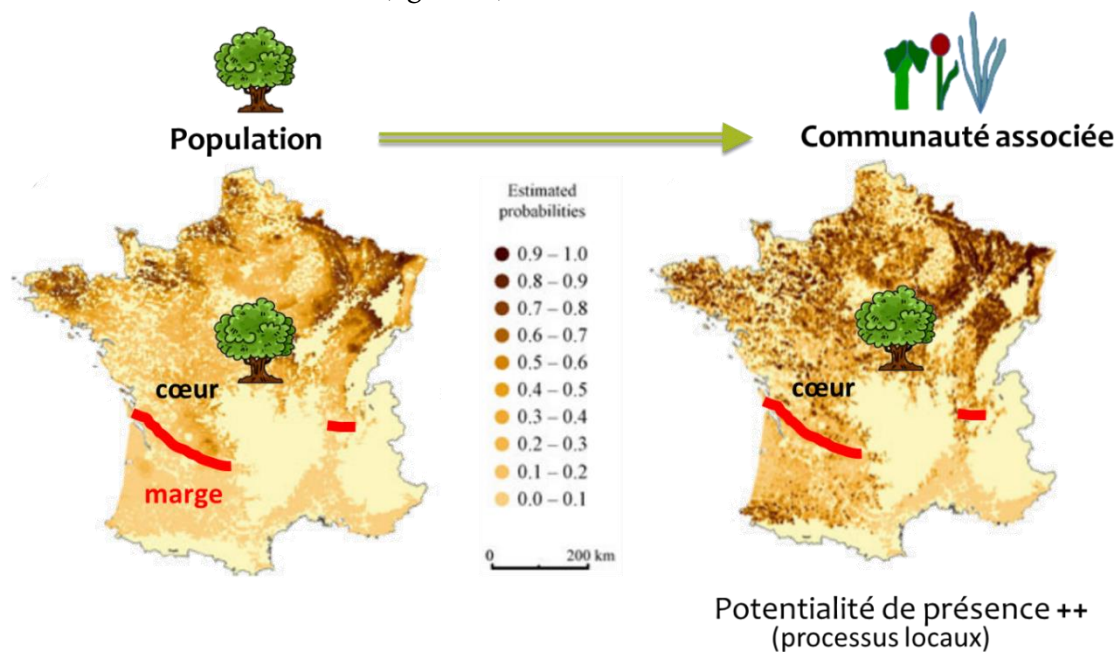


Figure 17 : Cartes de distribution du hêtre selon un modèle de niche et un modèle de communautés associées selon E Silva et al. (2012)

Les résultats montrent que la prise en compte de la flore dans le modèle de distribution améliore la qualité prédictive et donc la présence potentielle de l'essence, ceci notamment dans sa limite sud-ouest de distribution, remettant un peu en cause les notions de marginalité géographique et écologique. Ce résultat peut s'expliquer par le fait que la présence du hêtre et de ses communautés dépend de l'environnement abiotique mais aussi de la perturbation anthropique. La prise en compte de la flore permet d'aborder et de considérer des processus plus fins comme la lithologie et la

topographie qui sont des facteurs locaux indispensables à la présence d'une espèce. Dépendant des facteurs globaux, ils peuvent permettre d'améliorer la présence des espèces, particulièrement en marge chaude de distribution où les conditions globales thermiques et hydriques sont défavorables. Lorsque nous sommes en condition de fragmentation de l'aire de distribution d'une essence forestière et qu'on essaie de relier ces différents types de marginalités, cinq cas de figures nous semble possibles. Nous proposons donc ici un modèle théorique (figure 18).

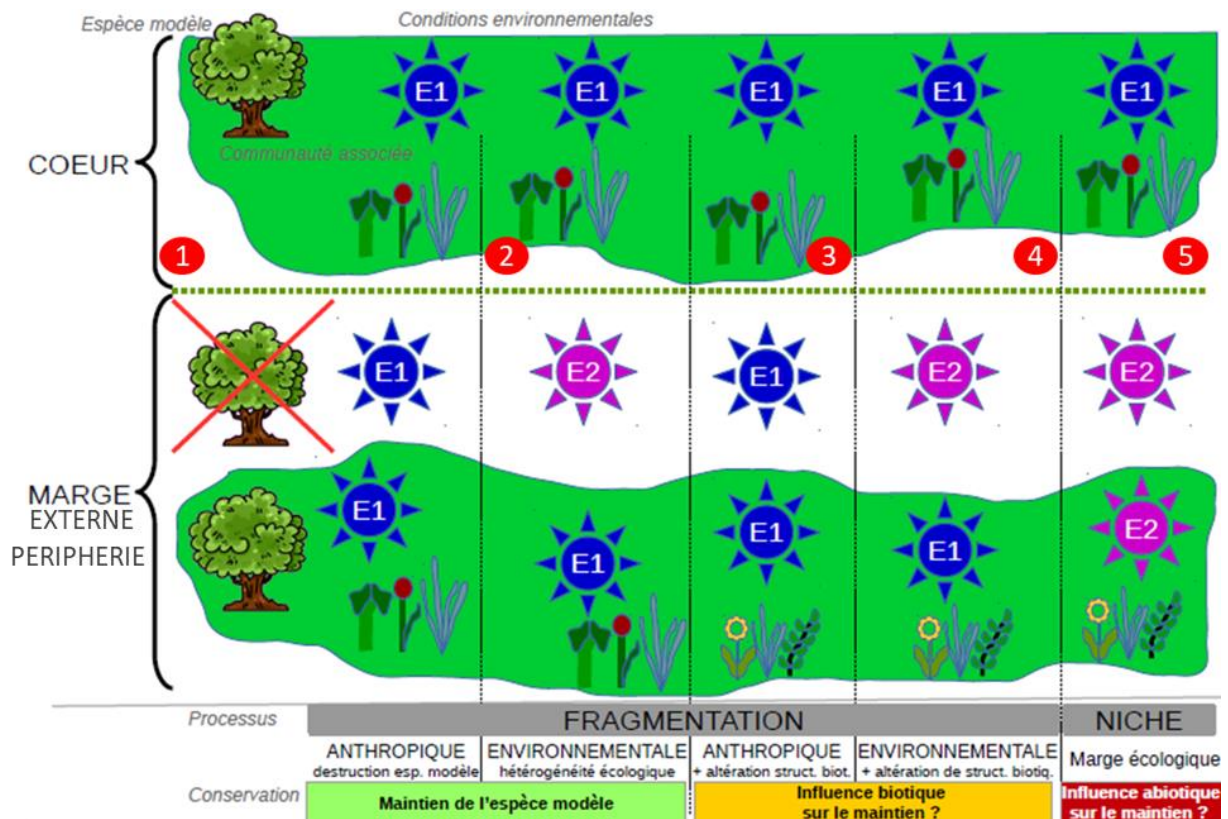


Figure 18 : Proposition de schéma théorique sur les marginalités géographiques, floristiques et écologiques entre le cœur et la marge d'aire de répartition

- 1) Le cortège floristique et l'environnement sont identiques du cœur de l'aire jusqu'à la marge de distribution. La fragmentation de l'aire de distribution est donc liée à une fragmentation anthropique due à une destruction de l'espèce modèle dans le milieu « interstitiel » (par exemple la sylviculture). Il n'y aura donc pas de problème de conservation de l'espèce cible dans la population marginale.

Marginalité géographique ≠ marginalité floristique ≠ marginalité écologique

- 2) Le cortège floristique et l'environnement sont identiques entre le cœur et la marge de répartition, mais l'environnement du milieu « interstitiel » est défavorable (E2). La fragmentation de l'aire de distribution est donc liée à une fragmentation environnementale due à une hétérogénéité écologique. Il n'y aura donc pas de problème de conservation de l'espèce cible.

Marginalité géographique ≠ marginalité floristique ≠ marginalité écologique

- 3) L'environnement est identique du cœur jusqu'à la marge mais le cortège floristique associé est différent. La fragmentation de l'aire de distribution est donc liée à une fragmentation anthropique à laquelle s'ajoute une altération de la structure biotique due à l'isolement du fragment. Il n'y aura donc pas de problème de conservation de l'espèce cible.

Marginalité géographique = marginalité floristique ≠ marginalité écologique

- 4) Le cortège floristique est différent entre le cœur et la marge de répartition. Aussi, l'environnement est identique entre le cœur et le fragment mais il est défavorable dans le milieu « interstitiel ». La fragmentation de l'aire de distribution est donc liée à une fragmentation environnementale à laquelle s'ajoute une altération de la structure biotique due à l'isolement du fragment.

Marginalité géographique = marginalité floristique ≠ marginalité écologique

- 5) Le cortège floristique est différent entre le cœur de l'aire et la marge de l'aire de répartition. Aussi, l'environnement est défavorable aussi bien dans le milieu interstitiel qu'au sein de la population marginale. Nous sommes ici en situation de marge écologique pour l'espèce cible et son sous-bois.

Marginalité géographique = marginalité floristique = marginalité écologique

Ainsi, l'objectif de l'étude est d'essayer de relier les trois types de marginalités : géographique, floristique et écologique. En limite géographique d'une même espèce forestière fondatrice et structurante d'un écosystème, nous cherchons à aborder les questions suivantes :

1. Comment se structurent les communautés végétales associées au hêtre à différentes échelles d'étude ? (du national au local)
2. Les communautés associées sont-elles similaires ou originales par rapport à celles que l'on trouve au cœur de l'aire de répartition ? Plus généralement, est-ce qu'une limite géographique correspond à une limite floristique pour le cortège floristique associé ?
3. Selon quels gradients écologiques s'organisent ces communautés ? Limite géographique correspond-elle à limite écologique ?
4. Quelle est l'originalité et la position écologique des communautés du Ciron à l'échelle régionale et nationale ?

2.2. Matériels et méthodes

Notre zone d'étude est centrée sur le Bassin aquitain, qui représente une des limites occidentales géographique de répartition du hêtre de basse altitude à l'échelle européenne. Afin de resituer les communautés végétales du Bassin aquitain dans un référentiel plus large, nous nous sommes également intéressé à des peuplements à l'échelle du grand sud-ouest de la France et à l'échelle nationale (nord-ouest, nord-est et sud-est de la France). Les peuplements considérés sont les forêts à hêtre, c'est-à-dire des peuplements forestiers incluant une présence de hêtre dans une des strates arborées, arbustives ou herbacées au moins.

2.2.1. Base de données floristique

2.2.1.1. Base de données

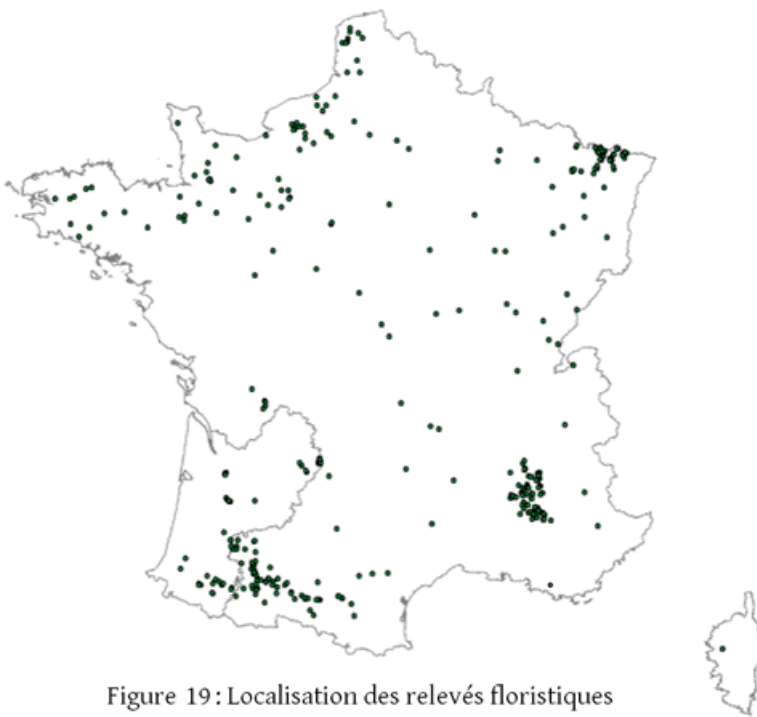


Figure 19: Localisation des relevés floristiques

Les analyses ont porté sur une compilation bibliographique et empirique de 768 relevés floristiques contenant du hêtre. L'objectif était d'avoir une représentativité géographique à l'échelle nationale à défaut d'une exhaustivité des relevés effectués (figure 19, tableau II). A l'échelle du Bassin aquitain, nous avons par contre réuni tous les relevés connus puis réalisé 16 relevés

supplémentaires afin de compléter le jeu de données. Les relevés sélectionnés sont en général des relevés phytosociologiques, mais aussi des relevés de type « suivis permanents » (réseau RENECOFOR), dont la quantification de l'abondance des espèces a été effectuée par les coefficients d'abondance et de dominance de Braun-Blanquet.

Tableau II : Liste des relevés floristiques

Auteurs	Localisation	Année	N relevés	Moyenne altitudinale (m)
B. Comps	Sud-ouest	1980	42	267
B. Comps	Sud-ouest	1980	122	236
E. Corcket	Sud-ouest	2009	4	403
E. Corcket	Sud-est	2000	126	984
A. Ducouso	Sud-ouest	2010	1	34
L. Durin et al.	Nord-est	1968	240	139
D. E Silva	Sud-ouest	2010	31	214
A. Lefouler, G. Caze	Vallée du Ciron	2013/2014	8	63
S. Muller	Nord-ouest	1978	106	287
Renecofor	National	1995	69	550
J-M. Savoie	Sud-ouest	1982	3	122
M. Walbott	Sud-ouest	2016	16	73

Enfin, comme plusieurs échelles d'analyse nous intéressaient, nous avons formé trois jeux de données.

(1) Un premier jeu de données « complet » constitué de l'ensemble des relevés floristique, (2) un jeu de données « partiel » constitué de l'ensemble des relevés hors contact méditerranéen (Préalpes drômoises, Corcket 2000), (3) et un jeu de données « Bassin aquitain » constitué de l'ensemble des relevés du bassin aquitain/grand sud-ouest.

La strate arborescente a été éliminée pour éviter les trop grandes variations causées par la pratique sylvicole. La strate muscinale a été éliminée également car elle n'est pas toujours renseignée. Les strates restantes ont été fusionnées en gardant le coefficient le plus élevé.

2.2.1.2. Modifications des données

L'ensemble des données ont ensuite été transformées en « présence-absence » pour harmoniser les relevés de type phytosociologiques aux relevés de suivis de Renecofor qui présentaient des coefficients modifiés. Cette transformation est de plus en plus utilisée car sur une grande zone d'étude, il n'y a plus d'avantage à collecter l'abondance. La présence-absence est suffisante et peut mieux représenter les communautés d'une zone donnée sachant que la règle d'assemblage des communautés se fait premièrement par la présence des espèces et non par leur abondance (Wilson 2012). Les espèces rares ont été éliminées pour clarifier et alléger les jeux de données. Les espèces sont considérées comme rares si elles ne sont présentes que 1 ou 2 fois seulement sur le total des relevés. Les tableaux se présentent sous la forme suivante : espèces (lignes) en fonction des relevés

(colonnes). Nous cherchons à faire des groupes de relevés sur la base de la composition floristique, c'est pourquoi les tableaux ont été transposés pour l'analyse statistique.

2.2.2. Base de données météorologique

Afin de pouvoir justifier ou non une situation de marge écologique, nous avons extrait différentes variables de la base de données Eumedclim (Fréjaville et Garzon 2018) pour l'ensemble des sites de relevés floristiques. La première étape a été de localiser chacun des relevés floristiques. Lorsque nous ne connaissions pas les coordonnées GPS des différents sites, nous avons recherché dans les ouvrages bibliographiques une indication sur la localisation afin d'en récupérer les coordonnées GPS sur géoportail [<https://www.geoportail.gouv.fr/>]. Les relevés dont aucune indication nous permettait une localisation ont été éliminés de la base de données (784 - 16 relevés non localisés = 768 relevés pour l'étude).

La base de données EuMedClim est une base de données qui regroupe les bases de données CRU TS (Haris et al., 2014) et WorldClim, permettant d'avoir une seule et même base de données avec une résolution spatiale et temporelle élevée de 1 km x 1 km sur la période de 1901 à 2014. Cette base de données propose 21 variables incluant des échelles de temps mensuelle, saisonnière et annuelle. Pour notre étude, nous avons sélectionné uniquement 12 variables que nous jugeons pertinentes pour notre système d'étude (tableau III).

Tableau III : liste des variables climatiques sélectionnées

Variables climatiques	Unité	Définition
bio1	0.1 °C	Température annuelle moyenne
bio5	0.1 °C	Température maximale du mois le plus chaud
bio6	0.1 °C	Température minimale du mois le plus froid
tmean.djf	0.1 °C	Température moyenne hivernale (décembre, janvier, février)
tmean.jja	0.1 °C	Température moyenne estivale (juin, juillet, août)
bio12	0.1 mm	Précipitations annuelles
bio14	0.1 mm	Précipitations du mois le plus sec
prec.jja	0.1 mm	Précipitations estivales (juin, juillet, août)
pet.mean	0.1 mm	Évapotranspiration potentielle annuelle
pet.max	0.1 mm	Évapotranspiration potentielle maximale mensuelle
ppet.mean	0.1 mm	Bilan hydrique annuel
ppet.max	0.1 mm	Bilan hydrique mensuel maximal

En plus de l'extraction de ces variables, nous avons créé un indice de « méditerranéité » (indiceMED) qui correspond au rapport entre les précipitations estivales (tmean.jja) et les températures estivales (tmean.jja), indicateur de l'aridité estivale selon le coefficient de pluie de Lang.

Les dates de publication ou de réalisation des relevés s'étendent sur une période de 1968 à 2016. Afin de pouvoir relier plus justement l'environnement avec le cortège floristique, nous avons associé le relevé floristique aux données climatiques sur la période de 30 ans précédant la date de publication des relevés floristiques et non sur une période unique 1986-2016 correspondant aux 30 dernières années. Une fois les données extraites, nous avons réalisé des moyennes sur les 30 ans pour les différentes variables sélectionnées.

2.2.3. Méthodes d'analyses

2.2.3.1. Analyses générales

L'ensemble des analyses statistiques est réalisé avec le logiciel R version 3.2.3.

Afin d'avoir une analyse globale et de hiérarchiser l'information pour nos différents jeux de données (floristique et climatique), nous avons réalisé une analyse canonique des correspondances (ACC) dans le but d'expliquer quels paramètres climatiques se dissocient et expliquent la variation floristique observée du sous-bois de hêtre. Cette analyse nous permet également de comparer les résultats obtenus après une analyse en composantes principales (ACP) seule et d'identifier si les mêmes variables semblent expliquer les différences entre les différents sites. Autrement dit, est-ce que les variables climatiques qui ressortent pour différencier nos sites sont les mêmes que celles qui expliquent la structure des communautés végétales ? Est-ce que les facteurs locaux sont plus importants que les facteurs globaux ?

Pour répondre aux questions suivantes sur les notions de marginalité, il est intéressant de faire une analyse de groupements (CAH) pour voir quels sont les groupes de relevés qui se forment sur la base de la composition floristique. Plusieurs coupures sont effectuées afin de trouver si possible le nombre de groupes le plus « intéressant ». Une analyse factorielle (AFC) est également réalisée pour regarder où se situent nos relevés limites dans l'espace factoriel et comment s'y agencent les différents groupes obtenus aux trois échelles d'étude. Cette analyse est intéressante car elle permet

de mettre en évidence un gradient environnemental pouvant être responsable de la disposition des groupes de relevés. Les données étant sous forme binaire, l'analyse de groupements et l'analyse factorielle des correspondances sont réalisées sur la base d'une matrice de distances calculée avec la distance de Jaccard.

Pour chaque échelle d'étude, une analyse en composante principale (ACP) a été réalisée sur l'ensemble des variables climatiques afin d'identifier quelles variables distinguent nos sites de relevés.

2.2.3.2. Analyses supplémentaires

Pour finir, des analyses de variances (ANOVA) ont été réalisées entre les différents groupes obtenus par la CAH sur les variables climatiques. Au sein de la base de données climatique, chaque site se voit attribuer sa valeur de groupe nous permettant de comparer les valeurs climatiques moyennes de chaque groupe de relevés.

De plus, des différents groupes obtenus, le calcul de la valeur indicatrice d'une espèce (IndVal) est effectué. Cet indice permet de mettre en évidence les espèces spécifiques et fidèles des différents groupes pour les différentes coupures de notre classification. Les espèces sélectionnées au sein de chaque groupe sont les dix espèces avec l'indval le plus élevé et uniquement pour les cas où la pvalue est supérieure à 0.05. L'écologie des espèces caractéristiques sous forme de valence optimale du taxon est recherchée sur Tela Botanica afin de pouvoir tester la signification écologique des axes. Les valeurs obtenues ne sont donc pas des valeurs réelles mais une indication de l'optimum écologique sur une échelle allant de 1 (optimum de température le plus froid par exemple) à 10 (optimum de température le plus chaud). Pour regarder l'effet d'une variable sur la composition des groupes, des ANOVA de Kruskal-Wallis (conditions d'applications non vérifiées) sont réalisées. Lorsque l'effet du facteur était significatif ($p < 0,05$), nous avons réalisé un test de comparaisons multiples de Kruskal-Wallis pour regarder plus finement les différences significatives entre les groupes. Ces tests nous permettent de raisonner à l'échelle de la communauté, en testant les groupes extrêmes sur les axes, sur la base des optimums écologiques des espèces caractéristiques. Les indices analysés ont des caractéristiques climatiques (lumière, humidité atmosphérique, température, continentalité) et édaphiques (pH, humidité et texture du sol).

Ces analyses nous permettent de comparer et d'expliquer plus finement les différents groupes obtenus sur la base des variables climatiques et d'essayer d'identifier l'importance des facteurs locaux par rapport aux facteurs globaux dans la structure de la végétation.

2.3. Résultats

2.3.1. Description du jeu de données

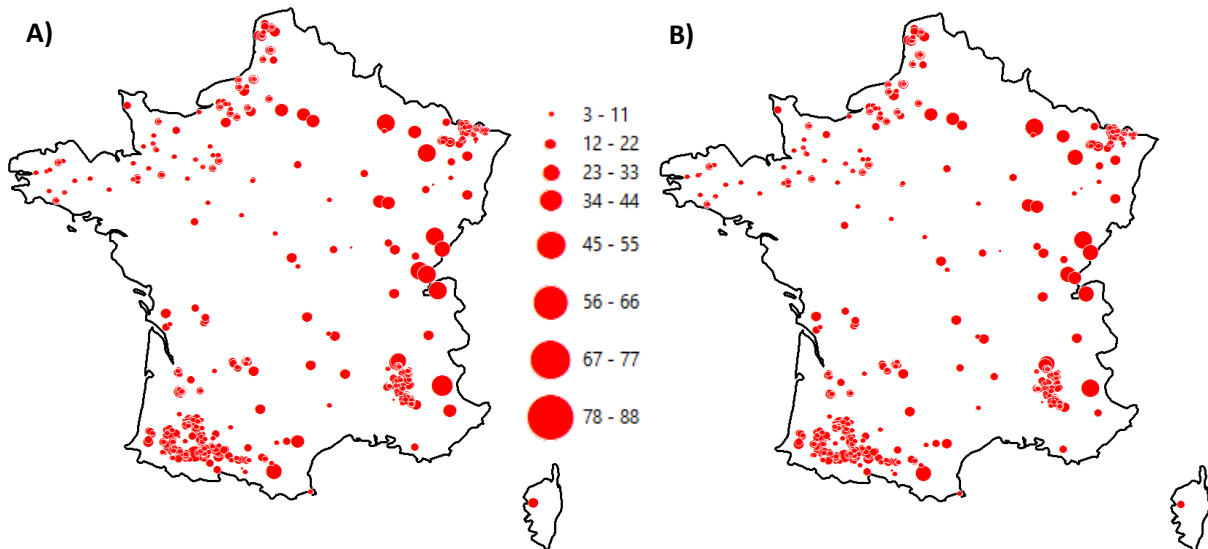


Figure 20 : Carte de la richesse spécifique des relevés floristiques. Plus la taille du symbole est importante plus la richesse est grande. A) Richesse totale ; B) Richesse après élimination des espèces rares.

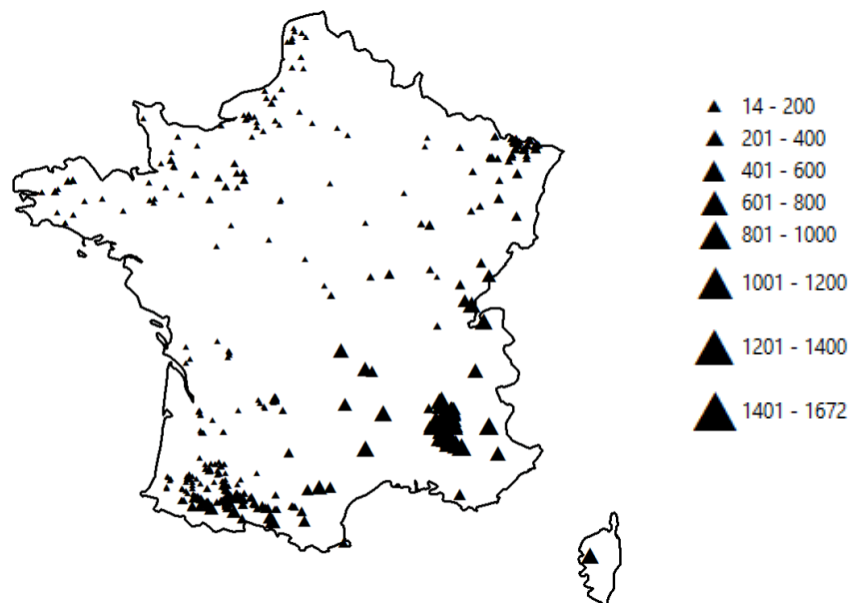


Figure 21 : Carte représentant l'altitude des relevés floristiques. Plus le symbole est grand plus l'altitude est élevée.

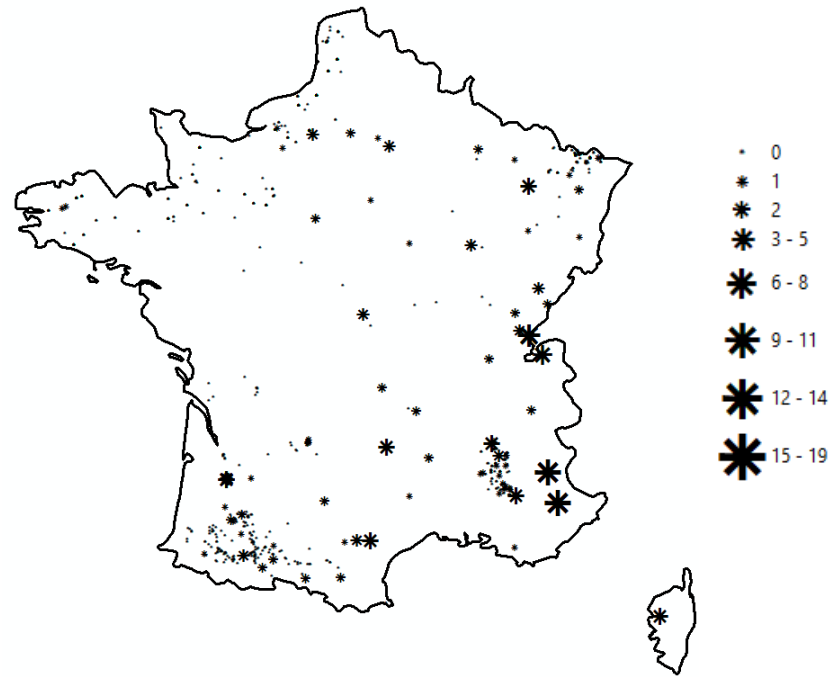


Figure 22 : Carte de la perte de richesse spécifique des relevés floristiques après élimination des espèces rares. Plus la taille du symbole est importante plus la perte d'espèce par site est grande.

On peut remarquer qu'à l'échelle nationale, les peuplements à hêtre de la façade atlantique sont moins riches que les peuplements de l'est de la France (figure 20-A). Le même résultat est obtenu lorsqu'on enlève les espèces rares (présentes une ou deux fois seulement sur l'ensemble du jeu de données) (figure 20-B). Aussi, il est intéressant de noter que les sites avec une richesse importante sont généralement les sites situés à une altitude élevée (figure 21). Plus on monte en altitude, plus le sous-bois des peuplements à hêtre est riche en espèces. Aussi, c'est d'ailleurs sur les sites d'altitude que la majorité des espèces rares ont été éliminées (figure 22). Si l'on regarde la structure du jeu de données nous n'observons pas de structure particulière en termes de richesse entre la périphérie et le cœur de l'aire de distribution. Par contre, si on reporte sur la carte réalisée dans le premier chapitre la localisation de nos relevés, on peut repérer sur l'ensemble du jeu de données des positions différentes entre le cœur et la périphérie de l'aire de distribution (figure 23).

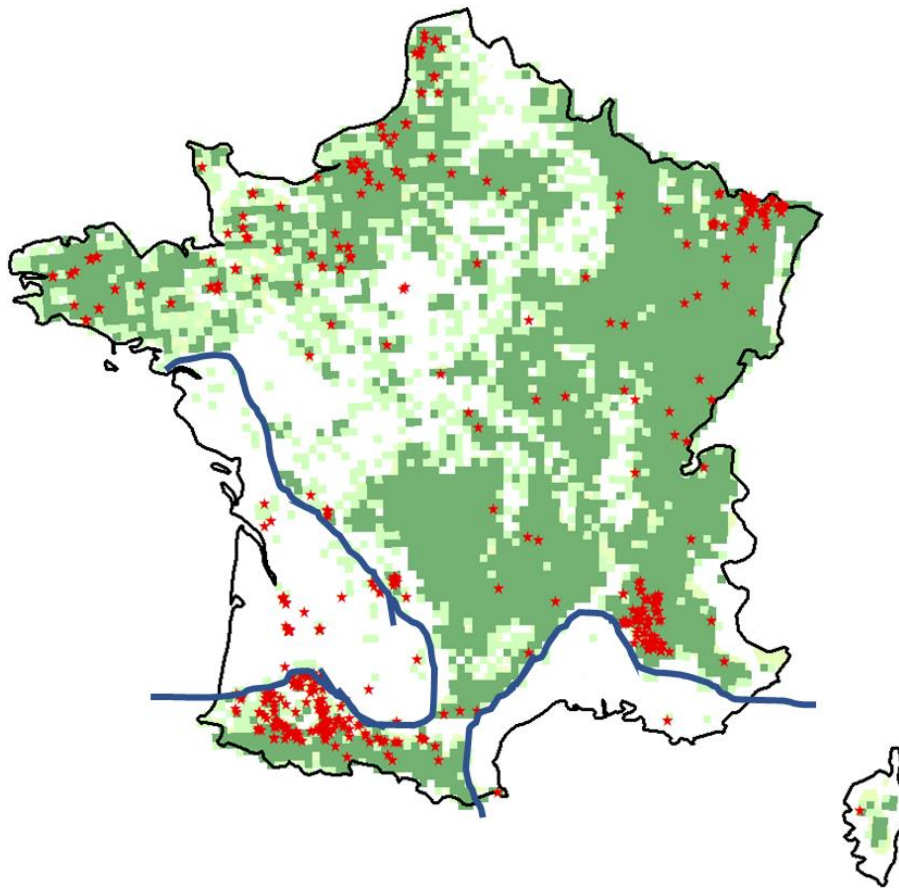


Figure 23 : Position des relevés floristiques dans l'aire de distribution du hêtre en France

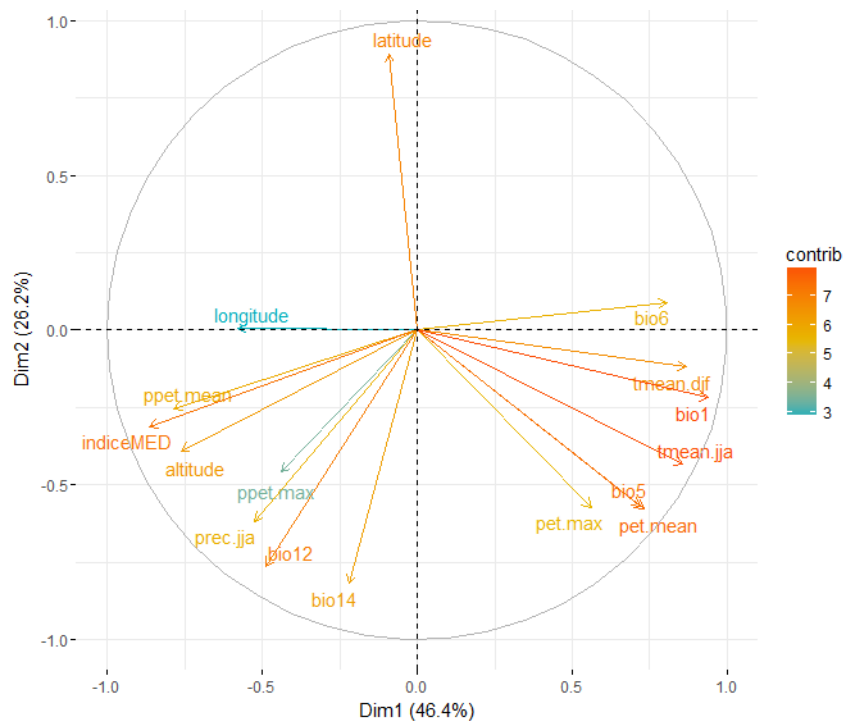


Figure 24 : Contribution des variables climatiques (tableau II) de l'analyse en composante principale. Température annuelle moyenne (bio1), température maximale du mois le plus chaud (bio5), Température minimale du mois le plus froid (bio6), température moyenne hivernale (tmean.djf), température moyenne estivale (tmean.jja), précipitations annuelles (bio12), précipitations du mois le plus sec (bio14), précipitations estivales (prec.jja), évapotranspiration potentielle annuelle (pet.mean), évapotranspiration potentielle maximale mensuelle (pet.max), bilan hydrique annuel (ppet.mean), bilan hydrique maximal (ppet.max), indice aridité (indiceMED)

L'analyse en composante principale (figure 24) sur le jeu de données complet montre une forte contribution des températures annuelles moyennes (bio1) et hivernales (tmean.djf) sur l'axe 1 et de la latitude sur l'axe 2. D'autres variables ont une forte corrélation comme les températures estivales (tmean.jja), l'évapotranspiration potentielle annuelle (pet.mean) ou l'indice d'aridité (indiceMED), néanmoins elles sont en position intermédiaire et ne caractérisent pas un axe en particulier.

L'analyse canonique des correspondances permet d'étudier la part de variance des données étudiées par des variables environnementales. Ici, on peut voir deux nuages de points écartés sur l'axe 1 qui sont fortement déterminés par l'altitude des relevés puis par le bilan hydrique annuel. Sur l'axe 2, on distingue deux groupes de relevés de chaque côté de l'axe 1. Le groupe du côté positif de l'axe est déterminé par les températures minimales du mois du plus froid, températures moyennes hivernales et températures moyennes annuelles élevées. A l'opposé, c'est la latitude qui distingue la composition du sous-bois (figure 25).

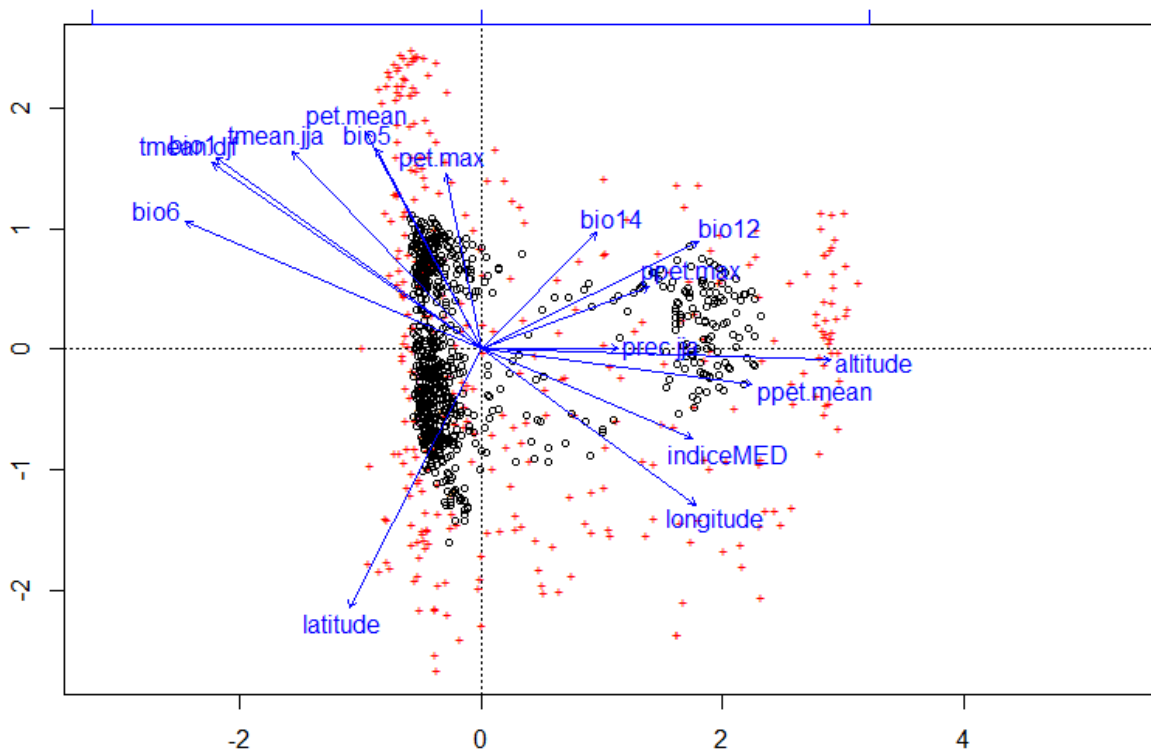


Figure 25 : Résultat de l'analyse canonique des correspondances.

Température annuelle moyenne (bio1), température maximale du mois le plus chaud (bio5), Température minimale du mois le plus froid (bio6), température moyenne hivernale (tmean.djf), température moyenne estivale (tmean.jja), précipitations annuelles (bio12), précipitations du mois le plus sec (bio14), précipitations estivales (prec.jja), évapotranspiration potentielle annuelle (pet.mean), évapotranspiration potentielle maximale mensuelle (pet.max), bilan hydrique annuel (ppet.mean), bilan hydrique maximal (ppet.max), indice aridité (indiceMED)

2.3.2. Distinction des types de communautés

2.3.2.1. Échelle nationale (jeu de données « complet »)

2.3.2.1.1. Type de communautés

L'analyse de groupements sur l'ensemble du jeu de données (« complet ») permet de distinguer plusieurs grands types de communautés végétales associées au hêtre à l'échelle nationale. Pour une coupure à 4 groupes (figure 26), on peut voir des types d'assemblages très différenciés. Les groupe n°1 et 2 extrêmes sur les axes et isolés sont respectivement composés des relevés du sud-ouest et des relevés du sud-est. Les groupes 3 et 4 sont superposés sur le plan factoriel et sont constitués du reste des relevés nationaux (figure 26). Les dix espèces les plus indicatrices du groupe sud-est qui est le plus distinct floristiquement sont *Sorbus aria*, *Acer opalus*, *Ranunculus aduncus*, *Buxus sempervirens*, *Hieracium murorum*, *Prenanthes purpurea*, *Lonicera xylosteum*, *Quercus pubescens*, *Campanula rotundifolia*, *Ortilia secunda*.

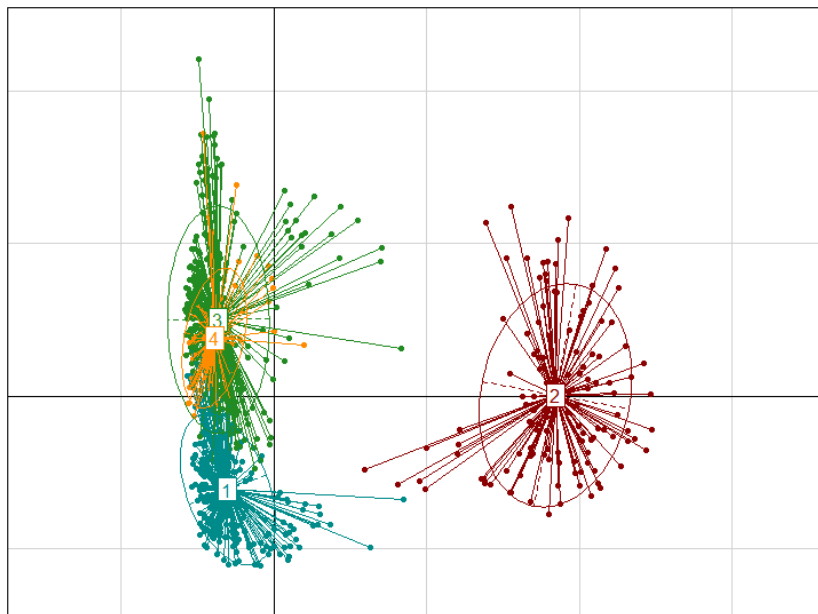


Figure 26 : Représentation des 4 groupes issus de la CAH sur le plan factoriel pour le jeu de données « complet »

Pour une coupure à dix groupes (tableau IV), les groupes 1 « RUBPE » et 2 « RUSAC » extrêmes sur l'axe 2 (figure 27) sont composés de la quasi-totalité des relevés du sud-ouest et d'une dizaine de relevés du nord-ouest de la France. Les groupes 1 « RUBPE » et 2 « RUSAC » représentent donc la partie sud-ouest d'aire de répartition du hêtre en France. Les groupes 3 « QUEPU » et 4 « PREPU » très extrêmes sur l'axe 1, respectivement constitués des 58 relevés des Baronniees et des 68 relevés du Diois, sont les groupes des relevés du contact méditerranéen et représentent donc la marge sud-est d'aire

de distribution du hêtre. Les groupes 5 « HYANS », 6 « MILEF » et 7 « MERPE » sont composés des relevés du nord, nord-ouest de la France. Le groupe 8 « VACMY » est majoritairement composé de relevés du nord-ouest ainsi que de 25 relevés du nord-est. Les groupes 9 « RUBID » et 10 « CRALA » regroupent indifféremment des relevés du nord-est et des zones montagnardes à l'est du territoire.

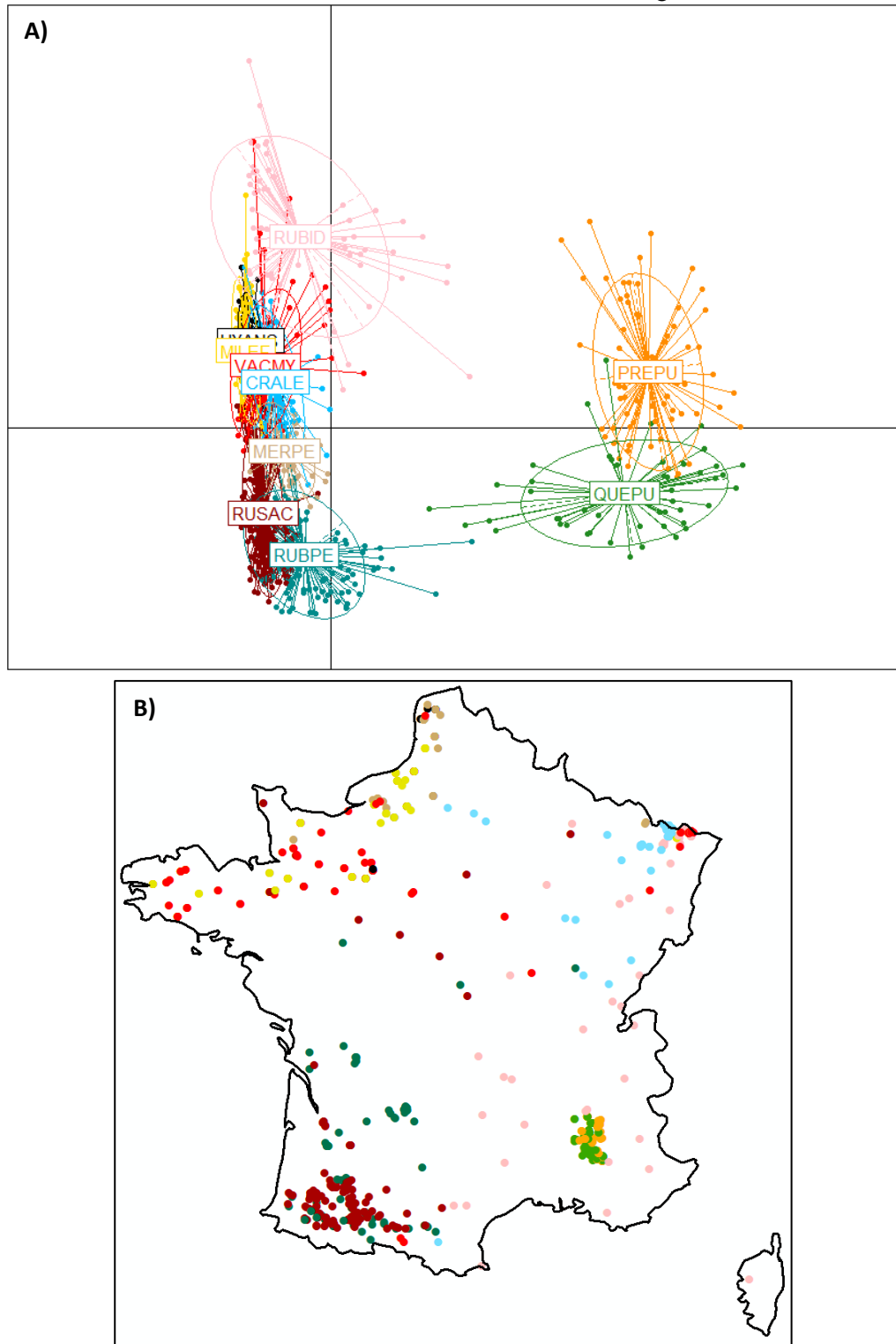


Figure 27 : Représentation des 10 groupes issus de la CAH sur le plan factoriel (A) et position géographique des groupes pour le jeu de données « complet »

Tableau IV : Localisation, profil écologique et espèces indicatrices des 10 groupes du jeu de données « complet »

N°	CODE	N	Localisation	Profil écologique et biogéographique	Espèces indicatrices
1	RUBPE	104	96 % Sud-Ouest	Thermo-atlantique	<i>Rubia peregrina</i> , <i>Carex pallescens</i> , <i>Pulmonaria affinis</i>
2	RUSAC	149	92 % Sud-Ouest	Thermo-xérophile acidocline	<i>Rubus</i> sp, <i>Ruscus aculeatus</i> , <i>Carex montana</i>
3	QUEPU	58	Sud-Est- préalpes Baronnies	Supra-méditerranéen	<i>Quercus pubescens</i> , <i>Buxus sempervirens</i> , <i>Hippocrepis emerus</i>
4	PREPU	68	Sud-Est-préalpes Diois	Méditerranéo-montagnard	<i>Prenanthes purpurea</i> , <i>Ranunculus aduncus</i> , <i>Abies alba</i>
5	HYANS	55	Nord-Ouest	Collinéen atlantique	<i>Hyacinthoides non-scripta</i> , <i>Galium odoratum</i> , <i>Circaea lutetiana</i>
6	MILEF	73	Nord-Ouest	Collinéen mésohygrophile acidocline	<i>Holcus mollis</i> , <i>Milium effusum</i> , <i>Oxalis acetosella</i>
7	MERPE	42	Nord-Ouest	Collinéen neutrophile	<i>Mercurialis perennis</i> , <i>Viola</i> sp, <i>Cornus sanguinea</i>
8	VACMY	90	72 % Nord-Ouest	Collinéen acidiphile	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Molinia caerulea</i> , <i>Quercus petraea</i>
9	RUBID	64	Moitié Est	Continental	<i>Rubus idaeus</i> , <i>Sambucus racemosa</i> , <i>Festuca altissima</i>
10	CRALA	65	Quart Nord-Est	Subcontinental (nord)	<i>Crataegus laevigata</i> , <i>Viola reichenbachiana</i> , <i>Deschampsia flexuosa</i>

Le premier groupe « RUBPE » correspond au domaine thermo-xérophile sur sol légèrement acide, il est constitué d'espèces thermophiles caractéristiques telles que *Rubia peregrina*, *Carex pallescens* et *Pulmonaria affinis*. Le deuxième groupe sud-ouest « RUSAC » est un groupe plus thermo-atlantique de sous-bois frais caractérisés par *Ruscus aculeatus* et *Carex montana*. Les deux groupes du contact méditerranéen se distinguent par des espèces caractéristiques montagnardes pour le groupe « PREPU » (n° 4) avec des espèces de bois humides d'altitude comme *Prenanthes purpurea* ou *Abies alba* du groupe 3 « QUEPU », caractérisé par des espèces du supra-méditerranéen thermo-xérophiles telles que *Quercus pubescens* et *Buxus sempervirens*. Dans le nord de la France, six autres groupes se distinguent. Le groupe n° 5 « HYANS » est un groupe collinéen thermoatlantique composé d'espèces communes de hêtraies fraîches et modérément acides comme *Hyacinthoides non-scripta* et *Circaea lutetiana*. Ce groupe n°5 est très difficile à différencier des groupes « MILEF » (n°6), « VACMY » (n°8)

et « **CRALA** » (n°10) sur le plan factoriel. Les groupes 6 et 8 sont des groupes collinéens de sols relativement acides au nord-ouest avec des espèces comme *Milium effusum* et *Oxalis acetosella* pour le premier et *Vaccinium myrtillus* et *Molinia caerulea* pour le second. Le groupe n°10, le plus continental, est caractérisé par *Crataegus laevigata*, *Viola reichenbachiana* et *Deschampsia flexuosa*. Enfin, les groupes 7 « **MERPE** » et 9 « **RUBID** » sont des groupements collinéens neutrophile et continental. « **MERPE** » contient des espèces caractéristiques comme *Mercurialis perennis*, une espèce ombrophile neutrocalcicole. Enfin, « **RUBID** » est un groupe continental montagnard caractérisé par *Rubus idaeus* et *Sambucus racemosa*. De plus, la projection des variables climatiques sur le plan factoriel (figure 31) met en avant une différenciation climatique entre les groupes 3 « **QUEPU** » et 4 « **PREPU** » et le reste.

2.3.2.1.2. Approche écologique

Pour les tests sur les coefficients d'Ellenberg des espèces caractéristiques, on observe une différence pour tous les facteurs (lumière, humidité atmosphérique, température, continentalité, pH, humidité du sol, texture du sol) avec néanmoins des coefficients R² assez variables (tableau V) entre 0.18 et 0.37. Les coefficients les plus importants sont pour les températures, le pH, la continentalité et la lumière.

Tableau V : Résultat des analyses de variances pour les coefficients d'Ellenberg

Variables	pValue	R ²
Lumière	***	0.33
Humidité atmosphérique	**	0.22
Température	***	0.37
Continentalité	***	0.33
pH	***	0.35
Humidité du sol	*	0.21
Texture du sol	*	0.18

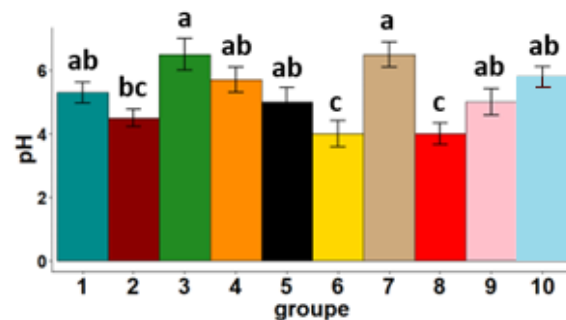


Figure 28 : Moyennes et résultat des comparaisons multiples (post-hoc) sur le pH. Noms des groupes dans le tableau IV

Pour le **pH**, les groupes 6 « **MILEF** » et 8 « **VACMY** » sont composés d'espèces avec un optimum relativement acide alors que les groupes 3 « **QUEPU** » et 7 « **MERPE** » montre des valeurs indicatrices relativement basses (figure 28). Pour la **lumière**, la composition du sous-bois du groupe 5 « **HYANS** » est le plus sciaphile, différent de l'ensemble des groupes sauf des groupes 9 « **RUBID** » et 10 « **CRALA** » (figure 29-A). De plus, la seule différence concernant l'**humidité atmosphérique** est entre les groupes 2 « **RUSAC** » et 3 « **QUEPU** », et le groupe 5 « **HYANS** » avec une affinité pour une humidité

atmosphérique plus élevée (figure 29-B). Pour **la température**, les groupes 4 « PREPU » et 9 « RUBID » sont composés d'espèces adaptées aux faibles températures, comparé aux groupes 1 « RUPBE », 2 « RUSAC » et 3 « QUEPU » (figure 29-C). Enfin, pour **la continentalité**, le groupe sud-ouest « RUBPE » est le groupe le moins continental, significativement différent des groupes 4 « PREPU », 9 « RUBID » et 10 « CRALA », les groupes les plus continentaux. Le groupe 9 « RUBID » est également composé d'espèces plus continentales que les groupes 2, 3 et 6 (figure 29-D).

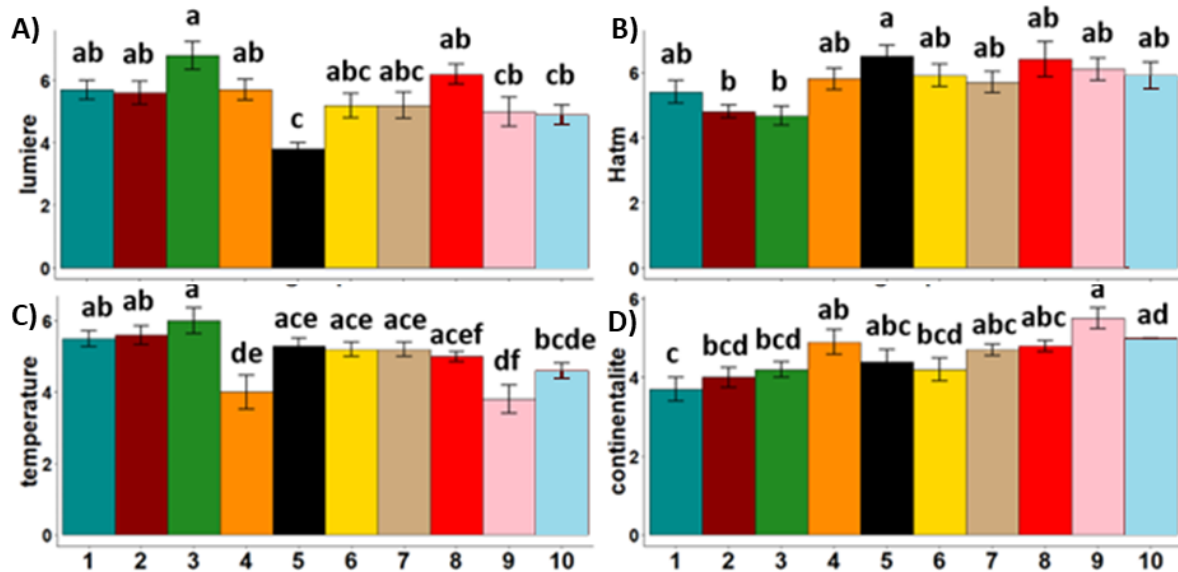


Figure 29 : Moyennes et résultat des post-hoc pour les indices lumière (A), humidité atmosphérique (B), température (C) et continentalité (D).

Sur le plan factoriel (figure 31) on peut voir l'importance de la longitude et de l'altitude ainsi que des températures minimales du mois le froid (bio6) et le bilan hydrique annuel (ppet.mean) sur la variabilité écologique des groupes. Pour les groupes du sud-ouest, les températures moyennes hivernales distinguent ces groupes.

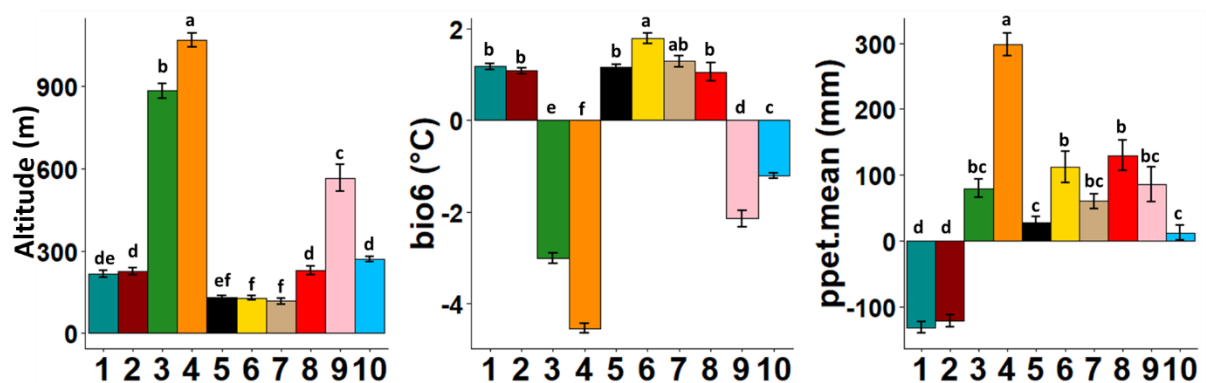


Figure 30 : Moyennes et résultats des post-hoc pour l'altitude, bio6 et ppet.mean

En effet, les groupes 3 « QUEPU » et 4 « PREPU » sont significativement plus hauts en altitude et ont des températures minimales du mois le plus froid plus basses que tous les autres groupes, tout comme le groupe 9 « RUBID ». Enfin, le bilan hydrique des groupes 1 « RUBPE » et 2 « RUSAC » est négatif et significativement plus bas que tous les autres groupes. C'est le groupe « PREPU » qui a le bilan hydrique le plus élevé, significativement différent de l'ensemble des groupes (tableau VI, figure 30).

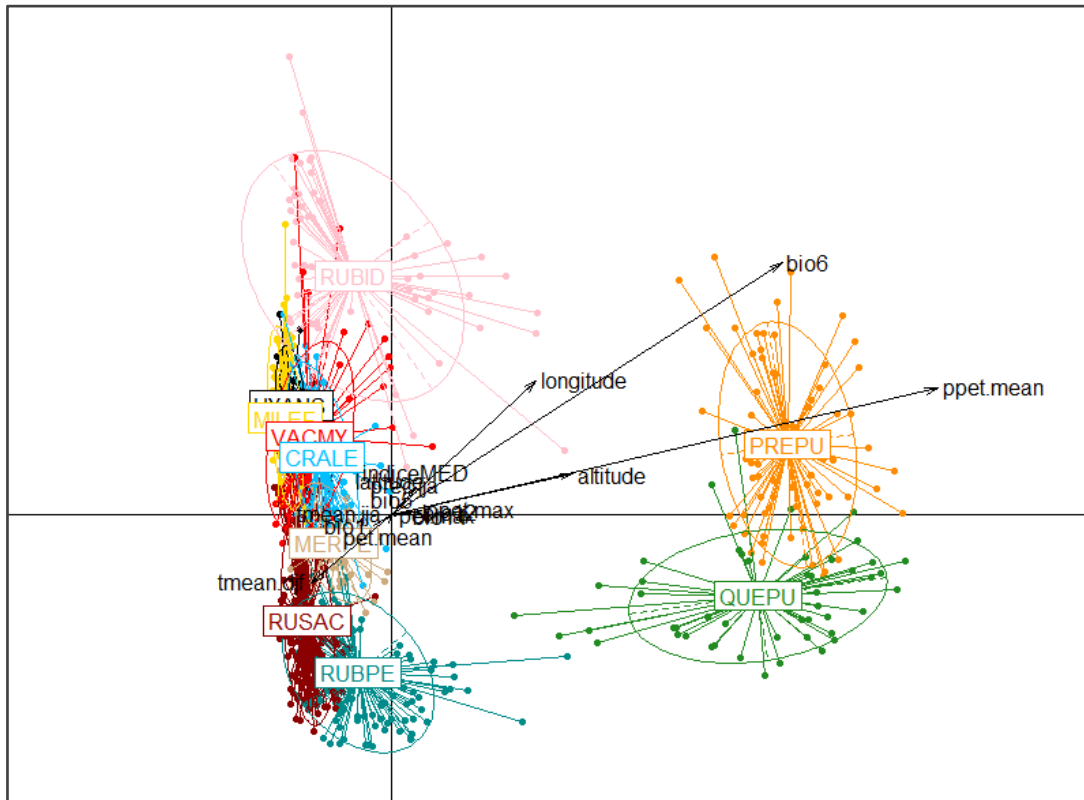


Figure 31 : Projection des variables climatiques sur le plan factoriel. Températures minimales du mois le froid (bio6), bilan hydrique annuel (ppet.mean), températures moyennes hivernales (tmean.djf)

Tableau VI : Résultats des analyses de variances entre les variables climatiques et les dix groupes

Variabes	Pvalue	R ²
bio1	***	0.82
bio5	***	0.70
bio6	***	0.80
tmean.djf	***	0.81
tmean.jja	***	0.77
bio12	***	0.32
bio14	***	0.22
prec.jja	***	0.41
pet.mean	***	0.73
pet.max	***	0.59
ppet.mean	***	0.45
ppet.max	***	0.13
altitude	***	0.75
indiceMED	***	0.53

D'après les tests statistiques, on observe des différences de moyennes entre les différents groupes pour l'ensemble des variables climatiques. Les plus forts coefficients de régression sont pour les variables de températures annuelles (bio1, R²=0,82), hivernales (tmean.djf, R²=0,81), minimales du mois le plus froid (bio6, R²=0,80) et estivales (tmean.jja, R²=0,77). Les groupes 1 « RUBPE » et 2 « RUSAC » ont des températures annuelles plus élevées que l'ensemble des autres groupes. Au contraire, les groupes 3 « QUEPU » et 4 « PREPU » ont les températures annuelles les plus froides. Les résultats vont

dans le même sens pour les températures moyennes hivernales mais le groupe 9 « RUBID » n'est plus différent du groupe 3 « QUEPU ». De même, le groupe 10 « CRALA » diffère de l'ensemble des groupes et présente des valeurs assez basses également. Enfin, pour les températures estivales, les groupes 1 « RUBPE » et 2 « RUSAC » présentent de nouveau les températures significativement les plus élevées de l'ensemble des autres groupes, et le groupe 4 « PREPU » les moins élevées (figure 32).

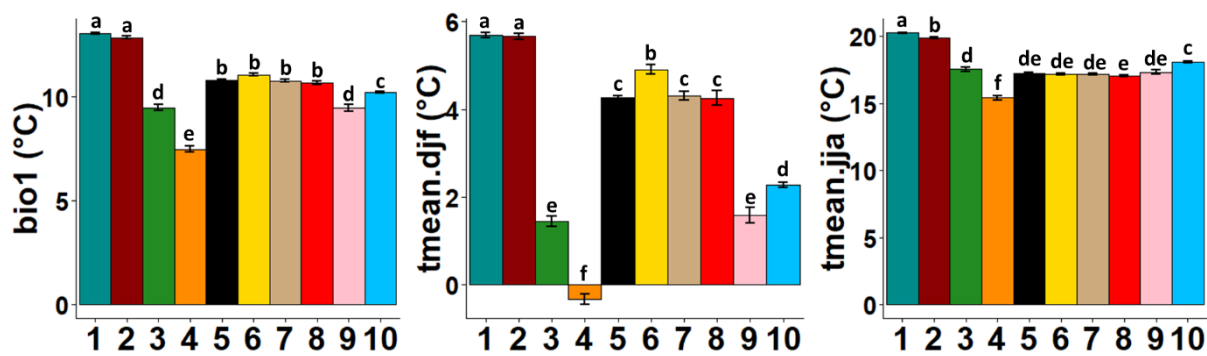


Figure 32 : Moyennes et résultats des post-hocs pour les variables bio1, tmean.djf et tmean.jja

Pour résumer : Les cortèges floristiques en sous-bois de hêtre sont nettement différenciés d'un point de vue richesse et composition floristique à l'échelle du territoire français. Les relevés les plus riches sont observés principalement en altitude et c'est d'ailleurs en réponse à l'altitude que les cortèges se différencient le plus, de par des températures relativement froides. Après l'altitude, c'est le déficit hydrique estival et les températures chaudes qui entraînent la formation de cortèges caractéristiques. De ce fait, les hêtraies d'altitude du contact méditerranéen et planitiaire du sud-ouest qui sont en limite sud-est et sud-ouest de distribution présentent une forte originalité floristique et se situent de manière extrême sur les gradients floristiques français.

2.3.2.2. Échelle nationale hors contact méditerranéen (« partiel »)

En excluant les relevés d'altitude du contact méditerranéen, on peut voir que le nuage de points s'étale (figure 33) et que les communautés sont bien différenciées d'un point de vue floristique.

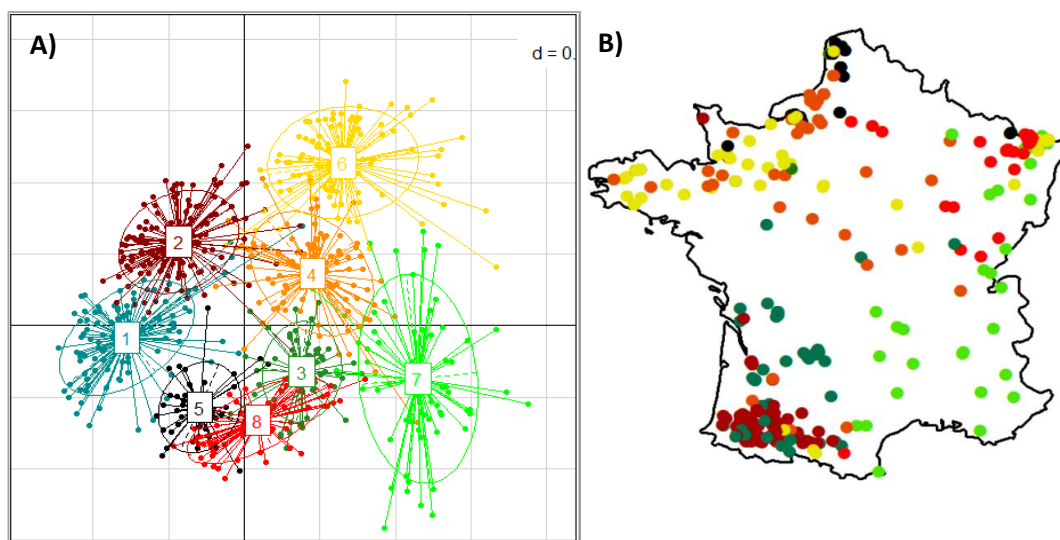


Figure 33 : Représentation des huit groupes issus de la CAH sur le plan factoriel (A) et position géographique des groupes pour le jeu de données « partiel »

Pour une coupure à huit groupes, les relevés du sud-ouest de la France sont très majoritairement dans les groupes n°1 et n°2 et sont plutôt extrêmes sur l'axe 1. Si l'on regarde le nuage de points, on a un petit décrochage des relevés du sud-ouest de l'ensemble des autres relevés. Les relevés des groupe 3, 4, 5 et 6 sont principalement des relevés du nord-ouest de la France. Ceux des groupes 7 et 8 sont des relevés du nord-est et relevés d'altitude. On retrouve les mêmes espèces caractéristiques que pour le jeu de données complet au sein de chaque groupe. Si on augmente la coupure à 19 groupes (figure 34), on obtient des groupes toujours assez bien différenciés floristiquement et des variables supplémentaires comme la longitude, l'altitude, les températures minimales du mois le plus froid et le bilan hydrique annuel qui explosent en tant que variables supplémentaires sur le plan factoriel (figure 34). Du côté gauche du plan factoriel, le groupe 1 est en position extrême, en limite du nuage de point. Ce groupe est composé exclusivement des relevés floristiques réalisés dans la vallée du Ciron avec des espèces les plus caractéristiques qui sont *Carex digitata*, *Lonicera xylosteum*, *Tilia cordata*. Ces trois espèces sont des espèces mésophiles neutrocalcicole ou acidiline.

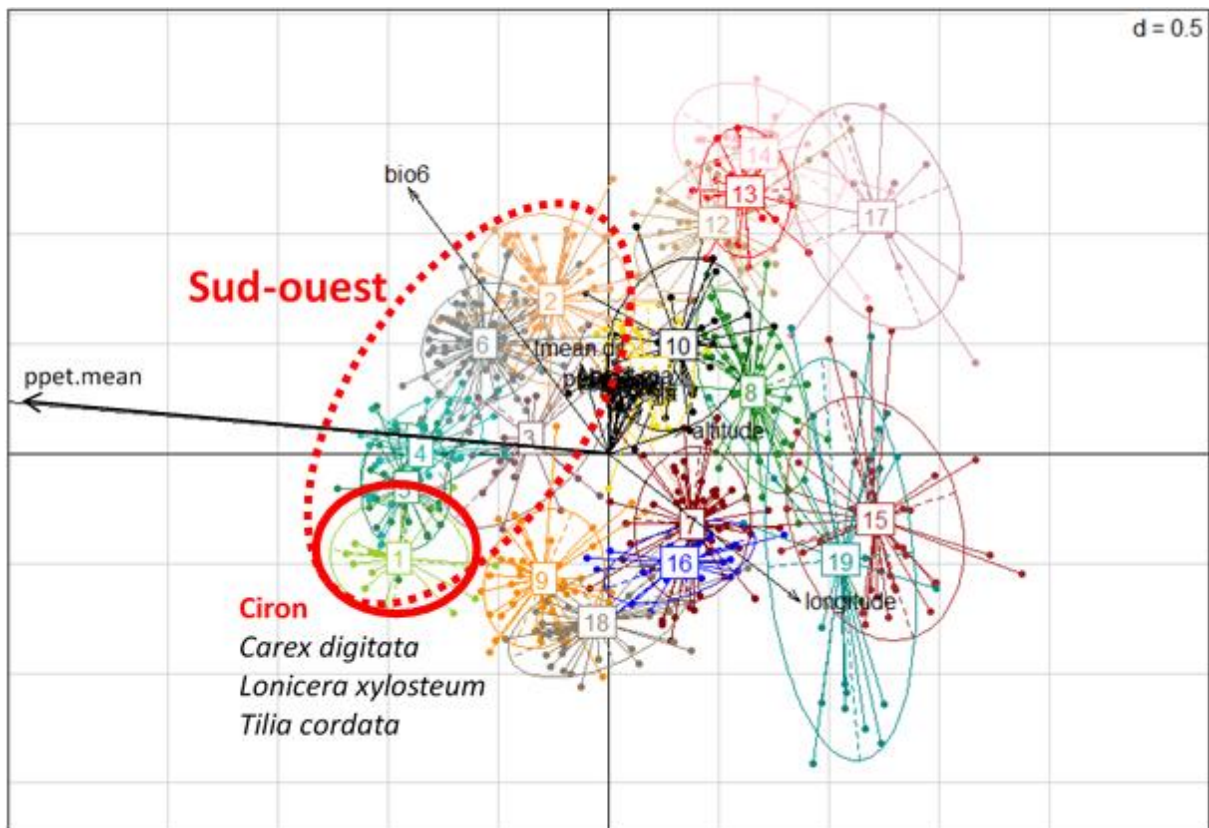


Figure 34 : Représentation des 19 groupes issus de la CAH sur le plan factoriel et projection des variables climatiques en variables supplémentaires sur le jeu de données « partiel »

En effet, pour ces deux variables et une coupure à huit groupes, on observe une forte différence concernant les températures minimales du mois le plus froid, qui sont plus basses pour les groupes 7 et 8. Pour le bilan hydrique, ce sont les groupes sud-ouest qui sont fortement différents des autres groupes. Le bilan hydrique est très inférieur dans le sud-ouest par rapport aux autres groupes de relevés (figure 35).

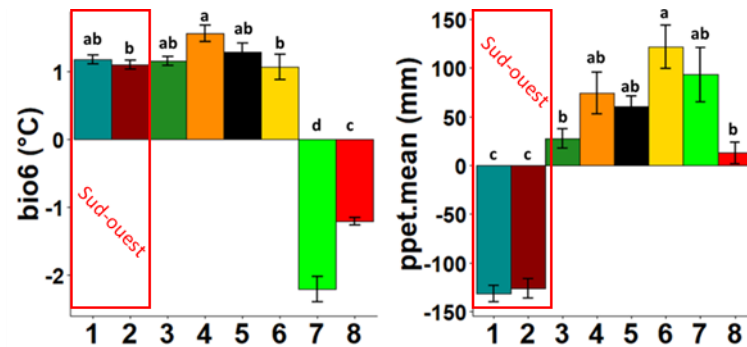


Figure 35 : Moyennes et résultats des post-hoc pour les températures minimales du mois le plus froid (bio6) et le bilan hydrique annuel (ppet.mean)

Si on se base sur la composition floristique uniquement, chaque variable a un effet significatif. Et les plus forts R^2 sont observés pour le pH, les températures et la continentalité. Le groupe 1, le plus à gauche sur le plan factoriel présente un pH moins acide que les groupes 4 et 6 de l'autre côté de l'axe. Les groupes 2 et 5 opposés sur l'axe 2 ont des pH significativement différents, plus acide pour le groupe du sud-ouest. On ne distingue pas de grande différence pour les optimums de températures des espèces caractéristiques. Le groupe 7 a néanmoins un optimum plus bas que les groupes 1 à 5. Pour la continentalité, les espèces des groupes 1, 2 et 4 ont des espèces significativement moins continentales que le groupe 7 (figure 36).

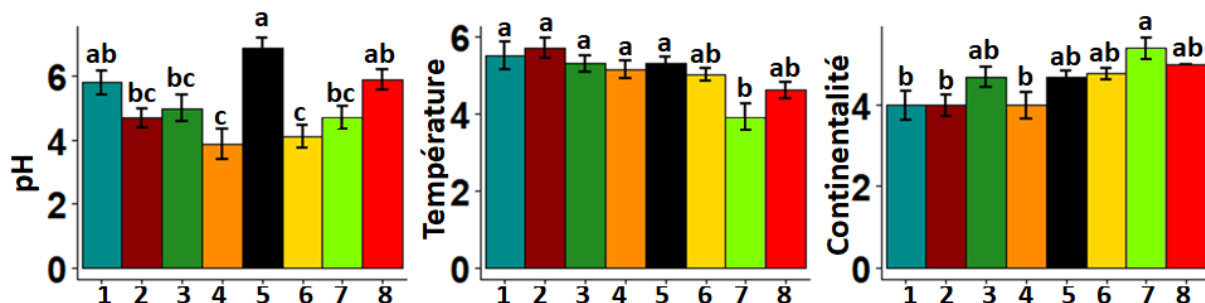


Figure 36 : Moyennes et résultats des post-hoc sur les indices climatiques pH, température et continentalité

Pour résumer : à l'échelle nationale sans marge méditerranéenne, la composition floristique marginale du sud-ouest correspond à des conditions écologiques particulières, notamment au niveau du bilan hydrique annuel.

2.3.2.3. Échelle du Bassin aquitain (jeu de données « Bassin aquitain »)

A l'échelle du Bassin aquitain, on obtient également des communautés bien distinctes d'un point de vue floristique. Notamment le n°1 se distingue, il est constitué exclusivement par des relevés effectués dans le Ciron. Le groupe « CIRON » est très isolé du reste des relevés (figure 37), traduisant une originalité floristique des communautés.

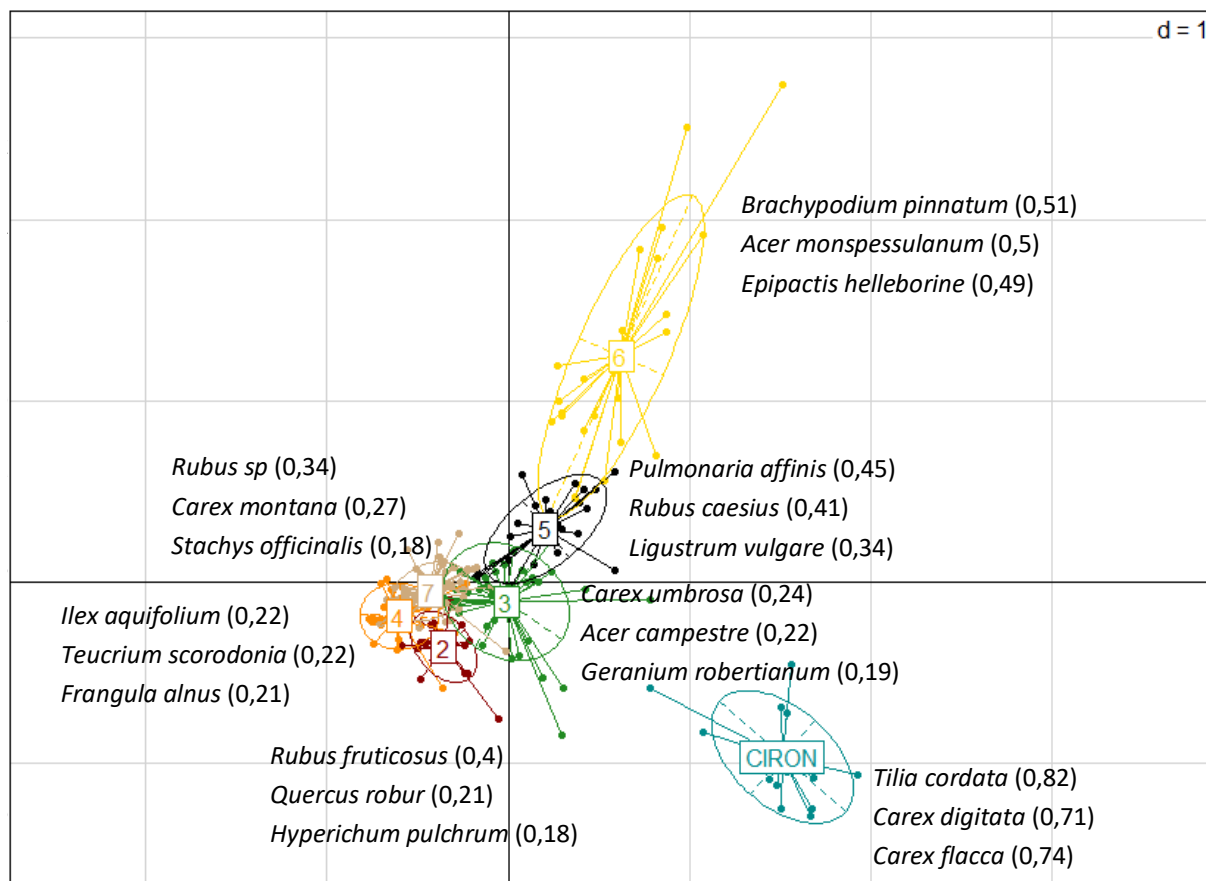


Figure 37 : Représentation des huit groupes issus de la CAH sur le plan factoriel et indication des espèces indicatrices sur le jeu de données « Bassin aquitain » (valeurs indicatrices indval)

Du point de vue de la composition floristique, les valeurs indval des espèces caractéristiques du groupe « CIRON » sont particulièrement élevées. On trouve pour les trois espèces les plus indicatrices : *Tilia cordata* (indval = 0,82), *Carex digitata* (indval = 0,74) et *Carex flacca* (indval = 0,71). Pour les autres groupes, les valeurs de l'indice ne dépassent pas 0,51. Autre groupe un peu isolé, on trouve le groupe 6 qui est caractérisé par des espèces de demi-ombre, neutrocline, xérophile comme *Brachypodium pinnatum*, *Acer monspessulanum* et *Epipactis helleborine*, des espèces à tendance méditerranéenne. Les seuls tests statistiques sur les coefficients d'Ellenberg qui sont significatifs entre les groupes du jeu de données « Bassin aquitain » sont les tests sur le pH du sol ($p < 0.001$) et la texture du sol ($p = 0.049$).

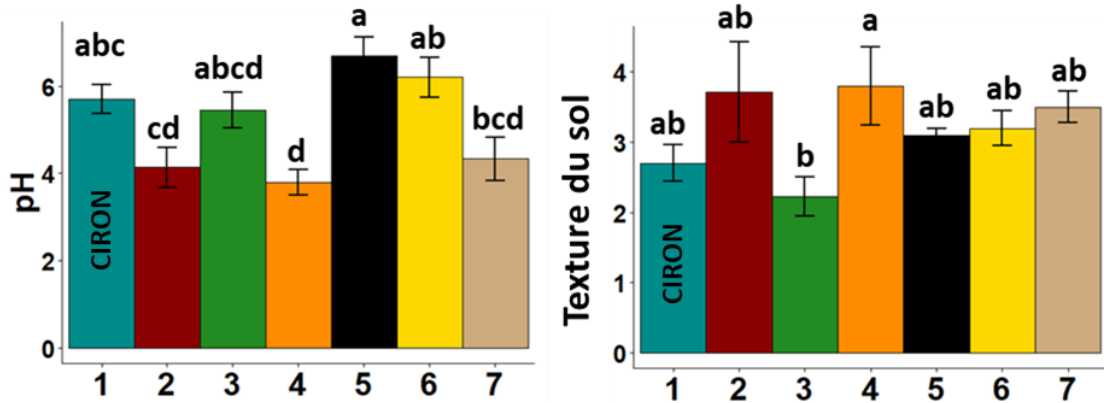


Figure 38 : Moyennes et résultats des post-hoc sur les indices d'Ellenberg pour le pH et texture du sol

Le groupe 1 « CIRON » est composé d'espèces ayant une affinité pour les sols significativement plus basiques que le groupe 4, sans être significativement différent des cinq autres groupes au niveau du **pH** (figure 38).

Pour la **texture du sol**, aucune différence significative entre le groupe « CIRON » et les autres groupes (figure 38).

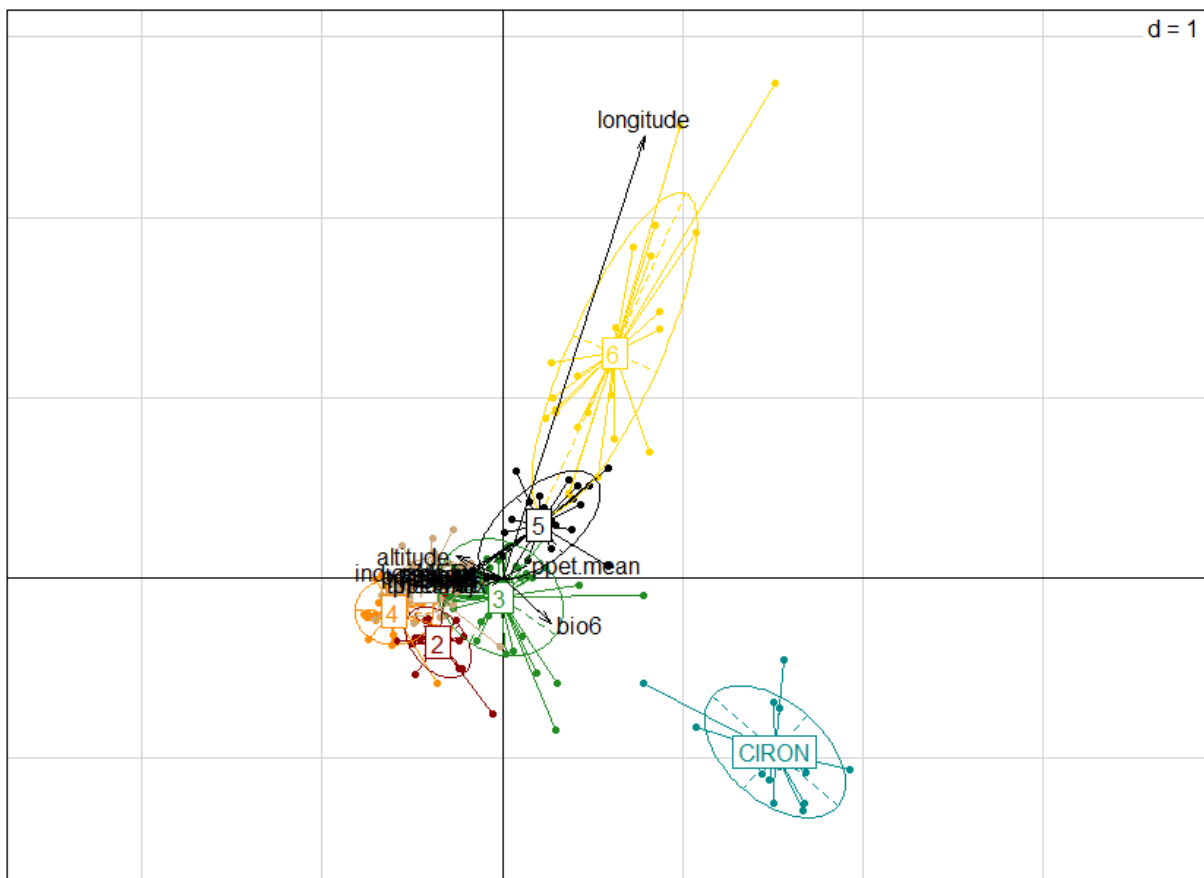


Figure 39 : Projection des variables climatiques sur le plan factoriel

Pour les facteurs climatiques issus de la base de données eumedclim (Fréjaville et Garzon 2018), on n'observe pas de « pattern » particulier sur le plan factoriel (figure 39), hormis une différence concernant la longitude, qui n'est pas corrélée à la différence floristique du groupe CIRON. Si on teste les différences des groupes liées aux facteurs climatiques, tous les facteurs sont significatifs ; néanmoins, le R² des différents modèles n'est pas très élevé (tableau VII).

Tableau VII : Résultats des analyses de variances entre les variables climatiques et les groupes floristiques

Variabes	Pvalue	R ²
bio1	***	0.11
bio5	***	0.23
bio6	***	0.10
tmean.djf	***	0.11
tmean.jja	***	0.12
bio12	***	0.13
bio14	***	0.34
prec.jja	***	0.43
pet.mean	***	0.20
pet.max	***	0.40
ppet.mean	*	0.06
ppet.max	***	0.20
altitude	***	0.13
indiceMED	***	0.38

Les modèles les plus explicatifs de la variance expliquée sont sur les précipitations estivales (prec.jja), l'évapotranspiration potentielle maximale (pet.max) et l'indice méditerranéen (indice MED). Concernant les précipitations estivales, les groupes 1 « CIRON » et 6 ont des précipitations et une évapotranspiration potentielle maximale significativement plus importantes que les autres groupes. Aussi, les groupes 1 « CIRON » et 2 ont un indice méditerranéen inférieur aux autres groupes. Le groupe 7 a l'indice le plus élevé et est en plus différent du groupe 3 (figure 40).

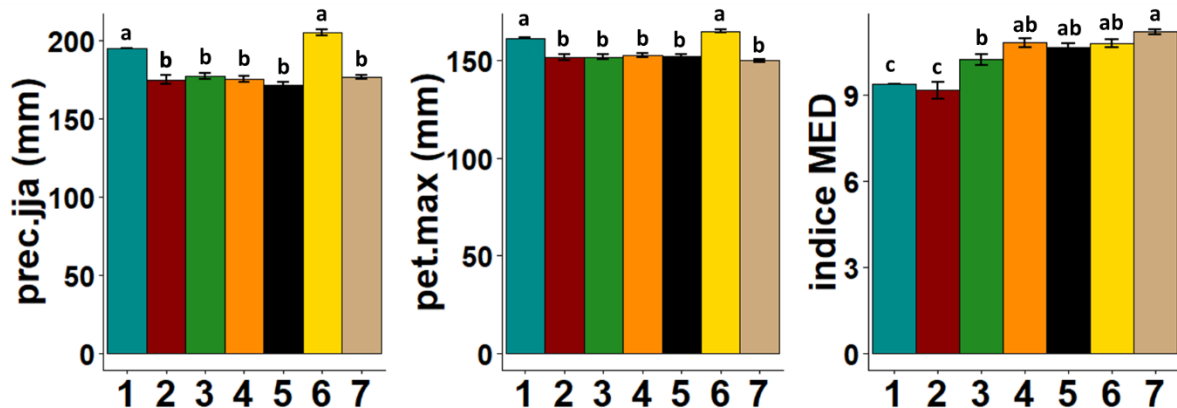


Figure 40 : Moyenne et résultats des post-hoc des variables *prec.jja*, *pet.max* et *indiceMED*

Pour résumer : en plaine, on trouve dans la vallée du Ciron une composition floristique du sous-bois singulière à l'échelle régionale ou du Bassin aquitain, sans pour autant réellement mettre en avant une situation écologique extrême aux niveaux climatique et édaphique.

2.4. Discussion

2.4.1. Différenciation des marges sud-est et sud-ouest de distribution

A l'échelle nationale, les relevés au contact méditerranéen sont extrêmes sur le plan factoriel. Les groupes de relevés étant effectués sur la base de la composition floristique, cette étude suggère que la marge sud-est présente une très forte originalité floristique avec des espèces indicatrices supportant aussi bien des températures très basses qu'élévées, mais également une sécheresse atmosphérique et édaphique. Lorsqu'on augmente le nombre de groupes, la marge sud-est se sépare en deux groupes. Le premier est composé d'espèces montagnardes telles que *Prenanthes purpurea* et *Abies alba*. Ce groupe à affinité montagnarde est exclusif aux relevés du contact méditerranéen (Préalpes) et ne regroupe pas les autres relevés d'altitude du reste de la France. Le deuxième groupe de la marge sud-est est composé d'espèces supra-méditerranéennes bien plus thermophiles et xériques telles que *Buxus sempervirens* et *Quercus pubescens*. À l'échelle nationale on a donc une première originalité et différenciation floristique qui se fait au niveau de la marge sud-est d'aire de répartition, dans un contexte méditerranéo-montagnard de basse ou moyenne altitude. Sur le plan factoriel, ce deuxième groupe du sud-est a tendance à rejoindre le groupe sud-ouest ayant *Rubia peregrina* comme espèce la plus indicatrice. Cette espèce est une espèce thermophile, subméditerranéenne sur sol relativement sec. Cette convergence représente une tendance thermophile du sud de la France. Les deux groupes du sud-ouest sont par ailleurs extrêmes sur l'axe 2, traduisant une deuxième originalité floristique à l'échelle nationale, qui se fait au niveau de la marge sud-ouest d'aire de distribution.

Au premier abord, il semble étonnant de trouver dans le même groupe *Rubia peregrina* qui montre la tendance chaude du sud-ouest, et *Carex pallescens* qui est plutôt une espèce de sol frais et humide. Néanmoins, on retrouve dans ce groupe « RUBPE » les relevés réalisés dans la vallée du Ciron et du piémont pyrénéen. Les gorges de la vallée offrent des conditions stationnelles particulières avec une humidité atmosphérique assez élevée et une température tamponnée tout comme le piémont pyrénéen. Il n'est donc pas aberrant de retrouver dans ce groupe des essences plus mésophiles. Le groupe « RUSAC » du sud-ouest présente des espèces thermophiles également, mais plus mésophiles, ce qui peut expliquer sa plus grande distance avec la marge sud-est méditerranéo-montagnarde

lorsqu'on descend en altitude. Au vu de ces résultats, il semblerait y avoir une originalité floristique des relevés de périphérie de distribution par rapport à ceux que l'on trouve dans le cœur de l'aire de distribution.

=> Marginalité géographique = marginalité floristique

Lorsqu'on s'intéresse aux variables potentiellement explicatives des différences entre groupes, on voit que les deux marges ne diffèrent que très peu sur la base des variables sélectionnées avec les coefficients d'Ellenberg. Ces deux marges se différencient légèrement lorsqu'on parvient à isoler le groupe montagnard dans la marge sud-est, en termes de température et de continentalité notamment entre les groupes « RUBPE » et « PREPU ». Sur ces mêmes variables, les groupes du sud-ouest et le groupe thermophile xérique du sud-est « QUEPU » ne sont pas différents. Hors relevés d'altitude, on a donc ici bien une tendance chaude et sèche qui rapproche écologiquement et floristiquement les deux marges chaudes. L'analyse de la signification écologique des axes est assez difficile avec ce référentiel puisque les groupes sont très proches du côté négatif de l'axe 1 du fait de la forte différenciation floristique du contact méditerranéo-montagnard. A cette échelle d'étude, il semblerait que c'est avant tout la position biogéographique qui conditionne les communautés du sous-bois. En effet la différenciation floristique des hêtraies de la marge méditerranéenne est probablement avant tout liée à la position altitudinale des peuplements à hêtre des Préalpes, car il apparaît très nettement une différence altitudinale des groupements du sud-est. Néanmoins, cette variable couplée à des températures minimales du mois le plus froid relativement basses ne semble pas expliquer à elle seule les différences floristiques car ces groupements sont bien distincts des autres relevés d'altitude. Aussi, il est important de rappeler que les relevés d'altitude sont beaucoup plus riches en espèces que les relevés de basse altitude. On pourrait donc également expliquer une forte originalité floristique lié à une richesse plus importante et donc des cortèges particuliers. Ici, la cartographie de l'aire de distribution du hêtre ne situe pas les relevés des Diois et Baronnies dans la périphérie de l'aire de distribution. Néanmoins, la position en bordure du cœur et la présence du hêtre uniquement en altitude nous fait penser que nous sommes tout de même en marge géographique dans cette situation. Concernant l'autre marge et malgré son climat océanique, nos résultats indiquent que le sous-bois de

la marge sud-ouest semble soumis à un bilan hydrique négatif (ppet.mean \approx -100 mm), bien inférieur aux autres groupes, ce qui pourrait les placer en situation de marginalité écologique.

En conclusion, à cette échelle d'étude on montre qu'en situation géographique limite (= marginalité géographique) d'une essence forestière, le cortège floristique associé est original (= marginalité floristique) et soumis à des conditions écologiques extrêmes (marginalité écologique).

Pour aller plus loin dans l'analyse des variables bioclimatiques et vérifier une situation de marginalité écologique de la marge thermo-atlantique, il est préférable de s'intéresser au référentiel national « partiel » afin de gommer l'effet trop fort de l'originalité floristique et écologique liée à l'altitude de la marge sud-est.

2.4.2. Originalité et position écologique des peuplements à hêtre du sud-ouest

A cette échelle d'étude, nos résultats mettent en avant de manière plus claire une originalité floristique du sous-bois de hêtre en périphérie de l'aire de distribution de l'espèce. Pour la coupure à huit groupes, ceux-ci sont finalement relativement bien définis et ne se superposent que très peu. On retrouve nos deux groupes du sud-ouest, assez isolés de l'ensemble des autres relevés, ce qui signifie que les peuplements à hêtres du Bassin aquitain ont une composition floristique particulière. Le groupe 1 du sud-ouest, qui est le plus extrême négativement sur l'axe 1, est significativement plus chaud et moins continental que le groupe 6 à l'opposé. Cette même relation est significative avec le second groupe du sud-ouest, pourtant un peu moins extrême sur l'axe 1. Sur l'axe 2, la relation avec le pH est bien présente entre les groupes extrêmes 6 et 8. Les deux groupes du sud-ouest sont les plus chauds et le groupe le plus à droite est le plus froid. Le gradient de température se fait donc de la droite vers la gauche, de façon opposée à la continentalité et à l'humidité atmosphérique. Les relevés composant ce groupe extrême à droite sont principalement des relevés d'altitude, ce qui signifie que ces deux gradients correspondraient à un gradient d'altitude. On passe du collinéen chaud au collinéen, vers le montagnard le long de cet axe factoriel. Toutefois, si on s'intéresse à la répartition du hêtre en France, on le trouve en montagne dans la moitié sud et en plaine dans la moitié nord. Lorsqu'on décompose les relevés composant les groupes du sud-ouest, on s'aperçoit que ce sont pour la grande majorité des relevés effectués dans les hêtraies collinéennes. Seuls quelques relevés sont

effectués dans les Pyrénées, mais à une altitude relativement basse ne dépassant pas les 400 m. L'analyse de cet axe factoriel est donc tout à fait cohérente avec un gradient d'altitude, comme observé pour le jeu de données complet. Pour le pH, les espèces les plus acidiphiles se trouvent du côté positif de l'axe 2, et des espèces plutôt neutrophiles à l'opposé. Il semble que l'axe 2 soit davantage lié aux caractéristiques édaphiques mais il est difficile d'observer un « pattern » avec l'humidité et la texture du sol. Le groupe 2 est le plus acide et sur texture grossière. Ceci semble cohérent puisque les sols sableux sont plus acides que les sols argileux, qui retiennent mieux les bases échangeables. En général, il y a plus d'eau retenue lorsque la texture est fine, même si une roche calcicole est toujours plus sèche du fait des fissures entraînant la pénétration de l'eau. Le sens de l'humidité du sol est donc quand même cohérent avec le pH et la texture si l'on regarde la roche mère. Si on s'intéresse à l'espèce la plus caractéristique du groupe le plus en haut à droite (groupe 6), on trouve *Vaccinium myrtillus*. L'interprétation de nos axes semble cohérente puisque c'est une espèce commune en montagne, rare ou absente dans le sud-ouest de la France. C'est une espèce mésophile principalement acidiphile qu'on retrouve sur les montagnes siliceuses. L'axe 2 peut donc être plus généralement relié à la roche mère qui est calcicole sur le côté négatif et siliceuse du côté positif. À l'opposé, l'espèce la plus caractéristique en bas à gauche (groupe 1) est *Rubia peregrina*. Le caractère indicateur de cette espèce est thermoxérophile calcicole et neutrocline à large amplitude dans le sud-ouest. De façon similaire, l'espèce la plus indicatrice du groupe le plus négatif sur cet axe (groupe 5) est *Mercurialis perennis*. C'est une espèce mésoxérophile à mésophile neutrocalcicole qui se présente dans des bois assez frais. Le groupe 8 très proche de ce dernier est un peu plus extrême et caractérisé par *Viola reichenbachiana* et *Crataegus laevigata*, toutes deux neutroclines. D'un point de vue purement climatique, la relation de l'axe 1 avec les variables bioclimatiques est assez bien confirmée. Le groupe 7 le plus à droite possède les températures minimales les plus faibles du mois le plus froid suivi du groupe 8 puis du reste. De plus, on observe assez bien le gradient de bilan hydrique depuis la gauche de l'axe vers la droite de l'axe. Etant donné ces résultats, on peut voir ici que dans le sud-ouest, en position de limite géographique, on observe un cortège floristique particulier et une marginalité écologique. Néanmoins, là encore, la composition des communautés ne reflète pas cette limitation écologique car on retrouve aussi bien des espèces de milieux chauds et secs que de milieux frais et humides. On voit

également qu'à cette échelle d'étude, le cortège du Ciron est particulier et hautement caractéristique si on regarde les valeurs de l'indice. En position écologique extrême sur le plan factoriel, sa flore ne reflète néanmoins pas une limite écologique à l'échelle nationale.

2.4.3. *Originalité floristique des communautés à hêtre de la vallée du Ciron*

Si on essaie d'affiner ce qu'il se passe au niveau de la périphérie sud-ouest d'aire de distribution en regardant le jeu de données « Bassin aquitain », l'originalité floristique de la vallée du Ciron apparaît encore plus nettement.

En effet, de par sa position sur le plan factoriel et les valeurs individuelles de ses espèces caractéristiques, il n'y a plus de doute sur l'originalité floristique du sous-bois de la vallée à l'échelle du Bassin aquitain. Néanmoins, sur la base des coefficients d'Ellenberg, plus aucune variable climatique n'est significative. Seul le pH et la texture du sol sont différents entre les groupes. Malgré un effet significatif, aucune de ces variables ne permet d'isoler le Ciron. L'optimum écologique pour le pH de son cortège est intermédiaire, uniquement différent du groupe 4 et d'aucun pour la texture. Ce résultat montre ici clairement que malgré une composition très originale aucune de ces variables écologiques ne permet d'expliquer la marginalité floristique. L'originalité floristique retrouvée dans la vallée du Ciron est alors d'autant plus importante puisque malgré une niche écologique équivalente, on a un assemblage d'espèces exceptionnelles. L'originalité floristique de la hêtraie du Ciron peut donc être liée à l'histoire des communautés ou bien au manque de précision des variables écologiques données par les coefficients d'Ellenberg. Si on regarde maintenant les variables climatiques modélisées, les variables sont significatives mais la variance expliquée par les modèles est assez faible. Les précipitations de la période estivale et l'évapotranspiration potentielle maximale semblent relativement importantes dans la vallée, comparé aux autres groupes. De plus, l'indice méditerranéen, indicateur de l'aridité estivale, montre que le mésoclimat de la vallée du Ciron est relativement aride avec l'indice le plus bas. De façon générale, on voit ici que la vallée du Ciron est en situation écologique extrême à l'échelle nationale et régionale mais ceci n'est pas reflété par son cortège floristique, qui est caractérisé par des espèces de milieux frais et ombragés. Dans cette partie, on met donc ici l'accent sur les particularités stationnelles du site qui permettent en plus d'espèces thermo-xérophiles, la présence

de végétaux mésophiles et d'espèces neutrocalcicoles dans un massif landais sur sol acide. On peut ainsi trouver des espèces assez rares dans la région comme *Carex digitata*, *Euphorbia hyberna*, *Lonicera xylosteum* ou encore sur certains sites seulement, *Geranium sanguineum* (figure 41).

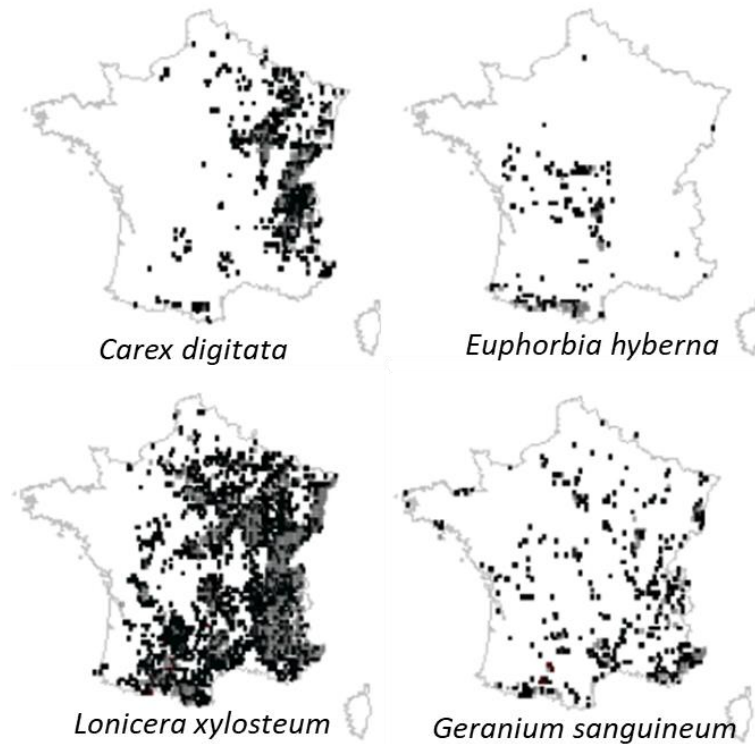


Figure 41 : Distribution observée de *Carex digitata*, *Euphorbia hyberna*, *Lonicera xylosteum* et *Geranium sanguineum* selon telabotanica

Ce chapitre nous permet de conclure sur notre hypothèse et notre modèle théorique (figure 18). En effet, on montre ici que les populations isolées en périphérie du cœur de l'aire de distribution présentent une originalité floristique, éliminant les deux premiers cas de figures. Dans le cas d'un refuge comme la vallée du Ciron, le contexte régional se situe en marginalité écologique, éliminant le troisième cas de figure. Ce résultat confirme donc les études précédentes qui admettent que les limites géographiques des aires de répartition reflètent les limites des niches écologiques et donc que les espèces vivent dans des conditions de plus en plus marginales vers le bord de leurs aires de répartition (Lee-Yaw et al. 2018). Néanmoins, les conditions stationnelles semblent tamponner le climat général, les facteurs locaux et le microclimat prennent probablement le dessus si on se base sur les caractéristiques écologiques des espèces caractéristiques composant les communautés. On obtient ainsi des cortèges exceptionnels liés à des assemblages d'espèces de milieux différents qui sont rares régionalement. Si on se replace dans les deux dernières situations restantes de notre modèle (figure

18), il semblerait qu'à l'échelle nationale on soit dans le dernier cas de figure avec un environnement hors cœur qui est défavorable, donc en marginalité écologique pour le hêtre et ses communautés associées. Néanmoins, il semblerait qu'à une échelle plus fine, les micro-refuges comme la vallée du Ciron soient caractéristiques de la quatrième possibilité (figure 42). En effet, on trouve un cortège floristique différent entre le cœur et la marge de répartition. L'environnement semble identique entre le cœur et le fragment si on analyse les caractéristiques écologiques des espèces, mais il est défavorable dans le milieu « interstitiel ». La fragmentation de l'aire de distribution serait donc liée à une fragmentation environnementale à laquelle s'ajoute une modification de la structure biotique du fragment liée à son isolement. L'étude approfondie de l'environnement abiotique de la vallée du Ciron semble donc primordiale pour valider définitivement notre hypothèse.

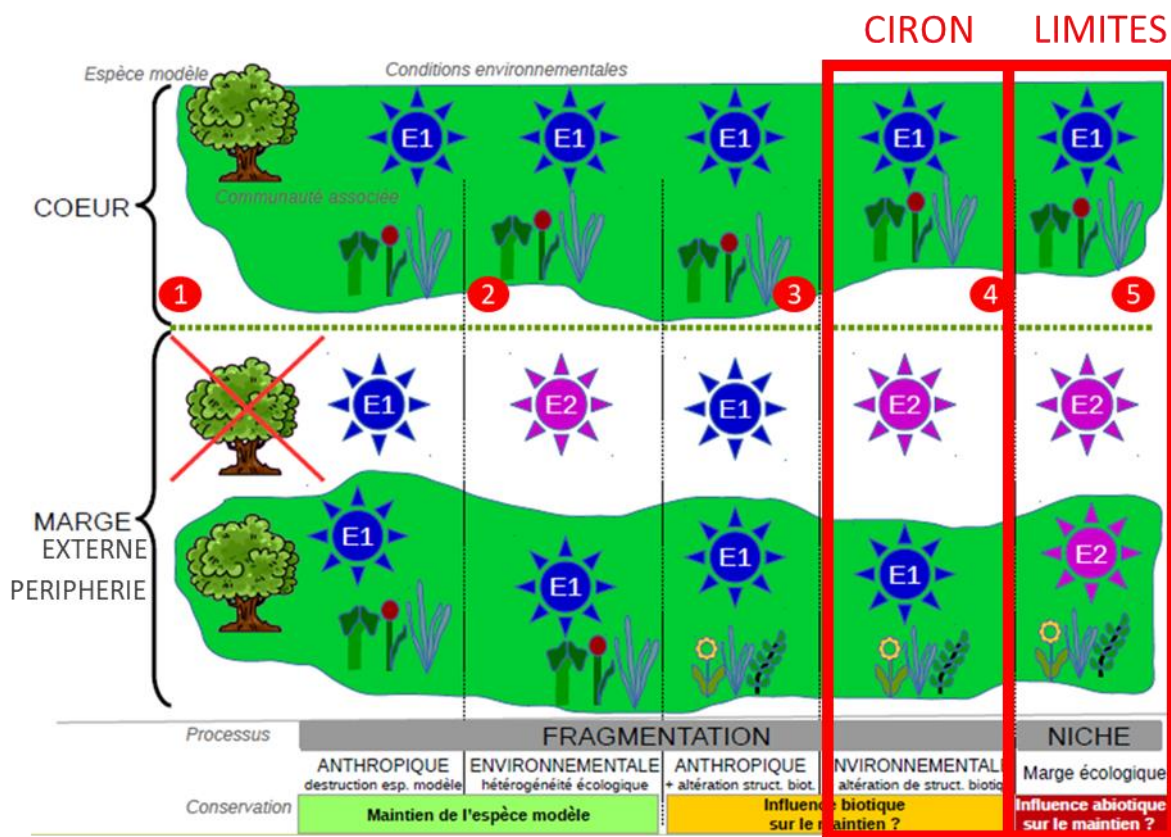


Figure 42 : Sélection de la situation de la vallée du Ciron sur notre schéma théorique

Comme cité en introduction, la flore permet d'aborder des processus à une échelle très fine, car elle caractérise à la fois les conditions micro, méso et macro-climatiques. L'étude de la flore accompagnatrice du hêtre permet de montrer des différences de composition floristique liées aux conditions climatiques et édaphiques lorsqu'on se trouve en marge d'aire de répartition et permet

effectivement de mettre en évidence les liens fonctionnels de la communauté avec son milieu naturel. La prise en compte de la flore dans le modèle de E Silva et al. (2012) permet d'augmenter la présence potentielle du hêtre notamment en marge sud. Ce concept est intéressant puisqu'il permet d'aborder la notion de hêtraies potentielles où la communauté présente localement est caractéristique du hêtre, c'est-à-dire qu'elle permet de montrer que les conditions stationnelles nécessaires à la présence du hêtre sont réunies. Néanmoins, le hêtre y est absent. Ce concept est très intéressant notamment pour les questions de conservation car l'étude approfondie de ces hêtraies potentielles pourrait permettre de comprendre les facteurs responsables de son absence (E Silva et al. 2012) et d'y remédier s'il en est encore temps. Ce dernier point semble primordial car les différences climatiques enregistrées entre le cœur et la marge de distribution pourraient très bien être inférieures à l'impact humain et à l'altération environnementale et ainsi donc modifier l'aire de distribution. Dans le cas de la vallée du Ciron, étant donné sa persistance et son isolement depuis des milliers d'années, il est difficile de dire si la présence du cortège caractéristique associé au hêtre est uniquement liée aux conditions stationnelles particulières que nous verrons dans le chapitre suivant, ou s'il est lié à la chorologie et à l'histoire du site.

Si on se replace dans le contexte général de l'étude, on voit que l'échelle des communautés en limite d'aire de répartition n'est pas à exclure. Lorsqu'on s'intéresse à la distribution d'une essence forestière, on s'aperçoit qu'en limite d'aire de répartition est associé un cortège d'espèces exceptionnel sans être forcément en limite écologique localement. Avec le changement climatique, les zones refuges sont menacées alors qu'elles abritent des communautés qui sont exceptionnelles. Montrer que la limite d'aire de distribution d'une espèce cible dominante et structurante abrite des assemblages exceptionnels est très important pour les questions de biodiversité et de sauvegarde des sites, mais encore plus dans le fondement même des opérations de conservation. Finalement, s'il fallait choisir, vaut-il mieux conserver une essence en particulier ou son cortège associé original ?

Chapitre 3 : Facteurs locaux responsables de la persistance des populations à hêtre en marge chaude de l'aire de distribution (cas de la vallée du Ciron)

3.1. Introduction

Comme dit précédemment, dans la vallée du Ciron, les hêtres ne sont pas présents partout. On les trouve principalement confinés dans les gorges calcaires et en bord de rivière (figure 43), associés à une ripisylve relativement dense et continue. Suite à une étude menée en 2014 par le Syndicat d'aménagement du bassin versant du Ciron, chaque individu a pu être géoréférencé et identifié selon trois catégories : adulte/semencier, sub-adulte et juvénile. Un travail sous ArcGIS a permis de générer l'ensemble des cartes ci-dessous.

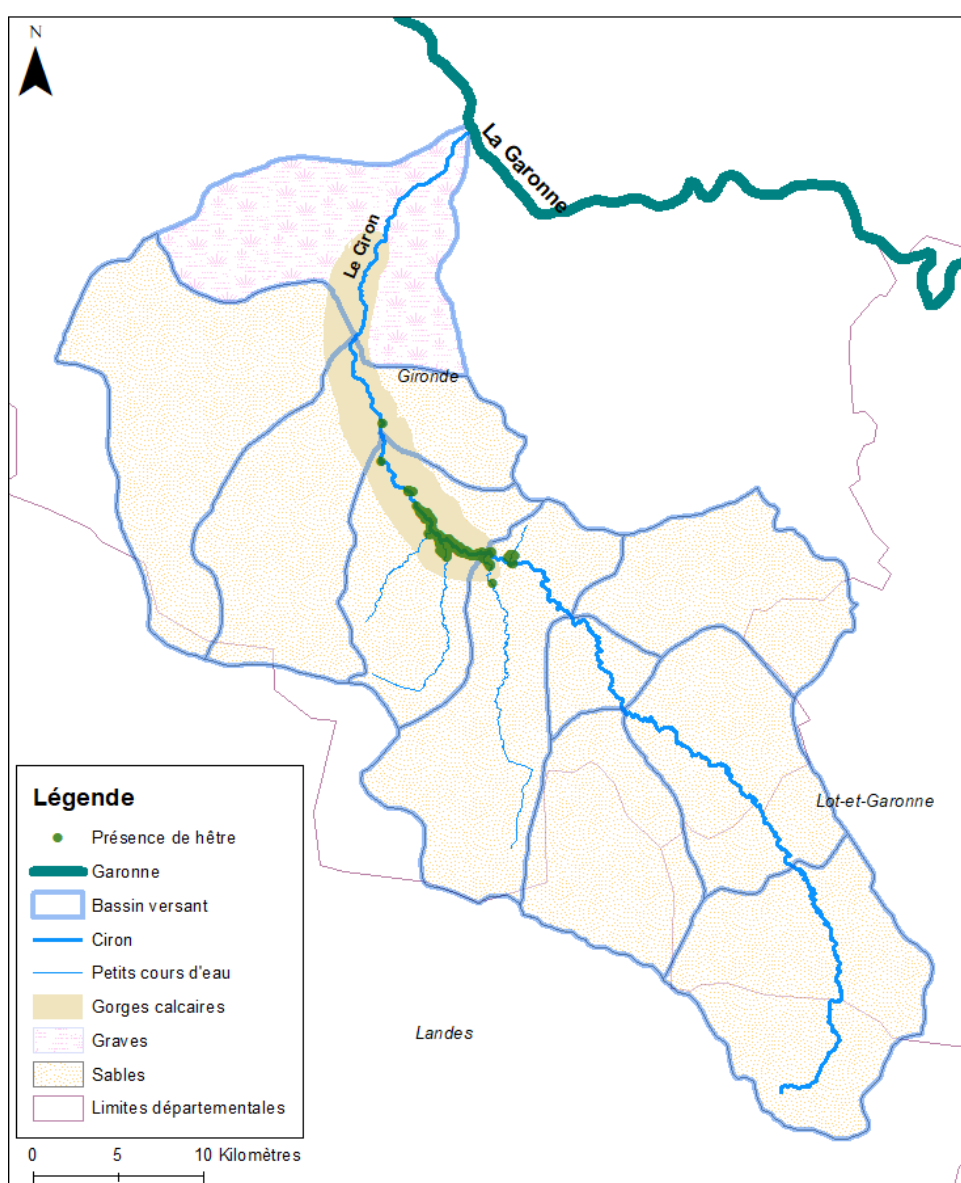


Figure 43 : Localisation des hêtres au sein du bassin versant de la vallée du Ciron

Sous logiciel SIG, si on crée une zone tampon de 200 m, tous les 400 m et sur toute la longueur du Ciron, il est possible en croisant avec les données de présence de créer une carte représentant la densité en hêtre le long du cours d'eau (figure 44). Cette carte nous permet alors d'identifier des disparités dans la répartition et la densité en hêtre au sein même des gorges calcaires. Lorsque nous regardons plus précisément dans les zones présentant une faible densité en hêtre (figure 44) nous pouvons remarquer qu'il s'agit en réalité de zones anthropisées où la présence d'habitations et de prairies peut expliquer, au moins en partie, ces différences de densités.

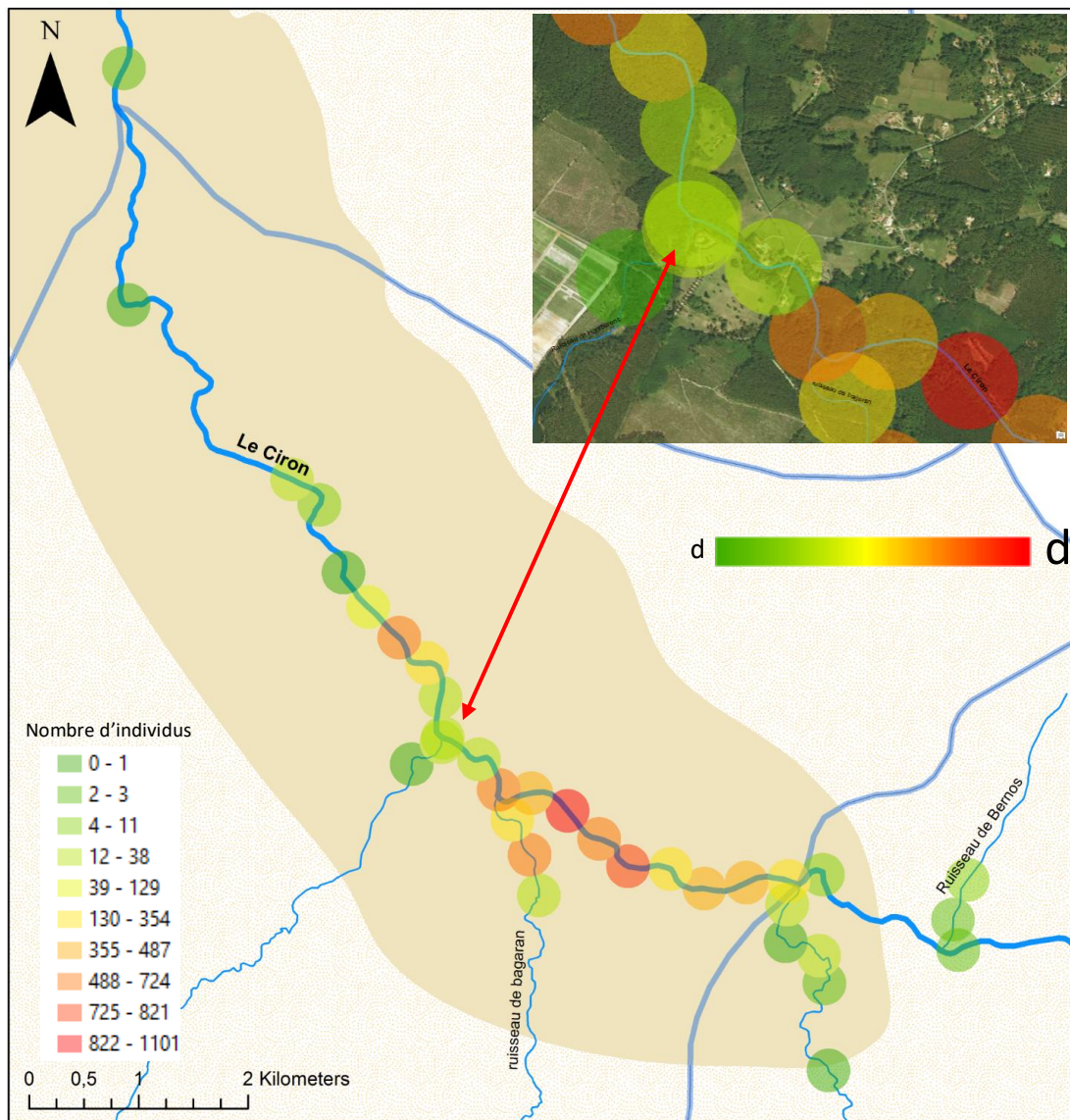


Figure 44 : Carte de densité de hêtre dans la vallée du Ciron réalisée sous ArcGIS

À l'échelle régionale, dans un contexte de marge de répartition, nous avons pu voir précédemment le fort isolement géographique de ce peuplement à hêtre. Une des principales hypothèses mises en avant pour expliquer la persistance du hêtre dans la vallée serait la présence d'un mésoclimat particulier, favorisant localement sa persistance et donc sa régénération. Lorsqu'on étudie plus en détail la régénération du hêtre dans la vallée, on peut s'intéresser à la localisation des trois catégories de hêtre qui y sont présentes (figure 45). On remarque qu'en 2014, la plus grande proportion de hêtre était dans la catégorie des juvéniles (figure 45-A), probablement liée à la fainée de l'année précédente (2013). Les adultes semenciers (figure 45-C) produisent alors des faînes viables qui sont vernalisées au sein de la vallée et qui germent jusqu'au stade juvénile. La figure 45-B nous permet de voir que malgré une mortalité des juvéniles, des subadultes arrivent à se développer.

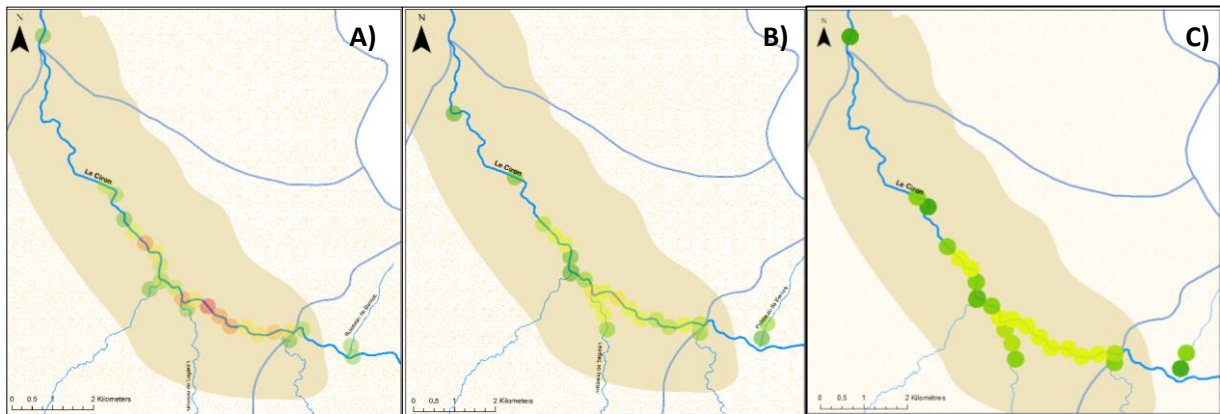


Figure 45 : Localisation des trois catégories de hêtre (A : juvéniles ; B : subadultes ; C : adultes/semenciers)

Ce point est très important, car une des principales hypothèses de la raréfaction du hêtre dans la région est le manque de froid nécessaire à la vernalisation des graines et donc à la germination. Ici, on voit que les conditions stationnelles de la vallée permettent actuellement le succès de régénération de la hêtraie (production de graines viables, germination et croissance). Aussi, comme vu dans le précédent chapitre, le site héberge des communautés végétales originales et plus ou moins uniques à l'échelle de la région et du pays. Dans un contexte régional défavorable à sa présence, l'intérêt de ce chapitre est d'essayer de comprendre comment la hêtraie de la vallée du Ciron a réussi à persister à travers le temps. Existe-t-il une situation climatique particulière ? L'Homme est-il à l'origine de la raréfaction du hêtre ? Il est évident qu'une compréhension fine du fonctionnement de la vallée permettra de mieux participer à sa conservation.

Lorsque l'on s'intéresse à la répartition des espèces, plusieurs échelles sont importantes à considérer. Dans notre étude des marges de répartition et de persistance des espèces au sein de zones refuges, c'est l'échelle locale incluant le microclimat et les caractéristiques du sol qui prime dans la détermination des limites de répartition (Seynave et al. 2008). Si l'on reprend les définitions, le climat peut se définir comme l'ensemble des états habituels et fluctuants de l'atmosphère en un lieu donné (de Parcevaux et Huber 2007). Selon l'échelle spatiale d'étude, on distingue plusieurs échelles du climat (de Parcevaux et Huber 2007, Da Lage et Métaillé 2000, Lacoste et Salanon 1999, Guyot 1999). À l'échelle du globe, les climats généraux sont principalement dépendants de la latitude et de la circulation générale de l'atmosphère. Ils se succèdent plus ou moins de part et d'autre de l'équateur pour former des climats zonaux dans lesquels vont se différencier des macroclimats. Ces macroclimats, pour une échelle de 1000 km, sont conditionnées par les mouvements des masses d'air et se distinguent selon la position géographique, l'orographie et la proximité des océans (Lacoste et Salanon 1999, de Parcevaux et Huber 2007). À l'échelle de 100 km en plaine et 10 km en montagne, les mésoclimats (ou climats locaux) correspondent à des configurations géomorphologiques ou situations particulières comme une étendue d'eau, une vallée ou un massif forestier qui sont susceptibles de modifier le bilan énergétique et l'écoulement de l'air. Enfin, à l'intérieur de chaque mésoclimat, à l'échelle de la parcelle (0,1 km), on distingue plusieurs microclimats, qui dépendent des caractères topographiques, édaphiques, et biotiques propres à chaque station. Pour aller plus loin, entre le mésoclimat et le microclimat (de 1 à 10 km) on peut également parler de topoclimat pour désigner un climat local pour lequel l'orographie constitue l'un des critères principaux d'identification (vallée ou versant d'une montagne par exemple). On peut enfin parler de phytoclimat à une échelle encore plus fine lorsqu'on étudie l'intérieur d'un couvert végétal (de Parcevaux et Huber 2007 et Guyot 1999). Il est important de souligner que le terme microclimat est très souvent utilisé à mauvais escient, souvent appliqué par extension à une entité géographique réduite, alors que si on se réfère à ces définitions, il ne devrait être utilisé que pour une échelle vraiment réduite de l'ordre de 1 à 100 m.

De ce fait, alors que beaucoup de chercheurs parlent de microclimat dans la vallée du Ciron, il est alors préférable de parler du mésoclimat général de la vallée, qui est lui-même constitué d'une multitude

de microclimats. Le microclimat d'un site résulte d'une combinaison de variables : rayonnement, température, précipitations et vent en sont les principales et sont dépendants des conditions générales (forçage météorologique) et stationnelles (sol, canopée, etc...). Il résulte ainsi de la modification du climat local sous l'influence des conditions mésologiques de la station telles que la topographie (altitude, relief, pente exposition), le sol (couleur, structure, humidité), mais également de la présence des organismes, particulièrement de la structuration de la végétation, mais aussi de la combinaison de ces facteurs (Lacoste et Salanon 1999).

Le but de ce troisième chapitre de thèse est d'essayer de comprendre quels sont les facteurs locaux (relief, exposition, contexte géomorphologique, structure de la végétation) (1) qui structurent les différences microclimatiques et le mésoclimat de la vallée du Ciron, (2) permettent la persistance du hêtre dans la vallée, et (3) distinguent les différentes communautés végétales.

3.2. Matériels et méthodes

3.2.1. Dispositif expérimental

Afin de mettre en évidence la présence d'un mésoclimat particulier, un suivi microclimatique a progressivement vu le jour depuis 2013 dans la vallée du Ciron. Entre 2013 et 2017 un ensemble de 39 sondes climatiques (HOBO® U23 Pro v2) ont été installées et sont réparties depuis Sauméjan (Lot-et-Garonne) en amont, jusqu'à Preignac à l'aval (figure 47). Ces sondes se répartissent selon différents facteurs écologiques : contexte géomorphologique (secteur « graves », « gorges » et « plateau landais »), topographie (relief et exposition) et nature du couvert forestier (ouvert, pinède, mixte, feuillus) (figure 46). Au sein de chaque secteur géomorphologique, nous retrouvons au moins une répétition de chaque type de canopée forestière (du milieu ouvert aux forêts denses de feuillus), mais c'est uniquement dans la partie intermédiaire où se situent les gorges calcaires que les facteurs « relief » et « exposition » sont répétés. Les caractéristiques écologiques de chaque sonde sont présentées dans le tableau VIII.

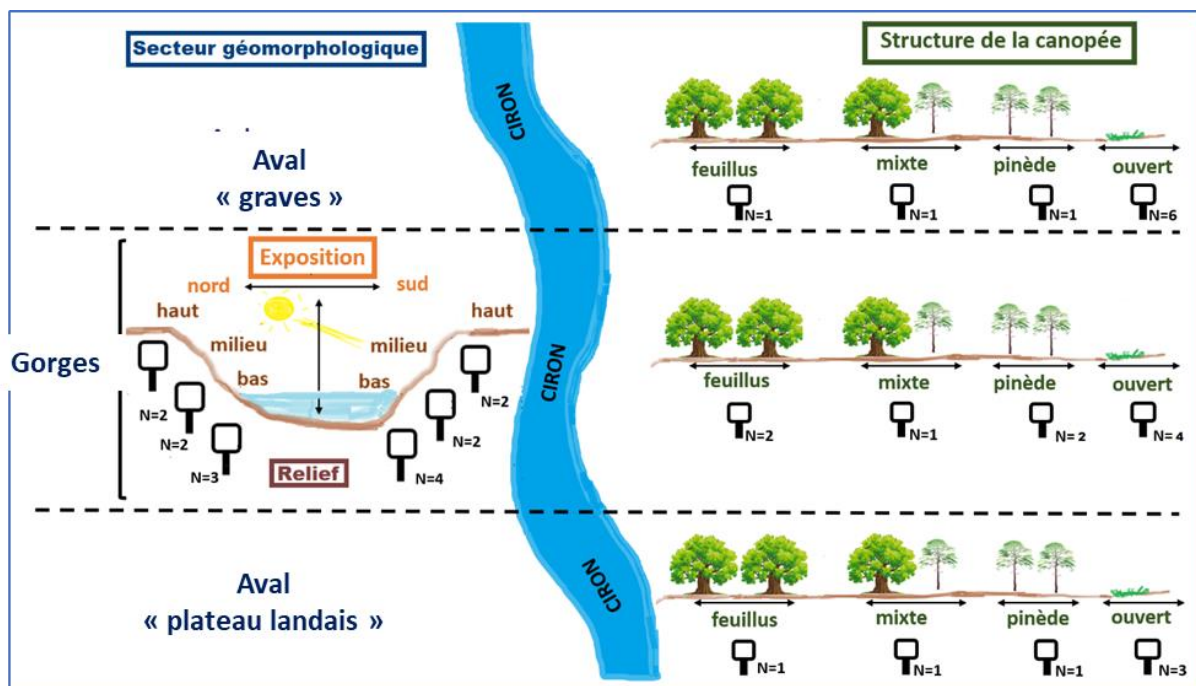


Figure 46 : Schéma du dispositif expérimental microclimatique de la vallée du Ciron

On peut voir ici qu'il y a 9 sondes dans la partie aval, 24 dans la partie gorges et 6 dans la partie amont. Ce déséquilibre s'explique par le nombre de facteurs étudiés dans la partie gorges qui est plus important, mais aussi par le fait que c'est dans cette zone que le hêtre est le plus présent, un échantillonnage plus important était donc nécessaire.

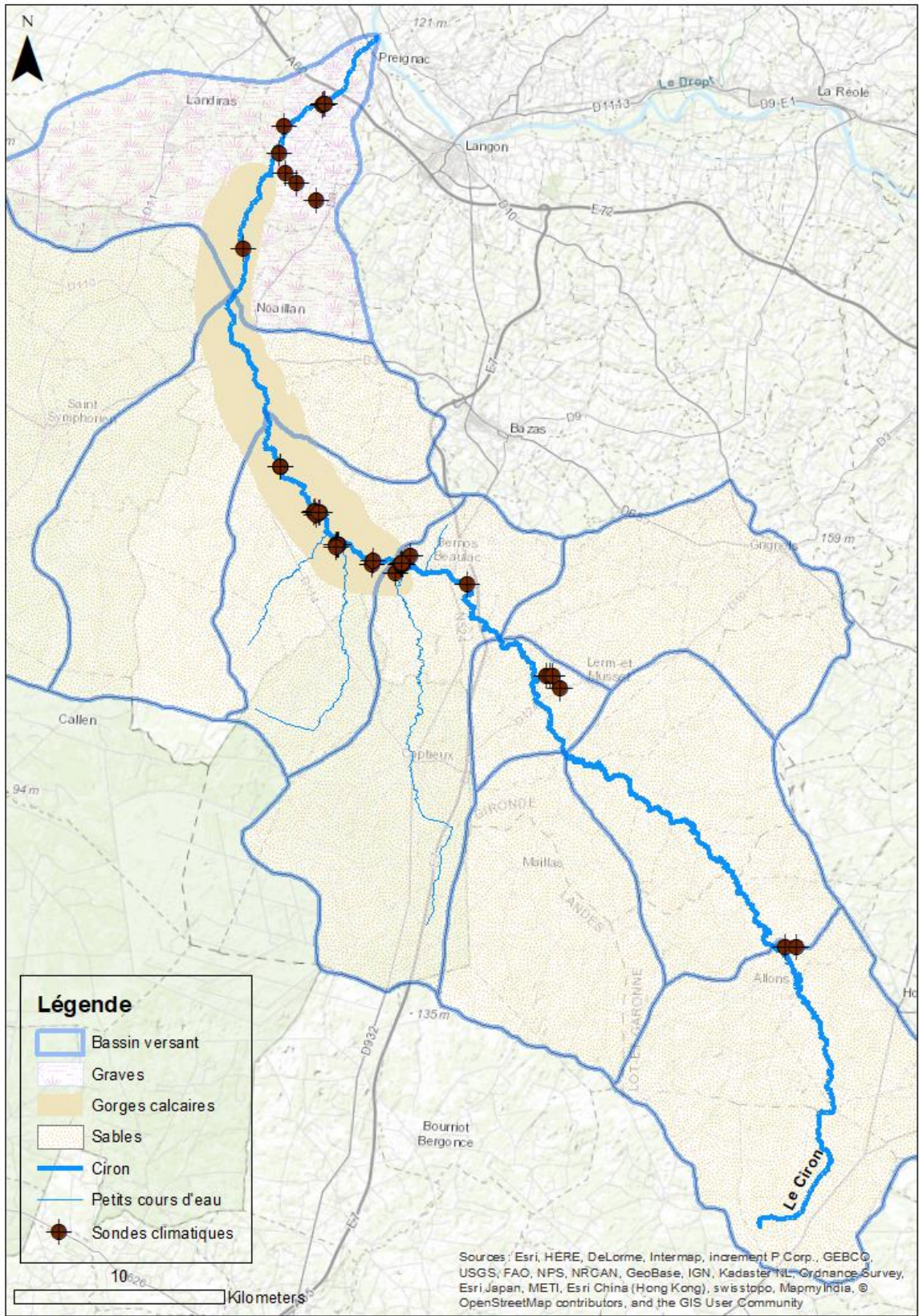


Figure 47 : Localisation des stations météo (HOBOS) dans la vallée du Ciron

Tableau VIII : Caractéristiques écologiques des sites des sondes climatiques

Secteur	Relief	Exposition	Canopée	HOBOS
gorges	bas de versant	adret	feuillus	H06
gorges	bas de versant	adret	feuillus	H12
gorges	bas de versant	ubac	feuillus	H18
gorges	bas de versant	ubac	pinède	H34
gorges	bas de versant		feuillus	H21
gorges	bas de versant		feuillus	H23
gorges	bas de versant		feuillus	H26
gorges	haut de versant	adret	feuillus	H08
gorges	haut de versant	adret	feuillus	H14
gorges	haut de versant	ubac	feuillus	H16
gorges	haut de versant	ubac	pinède	H32
gorges	milieu de versant	adret	feuillus	H07
gorges	milieu de versant	adret	feuillus	H13
gorges	milieu de versant	ubac	feuillus	H17
gorges	milieu de versant	ubac	feuillus	H33
gorges	plateau		feuillus	H27
gorges	plateau		feuillus	H36
gorges	plateau		mixte	H35
gorges	plateau		ouvert	H22
gorges	plateau		ouvert	H24
gorges	plateau		ouvert	H25
gorges	plateau		ouvert	H31
gorges	plateau		pinède	H19
gorges	plateau		pinède	H20
graves	plateau		feuillus	H38
graves	plateau		mixte	H39
graves	plateau		ouvert	H01
graves	plateau		ouvert	H02
graves	plateau		ouvert	H03
graves	plateau		ouvert	H04
graves	plateau		ouvert	H05
graves	plateau		ouvert	H11
graves	plateau		pinède	H37
plateau landais	plateau		feuillus	H30
plateau landais	plateau		mixte	H29
plateau landais	plateau		ouvert	H09
plateau landais	plateau		ouvert	H10
plateau landais	plateau		ouvert	H15
plateau landais	plateau		pinède	H28



Figure 48 : Transect

Afin d'étudier les effets « relief » et « exposition », un transect complet de 6 sondes a été installé comprenant 3 sondes de chaque côté de la rive, en haut de versant, à mi-pente et en bas de versant selon une exposition nord/sud (figures 46 et 48). Deux autres demi-transects avec des expositions intermédiaires NO/SE ont été installés pour répéter ces deux facteurs.

Majoritairement installés sous couvert de feuillus pour isoler chaque facteur, une seule sonde (H32) en situation de haut de versant d'un transect, est présente sous une canopée de pin maritime.

Afin d'éviter tout biais dans l'analyse des données microclimatiques, nous avons décidé de procéder à une intercalibration des 39 sondes HOBOS en février 2017 au laboratoire. Les essais ont été effectués (a) dans un bureau à température constante (2 cas : 28 °C et 23 °C avec un air assez sec) et (b) en chambre froide (3 cas : 16, 12 et 6 °C pour un air plus humide). Grâce à la présence de 4 sondes différentes pour la température et une pour l'humidité relative, nous avons pu constater qu'un grand nombre de HOBOS ont un comportement très similaire. Certains sont un peu plus bruités, mais ont la même tendance moyenne. Concernant la température, une droite de régression avec notre meilleure référence donne $y=1,0092x$ et un R^2 de 0,99. Les données d'humidité relative sont plus dispersées, mais la droite de régression globale donne : $y=1,0342x$ et $R^2=0,99$ ou $y=1,0058x+1,7686$ ($R^2=0,99$). Globalement, pour une précision donnée dans la notice à $\pm 0,21$ °C et à ± 3 % d'HR les résultats sont bons et nous avons alors décidé de ne pas appliquer de correction individuelle des sondes afin d'éviter d'introduire des biais. Nous avons ainsi considéré qu'une exploitation des données brutes était satisfaisante et que la comparaison des sites était justifiée et exploitable.

3.2.2. Mesures de terrain

3.2.2.1. Mesures microclimatiques (N=39)



Figure 49 : HOBOS

Les HOBOS enregistrent une mesure de température (°C) et d'humidité de l'air (%) toutes les 30 minutes. Les données enregistrées par les sondes ont été relevées toutes les 8 semaines et envoyées sur un ordinateur à l'aide d'une base optique (figure 49).

Les sondes à une hauteur de 1,50 m sont protégées des rayons du soleil et de la pluie

par un abri qui permet d'obtenir des mesures plus précises, grâce à l'augmentation du flux d'air autour des capteurs et de bénéficier d'un temps de réponse 2,5 fois plus rapide aux conditions changeantes.

3.2.2.2. Mesures édaphiques (N=27)

Afin d'étudier également la composante édaphique, l'humidité du sol a été mesurée. Du 15 au 17 mai 2017, une campagne de prélèvement a été effectuée par le biais d'un carottage à une profondeur de 10 cm. Une fois ce dernier transféré dans une poche à zip hermétique, le poids frais a été pesé au laboratoire puis mis à l'étuve 72 h à 100 °C avant de peser le poids sec et de calculer le pourcentage d'humidité du sol par le rapport $\frac{\text{poids frais} - \text{poids sec}}{\text{poids sec}} \times 100$.

Le contenu en carbone/azote a été calculé à l'aide d'un analyseur élémentaire (flashEA 1112) et le pH avec un pH-mètre (Jenway Model 3505) après séchage, tamisage avec une maille de 1,25 mm, et broyage des carottes de sol. Malheureusement, après analyse des résultats, nous avons réalisé que les sols n'avaient pas été décarbonatés. Certains réagissant à l'acide chlorhydrique, nous allons donc envoyer les sols à décarbonater, car il n'était pas possible de différencier la proportion entre carbone minéral et carbone organique et donc de conclure sur l'activité organique des sols. Les résultats ne seront donc pas présentés ci-dessous.

Attention, l'échantillonnage pour les mesures édaphiques n'est pas complet. En effet, les sites échantillonnés sont ceux pour lesquels une analyse floristique a été effectuée. Certains sites, notamment les vignobles qui sont fortement anthropisés, n'ont pas été floristiquement décrits et donc échantillonnés pour ces mesures édaphiques. L'échantillonnage a donc été réalisé sur 27 des 39 sondes.

3.2.2.3. Mesures de l'ouverture de la canopée (N=39)

L'ouverture de la canopée a été estimée via la prise de photographies hémisphériques du couvert. Une image par site a été acquise à l'aide d'un appareil photo (NIKON D7200) équipé d'un objectif grand-angle (circular fisheye sigma 4,5 mm 1:2,8) orienté vers le zénith à une hauteur de +/- 1 m du sol, à niveau et orienté avec le nord géographique (figure 50). Les photographies ont été prises sous conditions de ciel nuageux, couvert uniforme pour éviter la surexposition des feuilles et donc la

surestimation du pourcentage d'ouverture. Deux campagnes de mesures ont été réalisées : la première en juillet 2017 après le débourrement des différentes canopées, puis en hiver (janvier 2018) hors saison de végétation.



Figure 50 : Méthode de prise de photos hémisphériques

3.2.2.4. Relevés floristiques (N=27)

Afin de relier directement la végétation et le microclimat, des relevés phytosociologiques ont été effectués autour des sondes. La première campagne de relevés floristiques a été réalisée en juin-juillet 2016 sur 17 des 27 sondes installées à cette époque, car nous avons décidé d'exclure les sondes notamment dans le vignoble sauternais où il y a une trop forte emprise de l'Homme sur les communautés végétales. La fin de l'échantillonnage a été réalisée en juin 2018 sur les 12 sondes installées en février 2017. Un total de 27 relevés floristiques (sur 39 sondes) a donc été enregistré. Chaque relevé floristique est renseigné sur un bordereau d'inventaire phytosociologique du Conservatoire botanique sud-atlantique. Un relevé phytosociologique est un inventaire floristique permettant de mettre en évidence des groupements végétaux. On décrit et cherche à comprendre les liens fonctionnels entre les communautés d'espèces et le milieu naturel. Afin de réaliser un bon relevé floristique, il faut échantillonner sur une aire minimale à respecter (400 m^2 en milieu forestier), une communauté et des conditions écologiques stationnelles stables et homogènes. Après avoir défini le recouvrement des strates arborescentes ($h > 7 \text{ m}$), arbustives ($30 \text{ cm} < h < 7 \text{ m}$), herbacées ($h < 30 \text{ cm}$) et muscinales, un inventaire complet, le plus exhaustif possible, est réalisé.

Ensuite, l'application des coefficients d'abondance-dominance de Braun-Blanquet permet d'estimer le recouvrement de chaque espèce dans le relevé (tableau IX).

Tableau IX : Coefficient d'abondance-dominance de Braun-Blanquet

Coefficient	Signification
r	1 individu
+	≤ 5% ou entre 1 et 10 individus
1	≤ 5% ou plus de 10 individus
2	5 %-25 %
3	25 %-50 %
4	50 %-75 %

Les relevés ont ensuite été saisis sur la base de données de l'Observatoire de la flore sud-atlantique. Suivant le dispositif expérimental microclimatique, les relevés floristiques ont été réalisés sous différents types de canopées forestières et non forestières : milieu ouvert de type prairie, pinède pure de *Pinus pinaster*, forêts mélangées de feuillus et forêts mixtes (feuillus et pinèdes).

3.2.3. Variables microclimatiques et édaphiques

Les différentes variables mesurées et utilisées sont présentées dans le tableau (tableau X) ci-dessous :

Tableau X : Synthèse des variables mesurées et des variables utilisées dans l'analyse des données

Variables mesurées	Variables utilisées
Température (T en °C)	Températures journalières minimale (T_{\min}), maximale (T_{\max}) et moyenne (T_{mean})
Humidité relative (HR en %)	Déficit de pression de vapeur (VPD en kPa) $(0,61070 * \exp [17,38 * T / (239 + T)]) * (1 - RH / 100)$ VPD journalier minimal (VPD_{\min}), maximal (VPD_{\max}) et moyen (VPD_{mean})
Humidité du sol (%)	% humidité
Ouverture de la canopée	% d'ouverture en été (POE) % d'ouverture en hiver (POH)
Contenu en Carbone et azote du sol	Rapport C/N
pH du sol	pH

En plus des facteurs étudiés, nous avons utilisé ArcGIS afin de mesurer la « distance à la rivière » en sélectionnant le point d'eau le plus proche de chaque sonde climatique.

Les photographies hémisphériques ont été analysées avec le logiciel CAN_EYE version V6.91 afin de calculer le pourcentage d'ouverture de la canopée. L'utilisation du logiciel permet d'obtenir le pourcentage d'ouverture de la canopée en convertissant le ciel et le matériel végétal en pixels de couleurs différentes (figure 51). La fraction de pixels appartenant au ciel est calculée en soustrayant

le nombre de pixels de la canopée au total de pixels de la photo. Des calculs de l'indice de surface foliaire (LAI) sont possibles avec ce logiciel, mais un minimum de huit photos espacées de plusieurs dizaines de mètres est nécessaire pour obtenir ces données à l'aide du logiciel. Lors de notre échantillonnage nous avons uniquement réalisé une photo par site afin d'avoir une idée du microclimat. De ce fait, nous n'utiliserons pas de données de LAI ici.

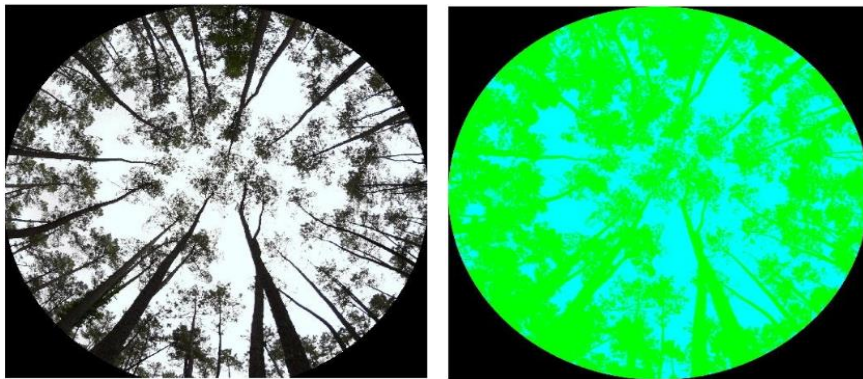


Figure 51 : Photo hémisphérique et traitement de l'image par le logiciel CAN EYE

3.2.4. Préparation des données et analyses statistiques

3.2.4.1. Etude du microclimat

Face à la quantité de données récoltées depuis 2013, nous avons décidé d'exploiter les données sur une période d'un an contenant les 39 sondes entre mars 2017 et mars 2018. Puis au sein de cette période, nous avons à la fois regardé les données sur l'année, pour chacune des quatre saisons puis par fenêtre climatique contrastée de sept jours, correspondant à des saisons climatiques et des périodes importantes dans la biologie du hêtre (très chaud : 22-28/08/2017 et très froid : 22-28/02/2018). Dans l'idéal, nous souhaitons des fenêtres climatiques courtes pour lesquelles les paramètres y étaient relativement stables, mais pour certains cas, la tâche s'est avérée difficile, c'est pourquoi nous avons également sélectionné des périodes de trois jours pour des événements extrêmes : gels tardifs (27-29/04/2017), canicule (19-21/06/2017) et grand froid (26-28/02/2018). Afin d'identifier ces périodes, nous avons regroupé les sondes climatiques en milieu ouvert et en plateau afin d'éviter toute influence de canopée ou de topographie. Ensuite, nous avons repéré graphiquement et à l'aide du tableau de données les périodes les plus adéquates. Les comparaisons ont été réalisées de sorte à identifier l'effet de chaque facteur séparément. Pour cela, pour le facteur « contexte géomorphologique » nous avons comparé les sondes en milieu ouvert en situation de plateau.

Pour les facteurs « relief » et « exposition », nous avons sélectionné dans le secteur « gorges », les sondes sous les canopées de feuillus. Enfin pour le facteur « canopée », nous avons uniquement sélectionné les sondes situées en plateau dans le secteur « gorges », notamment pour des questions de répétitions de situations. Il est important de noter que n'ayant que très peu de sondes installées sous couvert mixte, nous avons été obligés de regrouper les deux sondes mixtes des secteurs « gorges » et « plateau landais » et nous avons choisi de ne pas les regrouper avec celle du secteur « graves » pour des raisons climatiques évidentes que nous décrivons dans la suite du chapitre. D'abord, par une approche exploratoire, nous avons décrit les données climatiques au sein de la vallée du Ciron par des comparaisons simples. Puis sur les périodes très contrastées de trois jours, nous avons réalisé des analyses de variances et établi des modèles linéaires afin d'identifier l'effet de chaque facteur écologique (canopée, relief, exposition, secteur géomorphologique) et stationnel (POE, POH, altitude, distance à la rivière et humidité du sol) sur les différentes variables (pH, humidité, températures, VPD et amplitude thermique). De plus, afin de comparer différentes situations microclimatiques de la vallée du Ciron dans le contexte régional, nous avons sélectionné quatre stations météo dans la région (figure 52). Grâce au portail Agroclim de l'INRA nous avons téléchargé les données des températures minimales, maximales, moyennes et de l'amplitude thermique sur la même période (01/03/2017 – 01/03/2018) des stations météo France de Dax (40) et Estillac (Agen 47) ainsi que les stations météo INRA de Toulonne (33) et Villenave-d'Ornon (33).

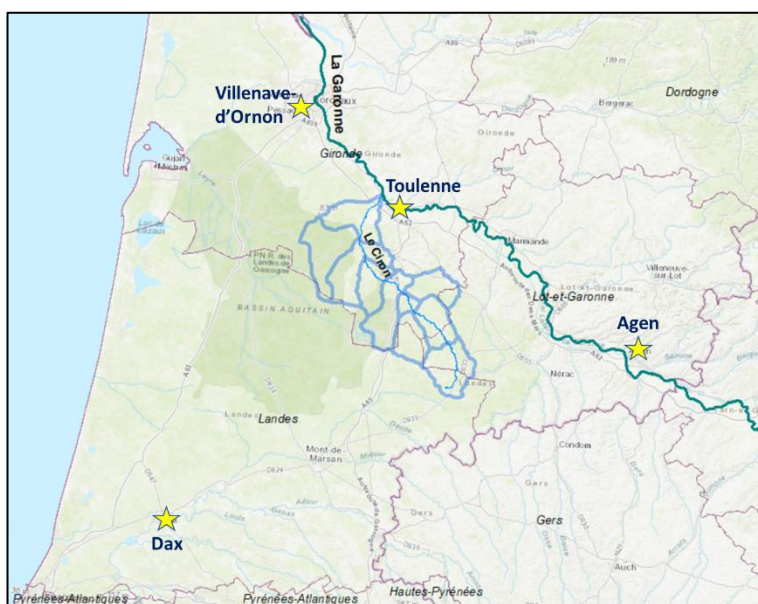


Figure 52 : Localisation des sondes de référence dans le sud-ouest de la France.

3.2.4.2. Etude de la végétation

Avant de commencer toute analyse statistique, il faut préparer le jeu de données. Pour cela, nous avons éliminé la strate arborescente et fusionné les strates arbustive et arborée en gardant le plus grand coefficient d'abondance-dominance puis nous avons transformé l'ensemble du tableau en présence/absence. Deux des relevés réalisés n'ont pas été compilés dans le tableau pour l'analyse statistique. Ces deux relevés de milieu ouvert sur le plateau landais sont très fortement anthropisés. Le premier correspond à un bord de chemin dans une propriété privée et le deuxième est un milieu humide en bordure de Ciron. Dans le but d'étudier l'effet de la canopée sur les communautés végétales du sous-bois, comme dans le chapitre 1, il est intéressant de faire une analyse de groupements (CAH) et une analyse factorielle (AFC). L'analyse de groupements permet de regrouper les différents sites sur la base de leur composition floristique. En complément, l'AFC permet d'ordonner les sites en fonction de leur proximité floristique sur un plan factoriel qui traduit des gradients floristiques et écologiques puisque la flore répond aux conditions écologiques locales ; il est donc un bon indicateur du microclimat. En complément de ces deux analyses, nous avons mis en évidence les espèces les plus indicatrices des groupes obtenus par la méthode de l'indval et nous recherchés sur Telabotanica et la flore forestière leurs caractéristiques écologiques.

3.3. Résultats

3.3.1. Mésoclimat de la vallée du Ciron

3.3.1.1. Données microclimatiques annuelles et saisonnières

L'ensemble des résultats microclimatiques sont inscrits dans les tableaux XI et XII.

Tableau XI : différences microclimatiques annuelles (ANNUEL) et saisonnières (P : printemps ; E : été ; A : automne, H : hiver) entre les différentes modalités de chaque facteur écologique. Les différences sont colorées en fonction de leur importance. Couleur foncée pour les différences > 2 °C ou 0,2 kPa, couleur moyenne >1 °C et 0,1 kPa, faible > 0,5 °C ou 0,05 kPa.

	Tmin (°C)					Tmax (°C)					Tmean (°C)				
	ANNUEL	P	E	A	H	ANNUEL	P	E	A	H	ANNUEL	P	E	A	H
SECTEUR GEOMORPHOLOGIQUE (milieux ouverts)															
Plateau landais vs graves	-1,62	-2,34	-1,56	-1,44	-1,23	0,11	0,45	0,4	-0,1	-0,21	-0,77	-0,87	-0,5	-0,95	-0,75
Plateau landais vs gorges	-0,62	-0,89	-0,3	-0,58	-0,32	-0,46	-0,46	-0,41	-0,69	-0,5	-0,33	-0,48	-0,25	-0,48	-0,34
Gorges vs graves	-1,09	-1,36	-1,14	-0,89	-1	0,7	0,64	0,8	0,62	0,3	-0,31	-0,37	-0,24	-0,46	-0,4
RELIEF (secteur gorges - canopée de feuillus)															
Plateau vs Bas de versant	-0,2	-0,23	-0,17	-0,09	-0,09	1,28	1,56	1,85	1	0,5	0,35	0,44	0,6	0,27	0,08
Haut vs Bas de versant	0	0	-0,079	0,08	0	0,45	0,47	0,54	0,5	0,3	0,16	0,14	0,16	0,2	0,08
EXPOSITION (secteur gorges - canopée de feuillus)															
Adret vs Ubac	-0,06	-0,049	-0,075	-0,046	-0,05	0,625	0,77	0,57	0,61	0,51	0,22	0,08	0,088	0,11	0,14
CANOPEE (secteur gorges)															
Ouvert vs Feuillus	-0,3	-0,13	-0,57	-0,4	-0,09	0,47	-0,08	0,78	1,13	0,2	0,3	0,2	0,27	0,32	0,14
Ouvert vs Mixte	-0,64	-0,49	-0,89	-0,72	-0,39	1	0,7	1,06	1,43	0,72	0,2	0,27	0,16	0,19	0,16
Ouvert vs Pinède	-0,34	-0,16	-0,5	-0,52	-0,11	0,72	0,3	0,82	1,16	0,53	0,27	0,27	0,29	0,26	0,2
Pinède vs Feuillus	0,05	0,05	-0,05	0,11	0,02	-0,23	-0,38	-0,07	-0,03	-0,38	-0,04	-0,06	-0,3	0,06	-0,06
Pinède vs Mixte	-0,3	-0,37	-0,41	-0,23	-0,28	0,27	0,4	0,32	0,26	0,19	-0,067	0,022	-0,14	-0,08	-0,03
Mixte vs Feuillus	0,29	0,36	0,37	0,33	0,3	-0,5	-0,75	-0,39	-0,29	-0,58	0,044	-0,075	0,11	0,13	-0,09
	VPDmin (kPa)					VPDmax (kPa)					VPDmean (kPa)				
	ANNUEL	P	E	A	H	ANNUEL	P	E	A	H	ANNUEL	P	E	A	H
SECTEUR GEOMORPHOLOGIQUE (milieux ouverts)															
Plateau landais vs graves	-0,01	-0,02	-0,01	-0,01	0,00	0,09	0,12	0,19	0,05	0,00	0,02	0,01	0,05	-0,02	-0,02
Plateau landais vs gorges	-0,01	-0,02	-0,01	-0,01	-0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00
Gorges vs graves	0,00	-0,01	-0,01	0,00	0,00	0,10	0,15	0,17	0,04	-0,01	0,08	0,01	0,02	-0,01	-0,01
RELIEF (secteur gorges - canopée de feuillus)															
Plateau vs Bas de versant	0,01	0,01	0,01	0,00	0,00	0,28	0,36	0,45	0,16	0,07	0,09	0,14	0,17	0,04	0,02
Haut vs Bas de versant	0,02	0,02	0,03	0,00	0,01	0,10	0,11	0,15	0,09	0,06	0,05	0,05	0,07	0,04	0,02
EXPOSITION (secteur gorges - stations feuillus)															
Adret vs Ubac	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,09	0,08	0,04	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01
CANOPEE (secteur gorges)															
Ouvert vs Feuillus	0,01	0,02	0,01	0,01	0,01	0,10	0,00	0,20	0,20	0,02	0,05	0,04	0,10	0,06	0,02
Ouvert vs Mixte	0,01	0,02	0,01	0,01	0,01	0,11	0,05	0,16	0,15	0,03	0,04	0,04	0,05	0,05	0,02
Ouvert vs Pinède	0,01	0,02	0,02	0,01	0,01	0,11	0,02	0,19	0,16	0,06	0,05	0,05	0,10	0,06	0,03
Pinède vs Feuillus	0,00	0,00	-0,01	0,00	0,00	0,00	-0,02	0,01	0,04	-0,04	0,00	0,00	-0,01	0,01	-0,01
Pinède vs Mixte	0,00	0,00	-0,01	0,00	0,00	0,00	0,03	-0,04	-0,02	-0,02	0,02	0,00	-0,05	-0,01	0,00
Mixte vs Feuillus	-0,01	-0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	-0,05	0,05	0,05	-0,01	0,01	0,00	0,04	0,02	0,00

Au vu de la quantité de figures générées (N>120) lors de cette étude, seulement certaines d'entre elles ont été sélectionnées pour illustrer les résultats. Ceux-ci sont décrits sous la forme de différences entre modalités. Si l'on prend pour exemple le premier cas : « plateau landais vs graves », on voit une différence annuelle des Tmin de -1,62 °C qui signifie que les minimums sont plus hauts dans le secteur « graves » que dans le secteur « plateau landais ». Une valeur positive pour les Tmax signifie que les Tmax sont plus hauts dans le « plateau landais » que dans les « graves » (plateau landais - graves).

Comme nous pouvons le voir dans le tableau IV, c'est entre les différents secteurs ou contextes géomorphologiques que nous avons les plus grandes différences climatiques, particulièrement pour les températures minimales du printemps allant jusqu'à -2,34 °C plus froids en moyenne en amont sur le plateau landais qu'en aval. Des différences encore plus importantes pouvant dépasser les -4 °C sont visibles ponctuellement (figure 53). C'est aussi pour ces deux comparaisons que nous obtenons la plus grande différence d'amplitude thermique (tableau XII). Au printemps, il y a en moyenne 2,53 °C de différence d'amplitude thermique pouvant atteindre plus de 6 °C. Pour ce même facteur écologique, on observe également des différences importantes entre les secteurs « gorges » et « graves » de l'ordre de -1 °C annuellement et pour chaque saison, avec une différence maximale au printemps (-1,36 °C). Enfin avec des différences moins importantes de l'ordre de -0,62 °C, un écart est également observé entre le « plateau landais » et les « gorges » pour une différence maximale de -0,89 °C au printemps.

Tableau XII : différences d'amplitude thermique annuelle (ANNUEL) et saisonnière (P : printemps ; E : été ; A : automne, H : hiver) entre les différentes modalités de chaque facteur écologique. Les différences sont colorées en fonction de leur importance. Couleur foncée pour les différences > 2 °C ou 0,2 kPa, couleur moyenne >1 °C et 0,1 kPa, faible > 0,5 °C ou 0,05 kPa.

	DT (°C)				
	ANNUEL	P	E	A	H
CONTEXTE GEO (stations ouvertes)					
Plateau landais vs graves	1,84	2,53	1,97	1,44	1,08
Plateau landais vs gorges	0,025	0,56	-0,1	-0,14	-0,22
Gorges vs graves	1,73	1,97	2,04	1,55	1,31
RELIEF (secteur gorges - stations feuillus)					
Plateau vs Bas de versant	1,42	1,8	2,03	1,11	0,59
Haut vs Bas de versant	0,47	0,49	0,63	0,44	0,3
EXPOSITION (secteur gorges - stations feuillus)					
Adret vs Ubac	0,66	0,82	0,74	0,68	0,57
CANOPEE (secteur gorges)					
Ouvert vs Feuillus	0,77	0,03	1,32	1,52	0,24
Ouvert vs Mixte	1,75	1,18	2,08	2,18	1,13
Ouvert vs Pinède	1,11	0,46	1,34	1,68	0,66
Pinède vs Feuillus	-0,26	-0,42	-0,01	-0,16	-0,4
Pinède vs Mixte	0,57	0,73	0,74	0,49	0,46
Mixte vs Feuillus	-0,83	-1,16	-0,76	-0,64	-0,875

Pour l'amplitude thermique, très peu de différences sont observées entre le « plateau landais » et les « gorges » alors que des différences plus importantes (jusqu'à + 2,04 °C en été) ont été enregistrées entre les « gorges » et les « graves ».

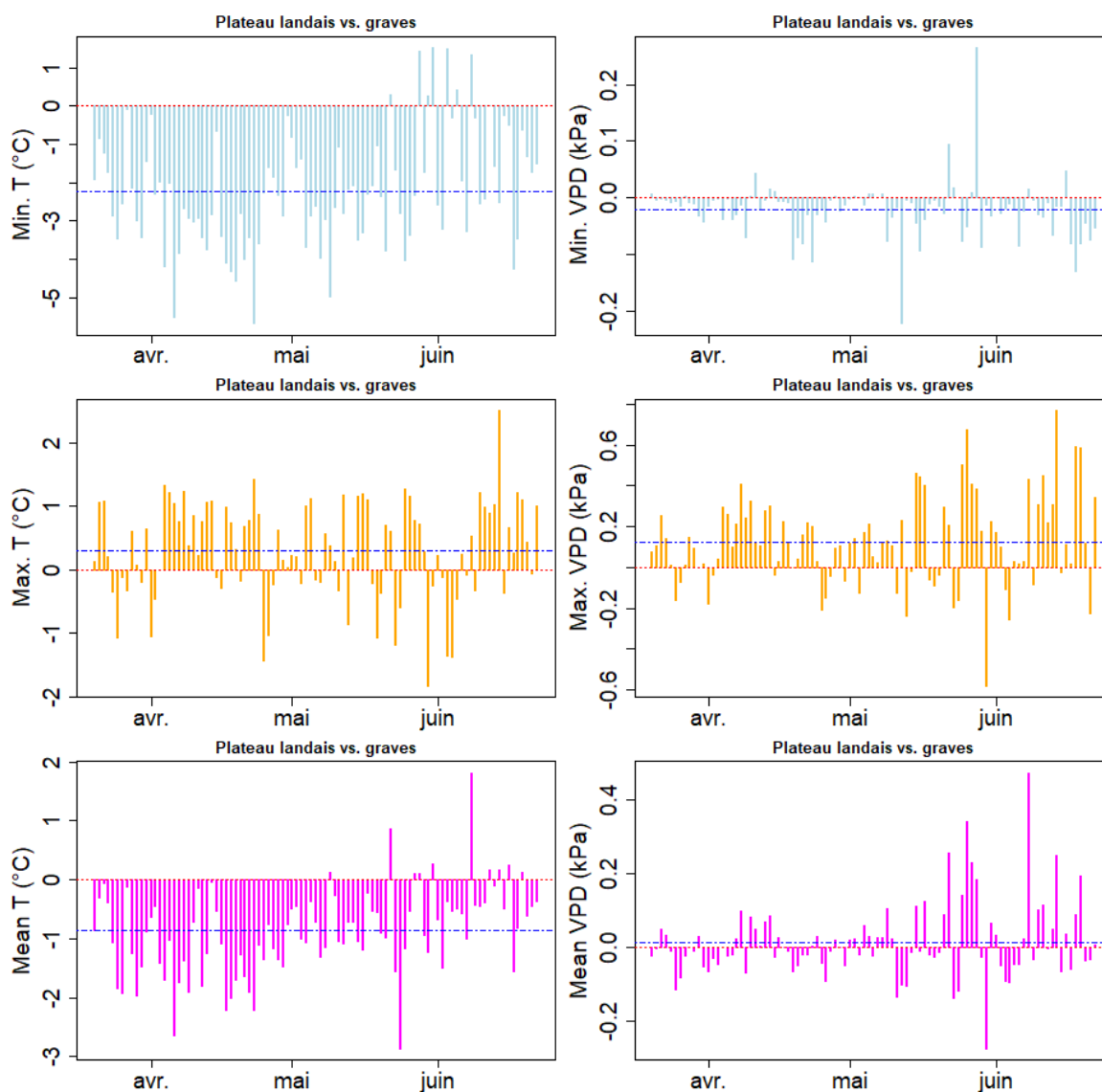


Figure 53 : Comparaison des secteurs « graves » et « plateau landais » au printemps 2017

Au niveau des températures maximales, c'est au niveau du relief (tableau XI) que nous observons les plus grandes différences, de l'ordre de +1,28 °C à l'année et +1,85 °C en moyenne en été (pouvant aller jusqu'à +3 °C (figure 53)) entre le plateau et le bas de versant ainsi qu'une différence d'amplitude thermique de +2 °C (tableau XII). Au niveau des transects, sur une distance très limitée (quelques mètres) on peut noter des différences de l'ordre de 0,5 °C entre le haut de versant et le bas de versant.

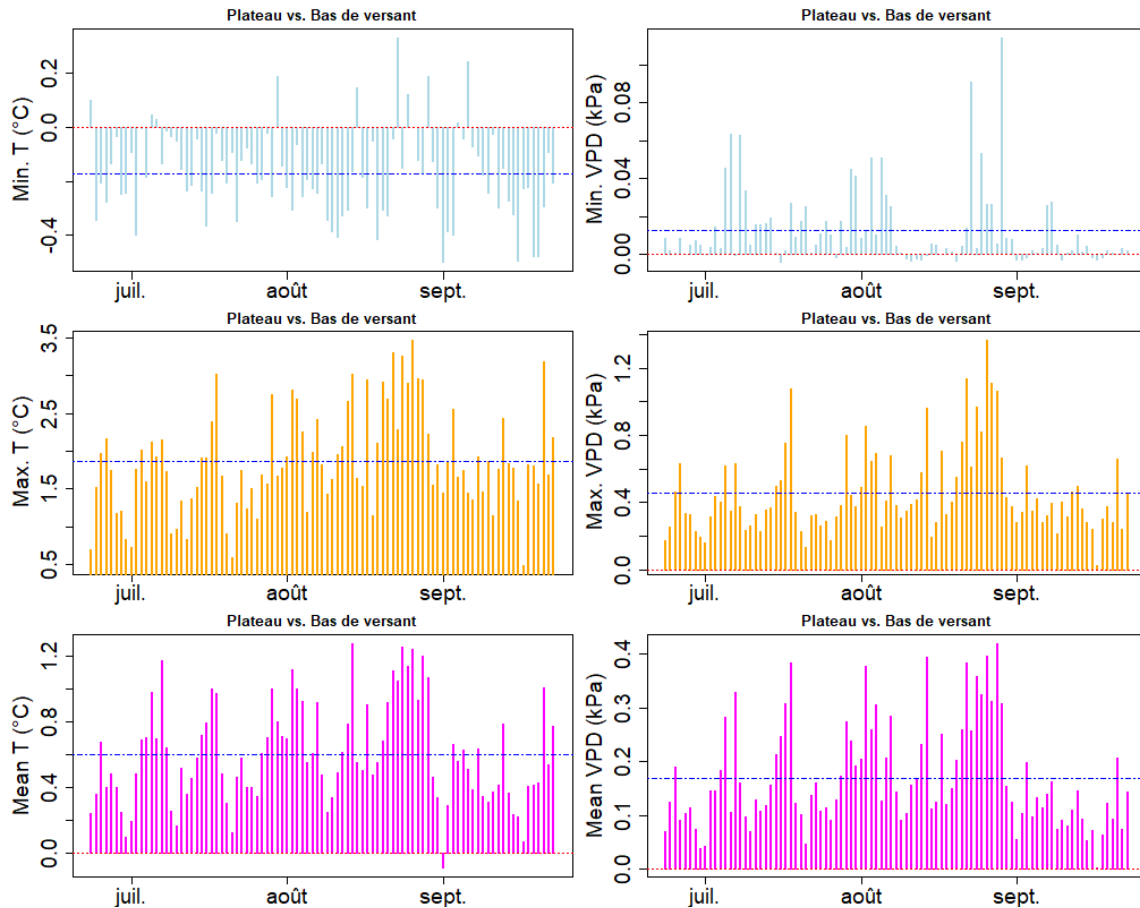


Figure 54 : Comparaisons des modalités plateau et bas de versant du facteur relief en été

C'est également entre le plateau et le bas de versant que nous observons les plus grands écarts moyens pour le VPD maximal, particulièrement en été avec une différence de +0,45 kPa, pouvant dépasser 1 kPa (tableau XI, figure 54).

Pour le facteur « exposition », très peu de différences sont observées pour les températures minimales. Il fait en moyenne à l'année 0,22 °C de plus exposé en adret qu'en ubac, avec des températures maximales plus importantes de +0,63 °C, un maximum en été de +0,77 °C et un DT de +0,82 °C. Pour le déficit de pression de vapeur, pas de différence entre le VPD minimal et moyen et un VPD maximum un peu plus haut en adret qu'en ubac, cependant inférieur à 0,1 kPa (tableau XI).

Enfin, pour les différences liées à la structure de la canopée, on observe au niveau des températures les plus grosses différences pour les températures maximales (tableau XI). En premier lieu entre les milieux ouverts et les milieux mixtes (tableau XI, figure 55), puis entre les milieux ouverts et les pinèdes, puis entre les milieux ouverts et les feuillus. Dans les trois cas, c'est en automne que les

différences sont les plus importantes. Avec une différence plus faible, mais supérieure à 0,5 °C, on voit ici que les milieux mixtes ont des Tmax plus faibles que les feuillus. Aucune différence supérieure à 0,5 °C n'est observée pour les Tmean, mais on trouve des températures minimales plus élevées sous couvert forestier qu'en prairie.

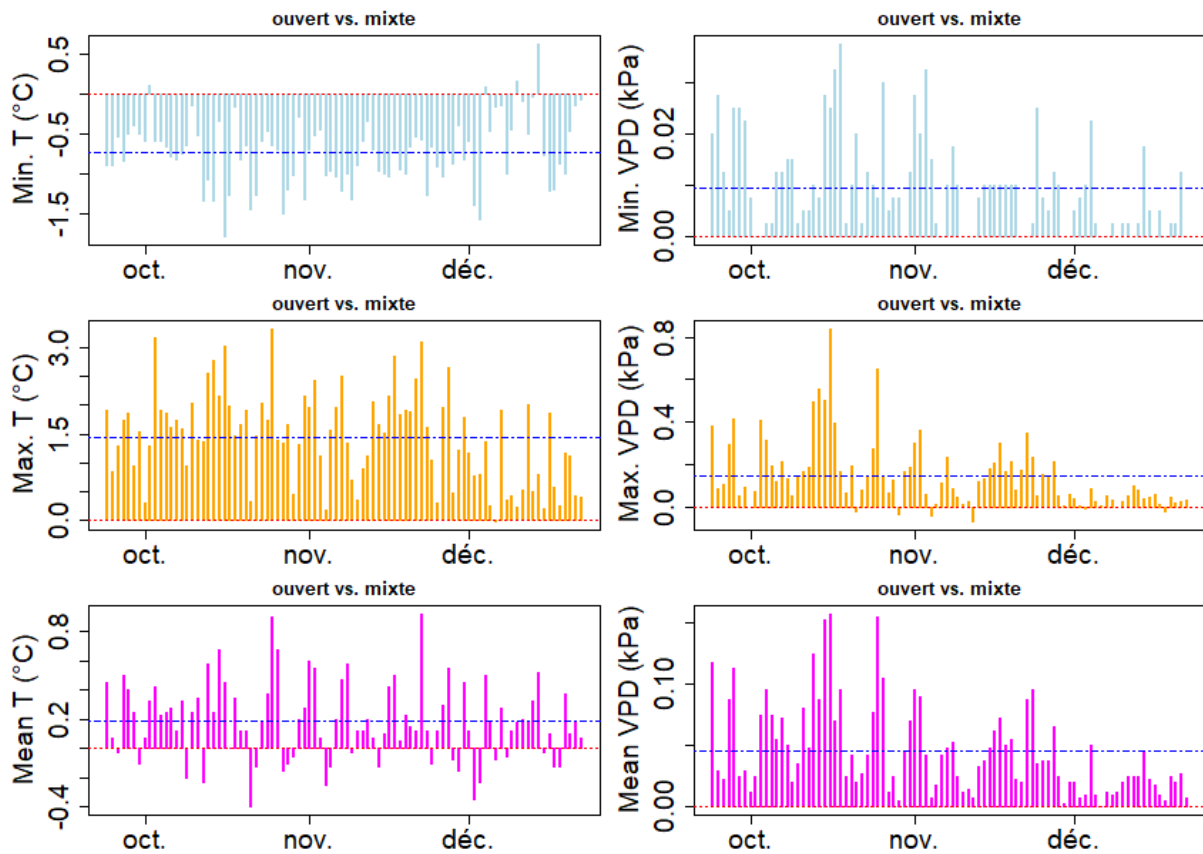


Figure 55 : Comparaison des sondes sous canopées ouvertes et mixtes à l'automne

C'est au niveau des DT que les différences sont les plus importantes (tableau V) ainsi qu'au niveau des VPD max (tableau XI, figure 55) entre les différentes modalités de canopée. La plus grande amplitude thermique est observée entre les milieux ouverts et les milieux mixtes (>1 °C sur l'année, et les quatre saisons). Le maximum est observé en été et en automne (> 2 °C). Entre les pinèdes et les milieux mixtes, on observe des différences comprises entre +0,5 °C et +1 °C.

Pour résumer : Les différences microclimatiques annuelles et saisonnières les plus importantes sont observées pour les Tmin et l'amplitude thermique pour le facteur « secteur géomorphologique », particulièrement au printemps. Les températures minimales augmentent depuis l'amont vers l'aval alors que l'amplitude thermique diminue. Ensuite, concernant le relief, les situations de plateaux sont plus chaudes (Tmax) et plus sèches (VPDmax) qu'en bas de versants, notamment au printemps et en été. Enfin, l'effet « canopée » est relativement important entre les milieux ouverts qui sont plus chauds (Tmax) et plus secs (VPDmax) que les autres milieux forestiers en été et en automne.

3.3.1.2. Données microclimatiques des fenêtres climatiques

1) Lors d'une période de **forte chaleur** : au niveau du relief, on ne voit pas de différence entre une situation de plateau et de bas de versant pour les températures minimales ou le VPD minimal. Par contre, des écarts moyens de +3 °C sont observés pour les maximums de température, de 1 kPa pour le VPDmax (tableaux XI, figure 56-A) et de +3 °C ($X_{\text{plateau}}=17,2$ °C et $X_{\text{bas}}=14,3$ °C) de différence d'amplitude thermique (tableaux XII, figure 56-B).

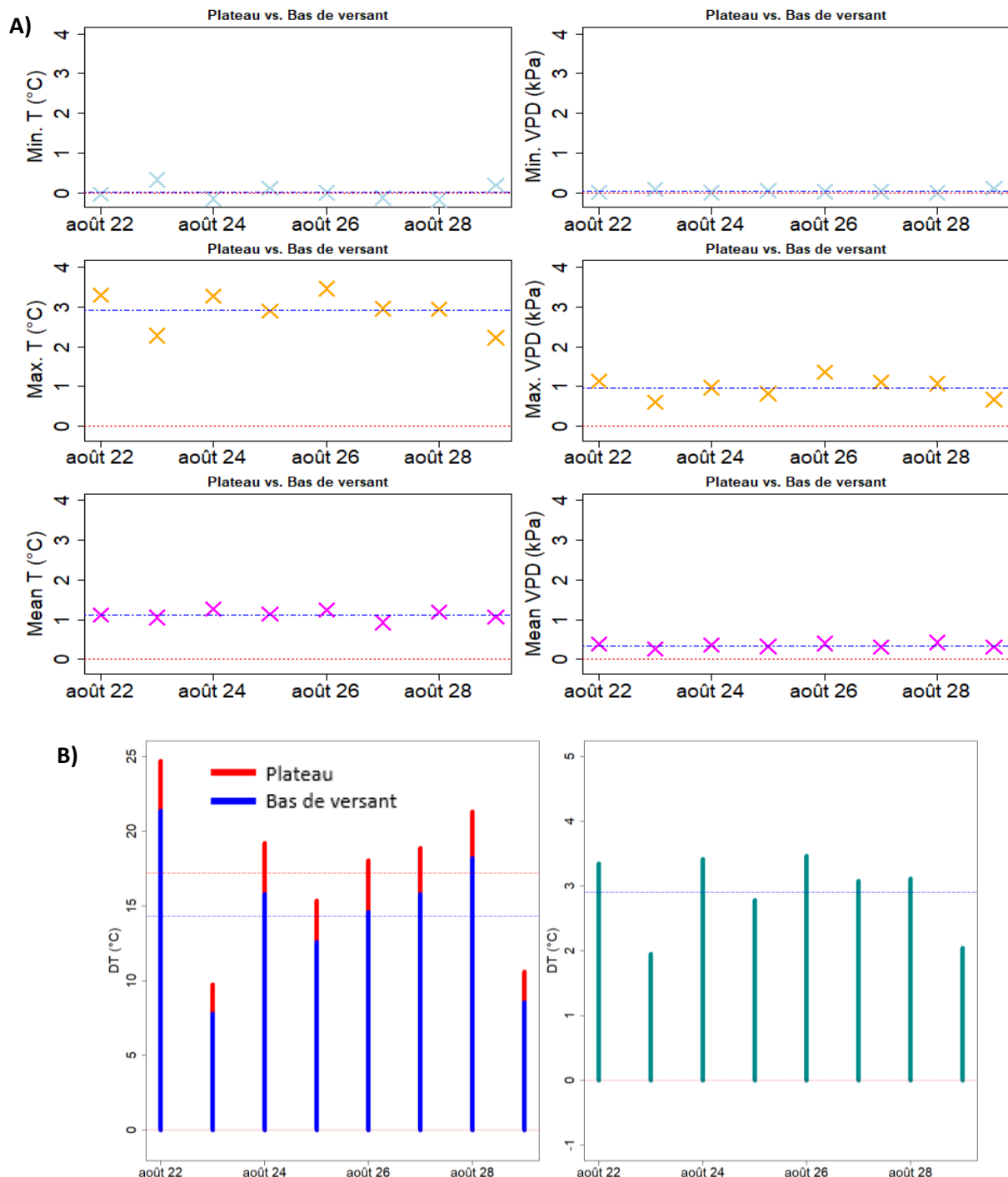


Figure 56 : Comparaison des modalités plateau et bas de versant du facteur relief pour la période de fortes chaleurs. A) : températures et VPD ; B) : amplitude thermique absolue et différence

2) Lors d'une période de **grand froid**, les températures minimales sont en moyenne de $-2,7\text{ }^{\circ}\text{C}$ plus basses en amont du Ciron et des écarts de plus de $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$ peuvent avoir lieu (figure 57)

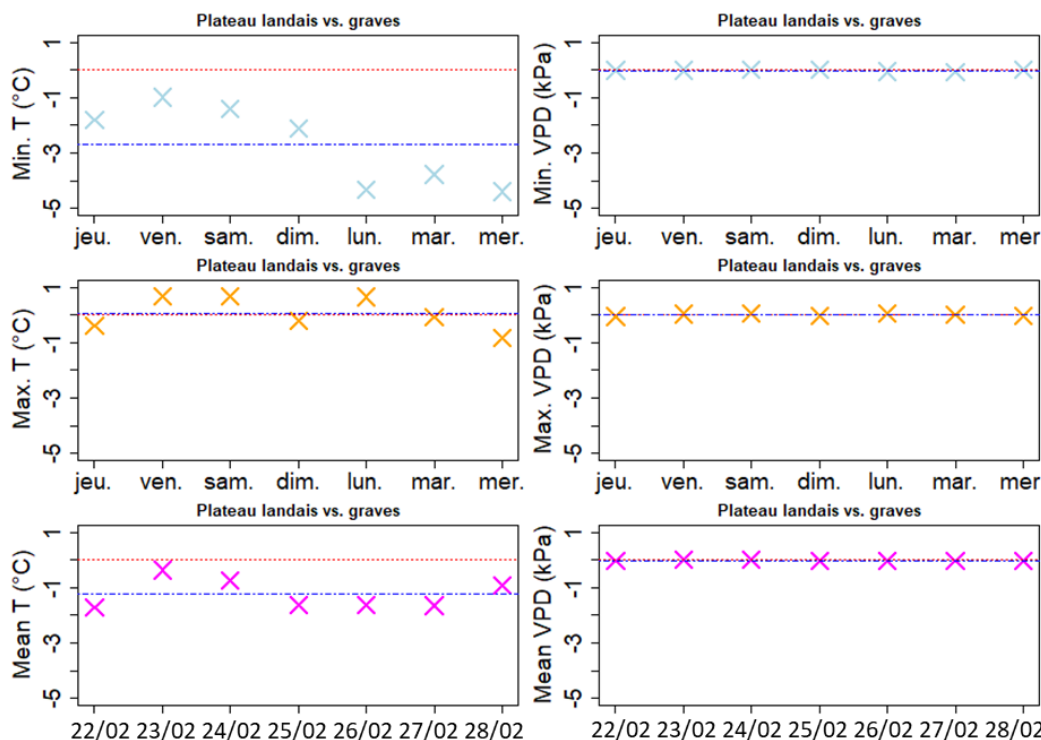


Figure 57 : Comparisons des secteurs « plateau landais » et « graves » pour la période des grands froids

On ne voit pas de réelles différences pour les températures maximales alors qu'en moyenne il fait $-1,2\text{ }^{\circ}\text{C}$ de plus en aval, avec une différence d'amplitude thermique de $+2,8\text{ }^{\circ}\text{C}$. Comme pour les températures maximales, il n'y a pas d'effet sur le VDP minimal, maximal et moyen. Concernant le relief, nous observons de plus faibles différences, de $-0,2\text{ }^{\circ}\text{C}$, $0,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ et $-0,09\text{ }^{\circ}\text{C}$ pour les T_{min}, T_{max} et T_{moyen} respectivement, et des différences très proches de 0 pour les VPD. Pour le facteur canopée, pour des raisons de phénologie, la seule comparaison satisfaisante à réaliser est celle entre les canopées ouvertes et les pinèdes. Si aucune différence n'est observée pour le déficit de pression de vapeur, il existe des différences de l'ordre de $-0,67\text{ }^{\circ}\text{C}$, $0,58\text{ }^{\circ}\text{C}$ et $0,08\text{ }^{\circ}\text{C}$ (figure 58) pour les températures minimales, maximales et moyennes.

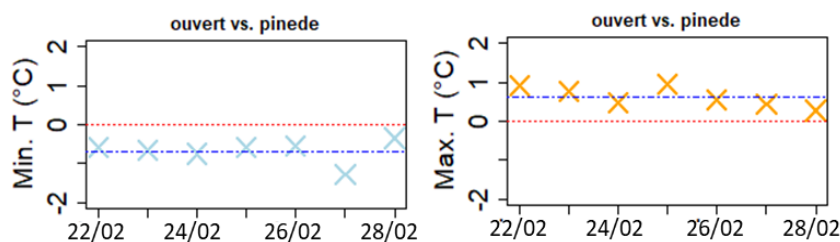


Figure 58 : comparaison des modalités de canopée « ouvert » et « pinède » pendant la période des grands froids

3) Lors de **gels tardifs**, il est intéressant de regarder ce qu'il se passe au niveau des températures minimales. Les valeurs données ici sont les valeurs réelles observées.

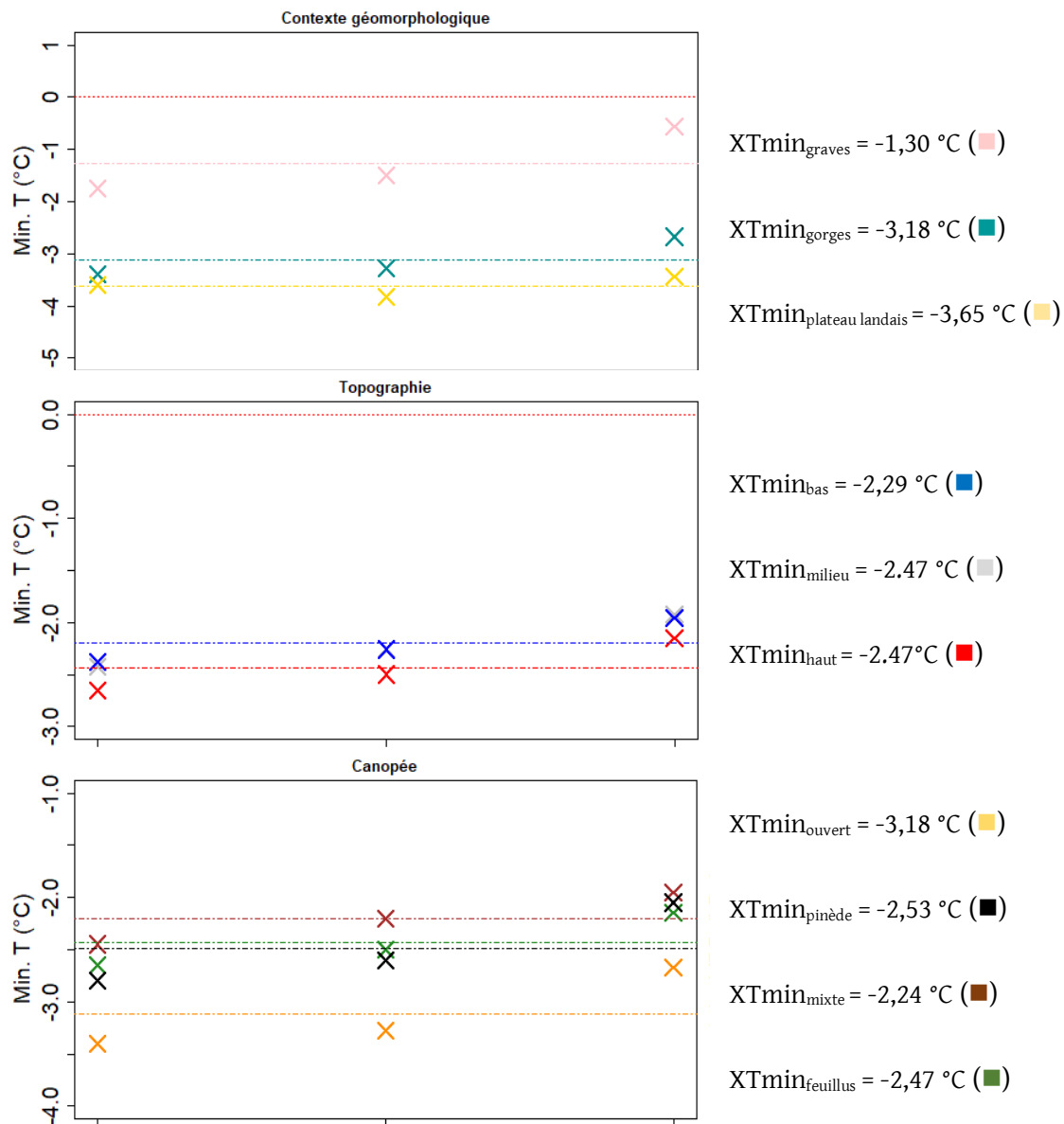


Figure 59 : Valeurs absolues des températures minimales des modalités des facteurs secteur géomorphologique, relief, canopée lors des gels tardifs.

Les gelées tardives sont atténuées en aval du Ciron où la moyenne est de $-1,30\text{ °C}$, contre $-3,65\text{ °C}$ en amont. Une valeur intermédiaire de $-3,18\text{ °C}$ dans les gorges qui se rapproche de la moyenne enregistrée sur le plateau landais. Les différentes positions dans le canyon n'impliquent pas de différence de températures minimales ($< 0,2\text{ °C}$). Enfin, concernant les canopées, c'est en milieu ouvert que les minimums les plus bas ($-3,18\text{ °C}$) sont retrouvés contre $-2,24\text{ °C}$ sous canopée mixte (figure 59).

Si l'on regarde le tableau XIII qui représente les valeurs réelles classant les sondes selon leurs valeurs croissantes, on peut voir des écarts très importants de plus de 7 °C entre deux sondes sur les périodes très contrastées de trois jours.

Tableau XIII : Valeurs réelles des sondes climatiques pour les périodes contrastées

Période	Classement	Variable	J1	J2	J3	Moyenne	HOBOS
Gels tardifs 27/28/29 avril 2017	1	Tmin	-4,5	-4,0	-3,4	-3,97	H24
	2		-3,8	-4,3	-3,7	-3,93	H10
	3		-4,2	-3,8	-3,6	-3,87	H11

	37		-1,1	-0,8	-0,1	-0,67	H04
	38		-0,4	-0,8	0,6	-0,20	H03
	39		-1,0	-1,0	2,9	0,30	H05
Canicule 19/20/21 juin 2017	1	Tmax	39,9	37,7	38,6	38,73	H22
	2		39,1	37,3	38,7	38,37	H24
	3		38,3	37,5	37,7	37,83	H28

	37		34,5	32,6	33,4	33,50	H18
	38		34,0	32,6	33,2	33,27	H14
	39		32,8	31,9	32,5	32,40	H34
	1	VPDmax	5,26	4,42	5,17	4,95	H22
	2		5,09	4,42	5,29	4,93	H24
	3		4,62	4,37	4,86	4,62	H32

	37		2,86	2,64	3,09	2,86	H14
	38		2,89	2,6	3,06	2,85	H34
	39		2,7	2,62	3,05	2,79	H26
Très froid 26/27/28 février 2018	1	Tmin	-9,2	-10,9	-11,4	-10,50	H24
	2		-8,5	-11	-11,3	-10,27	H22
	3		-9,1	-10,8	-10,5	-10,13	H15

	37		-3,8	-6,1	-5,2	-5,03	H05
	38		-3,3	-6,4	-5,3	-5,00	H03
	39		-3,2	-6,4	-5,0	-4,87	H04

Pour la période des gels tardifs du 27 au 29 avril 2017, les moyennes vont de 0,20 °C à -3,97 °C soit une différence de 4,27 °C et un écart maximal absolu de 6,6 °C. Si l'on regarde le tableau XIII, on peut voir que les sondes avec les températures minimales les plus froides sont des sondes en milieux ouverts du secteur « gorges » (H24 et H10) et « graves » (H11). Les trois dernières sondes sont des sondes en prairie à l'aval du Ciron (H04, H03 et H05). Pour une période de très forte sécheresse observée entre

le 19 et le 21 juin 2017, les Tmax s'étalent de 32,4 °C à 37,7 °C soit un écart de 5,3 °C, un écart maximum absolu de 7,1 °C, un écart de 2,16 kPa pour le VPDmax et un écart maximal absolu de 2,56 kPa. Les sondes qui ont enregistré les plus hautes valeurs de températures sont des sondes de milieux ouverts du secteur « gorges » (H22 et H24) puis une pinède du « plateau landais » (H28). Les Tmax les moins hauts sont dans le secteur « gorges », sous canopées de feuillus en bas (H18 et H34) et haut (H14) de versant sur des sondes des transects. Pour les VPDmax, les maximums sont également atteints pour les sondes H22 et H24 et sur une pinède en haut de transect (H32) et les plus bas pour la sonde H26 positionnée en haut de versant et pour les sondes H34 et H26, positionnées en bas de versant. Pour la période de grand froid observée entre le 26 et le 28 février, on note un écart moyen de 5,63 °C avec une différence maximale absolue de 6,4 °C. Les sondes qui ont enregistré les températures les plus froides sont situées en milieu ouvert au niveau des « gorges » (H24 et H22) et du « plateau landais » (H15). Les températures les moins froides ont été relevées sur les sondes du secteur « graves », notamment dans la partie vignoble sauternais.

D'un point de vue statistique et non plus simplement descriptif, on peut voir que différents facteurs écologiques et stationnels sont significatifs pour expliquer les différences observées (tableaux XIV).

Tableau XIV : Résultats des analyses de variances et modèles linéaires pour les périodes contrastées (périodes : GT = gels tardifs, CNL = canicule, GF = grands froids ; POE = pourcentage d'ouverture été utilisé pour la période canicule et POH = pourcentage d'ouverture hiver utilisé pour les périodes gels tardifs et grands froids ; dciron = distance au Ciron)

Variables	Températures minimales			Températures maximales			Amplitude thermique		
	Tmin	Tmin	Tmin	Tmax	Tmax	Tmax	DT	DT	DT
Période	GT	CNL	GF	GT	CNL	GF	GT	CNL	GF
Facteurs écologiques									
Canopée					**	*		*	.
Topographie				**	*				
Géomorphologie	***		***	***	**		***	.	***
Canopée x géomorphologie									
Variables stationnelles									
altitude									
dciron	**	***	*	*		.	**	**	*
POE U POH	*	*		**	***	**	**	***	
Variables	VPD minimal			VPD maximal			Sol		
	VPDminA	VPDminB	VPDminC	VPDmaxA	VPDmaxB	VPDmaxC	pH	HR	
Période	GT	CNL	GF	GT	CNL	GF			
Facteurs écologiques									
Canopée			.		*				
Topographie				*	*				.
Géomorphologie			***	***	*				
Canopée x géomorphologie									.
Variables stationnelles									
altitude									
dciron	.	***	*			.			
POE U POH	.		*	.	***	*			

3.3.1.2.1. Facteurs écologiques

En période **de gels tardifs**, le secteur géomorphologique a un effet sur les températures minimales et l'amplitude thermique (tableau XIV). Les températures minimales sont significativement plus hautes et l'amplitude thermique plus basse au niveau du secteur « graves » que dans les secteurs des « gorges » et « plateau landais » (figure 60).

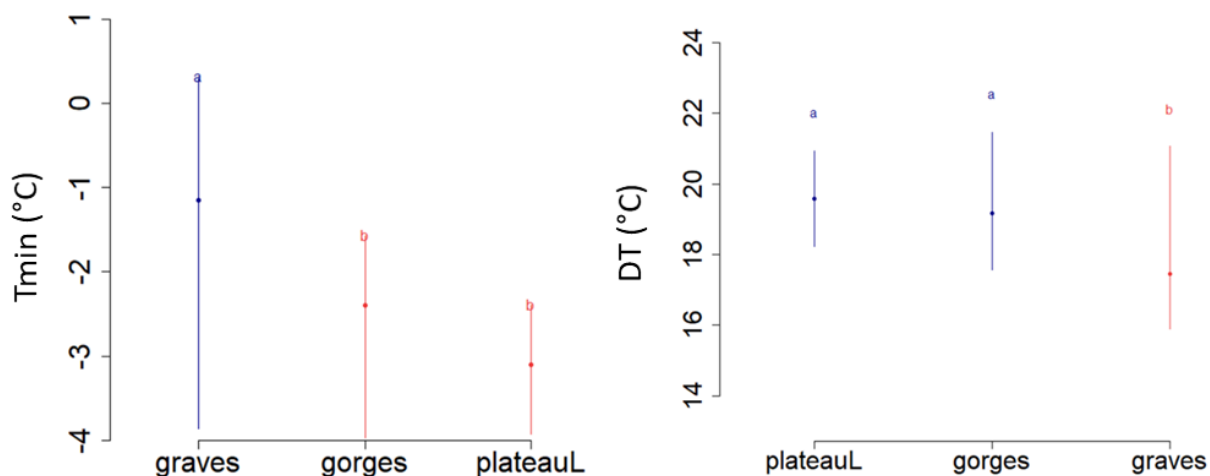


Figure 60 : Températures minimales et amplitude thermique pour le facteur « secteur géomorphologique » pour la période des gels tardifs

De plus, la topographie et le secteur géomorphologique ont un effet similaire sur les températures maximales (tableau XIV, figure 61) et le VPD maximal (tableau XIV, figure 62). En effet, les températures maximales et le VPD maximal sont plus hauts en plateau qu'en bas de versant et plus hauts dans les « gorges » que dans le secteur « graves ». Les autres situations étant intermédiaires. Aucun facteur n'a d'effet significatif sur le VPD minimal pour cette période (tableau XIV).

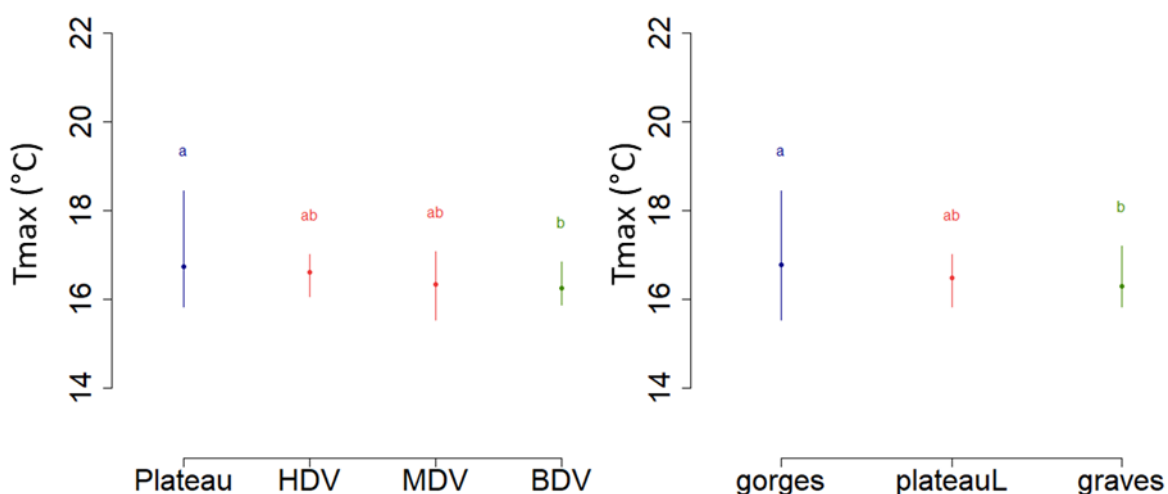


Figure 61 : Températures maximales pour les facteurs « relief » et « secteur géomorphologique » pour la période des gels tardifs

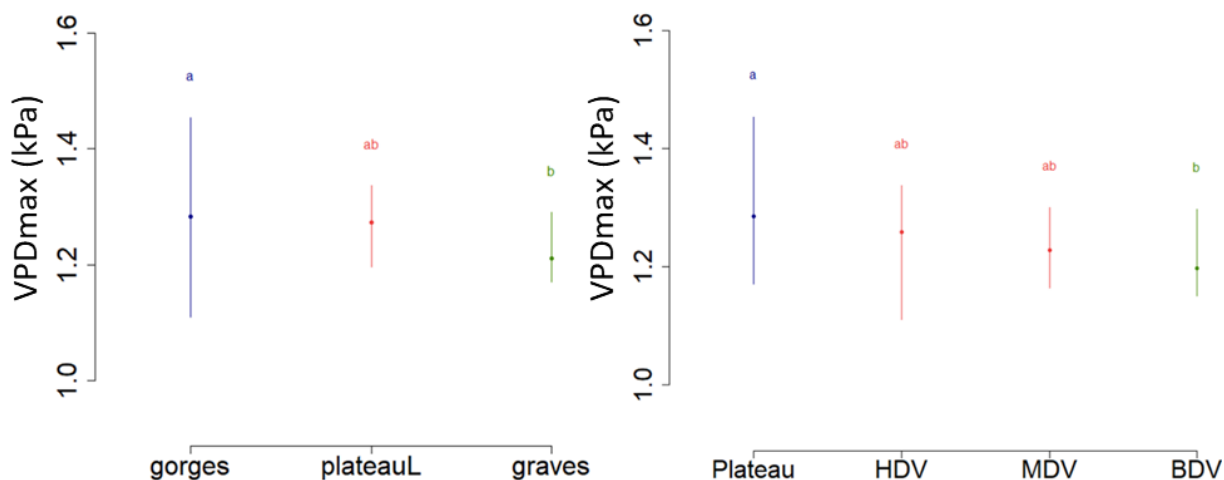


Figure 62 : Déficit de pression de vapeur maximal pour les facteurs « secteur géomorphologique » et « relief » pour la période des gels tardifs

En période estivale et lors de fortes chaleurs, chaque facteur écologique a un effet significatif sur les températures maximales mais aucun n'a d'effet sur les températures minimales (tableau XIV).

Sous canopées de feuillus, c'est en situation de plateau que les températures maximales sont les plus hautes, et diminuent progressivement du haut de versant au bas de versant. Les situations de plateau et de haut de versant ne sont pas significativement différentes entre elles, tout comme le milieu et le bas de versant. Les températures maximales enregistrées en milieu de versant sont intermédiaires ni différentes du haut ni du bas de versant (figure 63).

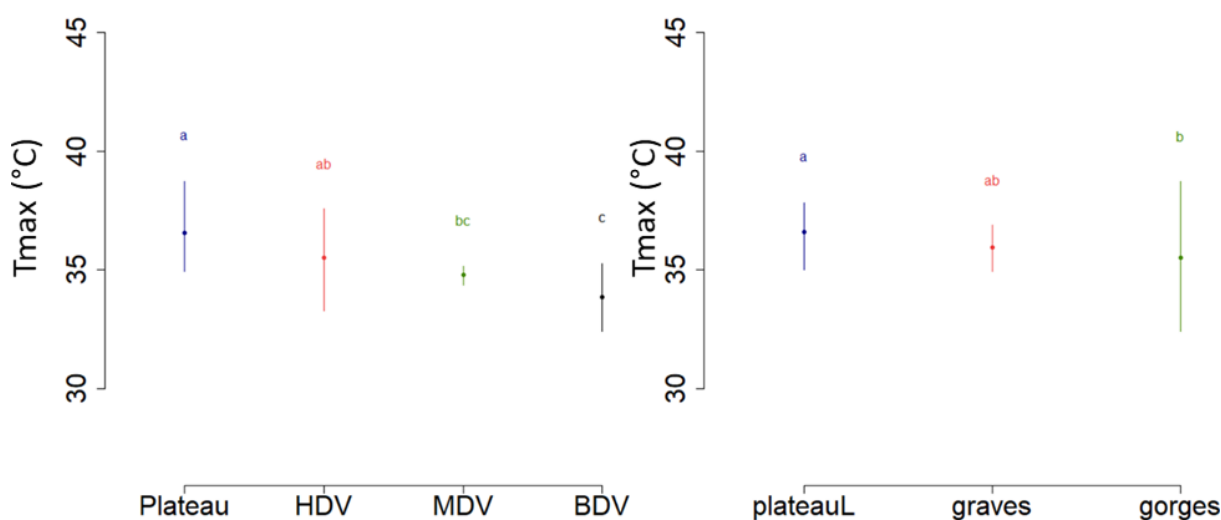


Figure 63 : Températures maximales pour les facteurs « relief » et « contexte géomorphologique » pour la période des fortes chaleurs

Pour le secteur géomorphologique, c'est au niveau du « plateau landais » que les plus fortes températures ont été enregistrées par rapport au secteur des « gorges calcaires ». Les températures maximales intermédiaires du secteur « graves » ne sont significativement pas différentes des deux autres secteurs (figure 63). Enfin, la structure de la canopée a un effet sur les températures maximales et l'amplitude thermique en période de canicule. En effet, avec des différences similaires, les températures maximales et l'amplitude thermique sont les plus importantes en milieux ouverts et sous canopées de pins, intermédiaires sous les mixtures et significativement plus basse sous couvert de feuillus (Figure 64).

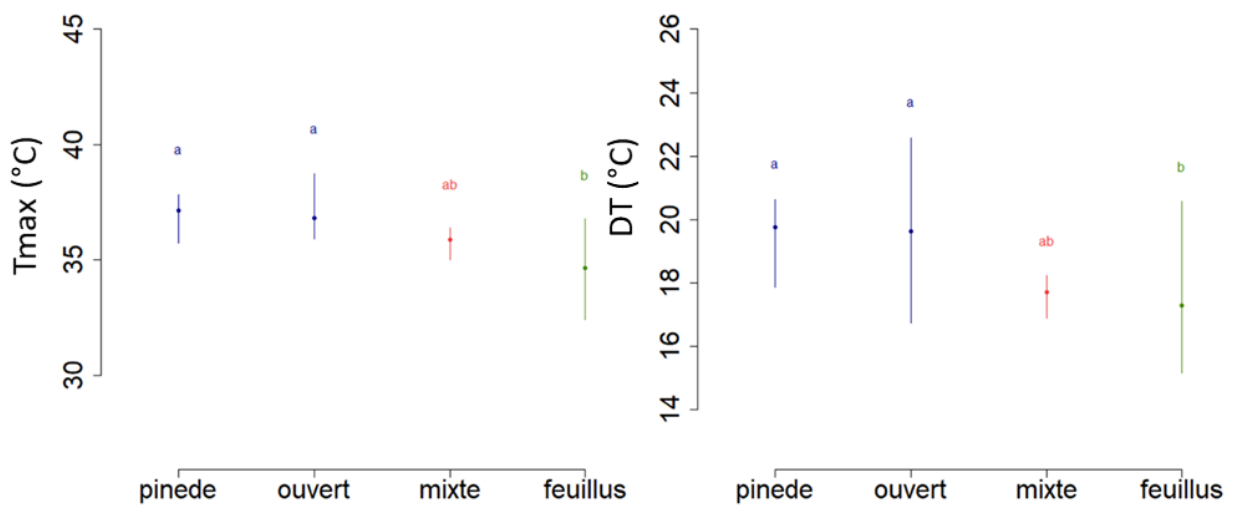


Figure 64 : Températures maximales et amplitude thermique pour le facteur « canopée » et « relief » pour la période des fortes chaleurs

Concernant les VPD, aucun facteur n'a d'effet significatif sur le VPD minimal alors que les trois facteurs ont un effet significatif sur le VPD maximal (tableau XIV).

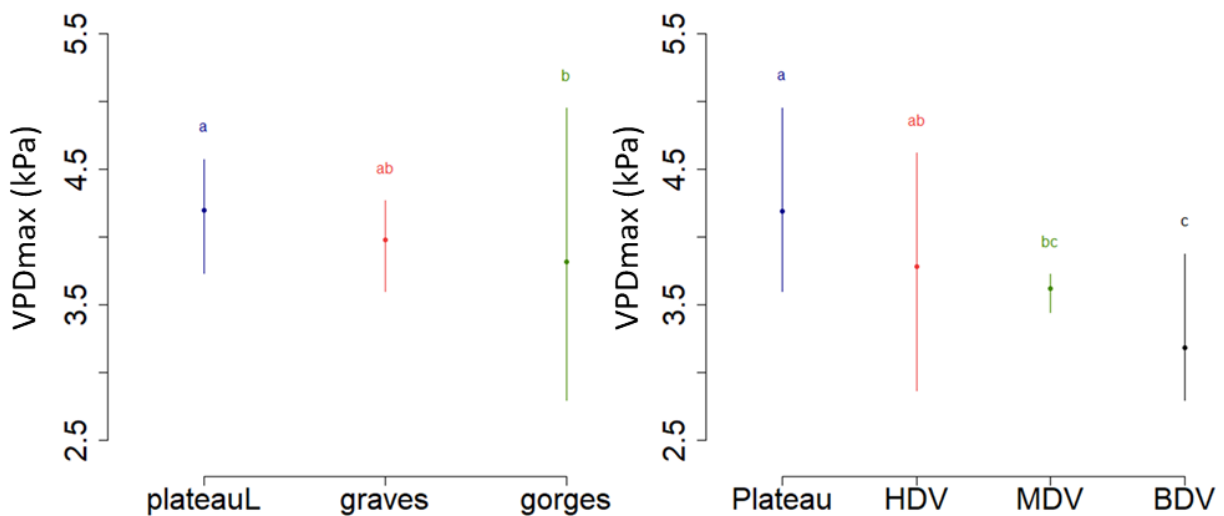


Figure 65 : Déficit de pression de vapeur maximal pour les facteurs « secteur géomorphologique » et « relief » pour la période des fortes chaleurs

Le VPD maximal est le plus élevé sur le « plateau landais » et significativement plus bas dans le secteur « gorges », alors qu'il est intermédiaire et non différent dans le secteur « graves ». Au niveau du relief, le VPD maximal est significativement moins élevé en bas de versant qu'en haut de versant. Il est en revanche, plus élevé en situation de plateau qu'en milieu et bas de versant (figure 65).

Enfin, pour le facteur canopée, c'est sous couvert de feuillus que le VPD maximal est le plus bas par rapport aux canopées de pinèdes et de milieux ouverts. Le VPD maximal enregistré sous canopées mixtes n'est significativement pas différent des autres modalités (figure 66).

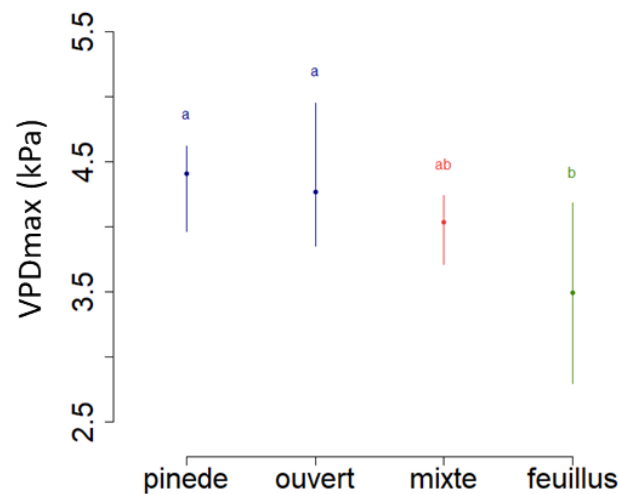
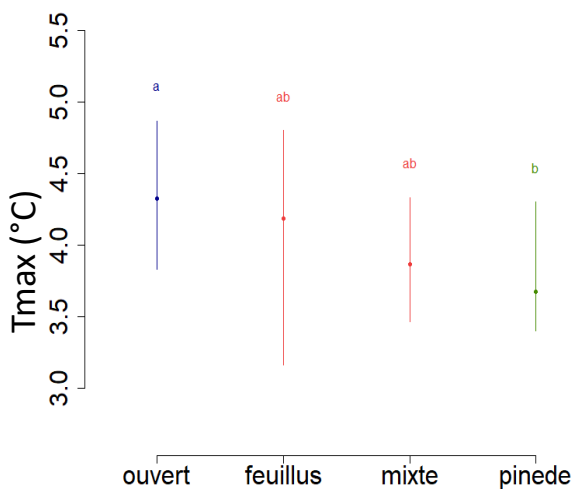


Figure 66 : Déficit de pression de vapeur maximal pour le facteur « canopée » pour la période des fortes chaleurs

En période de **grand froid** :

Lors de températures très basses pour la région, on observe un effet du type de canopée sur les



températures maximales. Les températures maximales sont significativement plus fortes en milieux ouverts que sous canopées de pins. Les milieux mixtes et feuillus non entièrement développés à cette période présentent des valeurs intermédiaires, qui ne diffèrent d'aucune autre modalité (figure 67).

Figure 67 : Températures maximales pour le facteur « canopée » pour la période de grand froid

Le contexte géomorphologique a un effet sur les températures minimales et l'amplitude thermique. Le secteur « graves » a des températures minimales significativement moins basses que les secteurs « gorges » et « plateau landais ». De plus, l'amplitude thermique est significativement plus basse dans le secteur « graves » que dans les deux autres secteurs (figure 68).

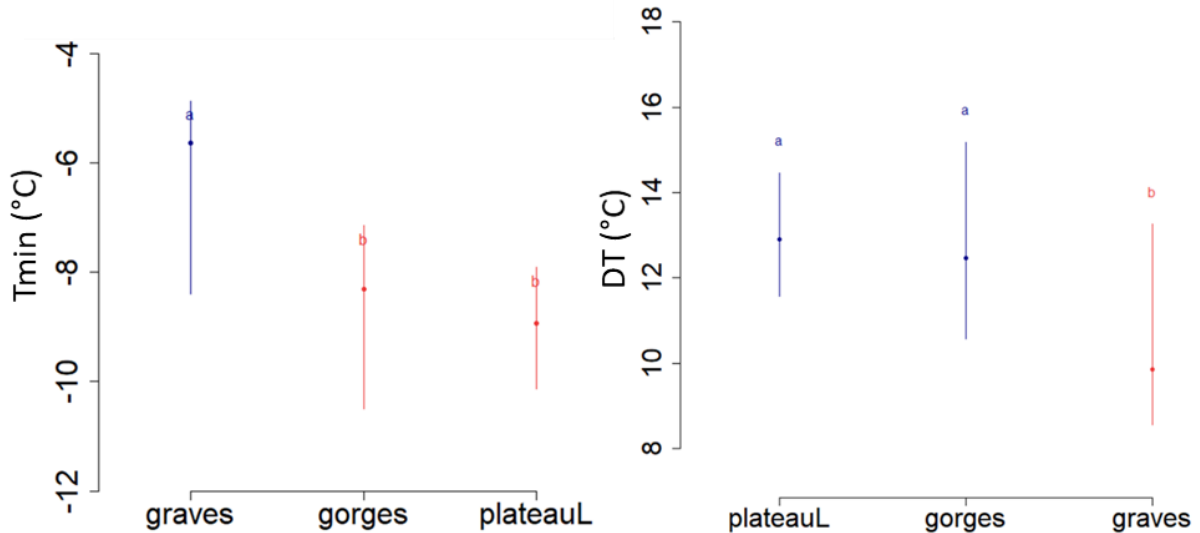


Figure 68 : Températures minimales et amplitude thermique pour le facteur « secteur géomorphologique » pour la période des grands froids

Aucun facteur écologique n'a d'effet significatif sur le VPD maximal. Néanmoins, pour le VPD minimal on note un effet du contexte géomorphologique au seuil de 5 %, et de la canopée au seuil de 10 % (tableau XIV). Le VPD minimal est plus haut dans le secteur des graves et en milieu ouvert par rapport aux milieux feuillus (figure 69).

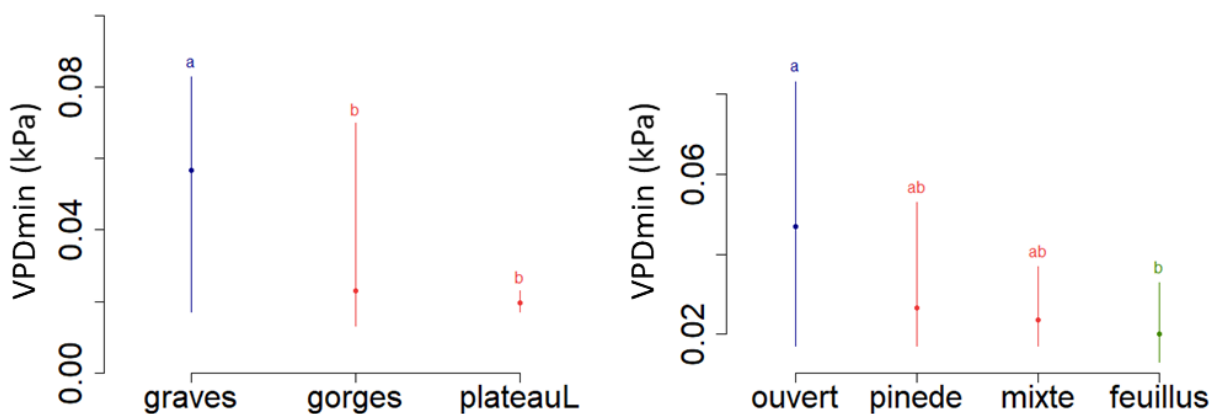


Figure 69 : Déficit de pression de vapeur minimal pour les facteurs « secteur géomorphologique » et « canopée » pour la période des grands froids

3.3.1.2.2. Variables stationnelles

Aucun effet des facteurs écologiques et stationnels sur le pH et l'humidité des sols n'est observé au seuil de 5 % (tableau XIV). Les valeurs d'humidité sont variables entre 4,25 % et 23,78 %. Le pH des sites varie entre 3,77 et 7,85 (tableau XV). Dix des 27 sols échantillonnés réagissent à l'HCL et contiennent donc du CaCO₃. Ces dix sites sont exclusivement dans le secteur « gorges » et seul un des sites n'est pas en situation de pente. Ce dernier est néanmoins très proche du Ciron et fortes pentes.

Tableau XV : Valeurs réelles des variables édaphiques et caractéristiques écologiques des 27 sites échantillonnés (HM : humidité du sol)

Hobos	HM	pH	CaCO ₃	Secteur	Relief	Exposition	Canopée
H06	17,15	5,63	-	gorges	bas de versant	adret	feuillus
H07	27,23	4,42	-	gorges	milieu de versant	adret	feuillus
H08	31,15	7,22	+	gorges	haut de versant	adret	feuillus
H12	18,13	6,92	+	gorges	bas de versant	adret	feuillus
H13	19,33	7,85	++++	gorges	milieu de versant	adret	feuillus
H14	12,35	5,21	+	gorges	haut de versant	adret	feuillus
H16	9,66	5,16	-	gorges	haut de versant	ubac	feuillus
H17	31,19	7,44	++++	gorges	milieu de versant	ubac	feuillus
H18	23,61	6,20	+	gorges	bas de versant	ubac	feuillus
H21	13,81	6,27	+	gorges	bas de versant		feuillus
H33	22,87	6,85	++++	gorges	milieu de versant	ubac	feuillus
H36	9,68	4,93	-	gorges	plateau		feuillus
H35	9,00	5,93	+	gorges	plateau		mixte
H25	12,65	6,43	-	gorges	plateau		ouvert
H31	12,82	5,66	-	gorges	plateau		ouvert
H19	7,73	5,16	-	gorges	plateau		pinède
H20	8,92	4,19	-	gorges	plateau		pinède
H32	12,59	5,73	-	gorges	haut de versant	ubac	pinède
H34	15,59	5,78	+	gorges	bas de versant	ubac	pinède
H38	15,11	4,47	-	graves	plateau		feuillus
H39	8,99	4,73	-	graves	plateau		mixte
H11	19,97	5,95	-	graves	plateau		ouvert
H37	6,55	4,65	-	graves	plateau		pinède
H30	6,37	4,67	-	plateau landais	plateau		feuillus
H29	21,12	4,86	-	plateau landais	plateau		mixte
H09	5,48	3,77	-	plateau landais	plateau		ouvert
H10	7,50	4,96	-	plateau landais	plateau		ouvert
H15	4,44	5,08	-	plateau landais	plateau		ouvert
H28	23,16	3,83	-	plateau landais	plateau		pinède

Tableau XVI : Pourcentage d'ouverture en été (POE) et en hiver (POH) et distance à la rivière des 39 sondes microclimatiques

Hobos	Canopée	POE	POH	dciron
H01	ouvert	95,62	91	136,6
H02	ouvert	100	100	246,4
H03	ouvert	100	100	678,2
H04	ouvert	100	100	1272,9
H05	ouvert	100	100	2500
H09	ouvert	57,1	74,15	233,6
H10	ouvert	100	100	1158,3
H11	ouvert	98,96	99,55	102
H15	ouvert	99,9	100	600,2
H22	ouvert	94,56	97,56	116
H24	ouvert	100	100	122
H25	ouvert	95,43	96,9	552
H31	ouvert	99,92	100	82,7
H19	pinède	37,98	NA	29,3
H20	pinède	37,56	37,56	131,5
H28	pinède	40,55	NA	512
H32	pinède	45,15	43,53	26
H37	pinède	22,88	28,22	74,3
H29	mixte	26,48	47,06	674
H35	mixte	23,5	37,42	100,1
H39	mixte	17,69	33,47	73,6
H06	feuillus	11,39	21,55	15,3
H07	feuillus	16,55	42,81	25,3
H08	feuillus	15,99	42,41	61
H12	feuillus	8,35	44,33	1
H13	feuillus	16,66	38,96	3
H14	feuillus	15,65	52,18	13,7
H16	feuillus	24,88	63,11	50,2
H17	feuillus	7,7	39,61	19,1
H18	feuillus	15,15	41,7	4
H21	feuillus	18,53	40,28	15,5
H23	feuillus	4,75	31,29	6
H26	feuillus	12,85	55,32	2
H27	feuillus	40,4	59,14	32
H30	feuillus	17,71	27,1	758
H33	feuillus	12,71	43,08	4,5
H34	feuillus	16,9	42,47	1,5
H36	feuillus	21,53	43,18	64
H38	feuillus	13,59	51,2	25,9

Sur l'ensemble du jeu de données, les degrés d'ouverture vont de 4,75 % à 100 % (tableau XVI). Pour chaque modalité, on trouve une moyenne d'ouverture en été de 95,5 % pour la modalité « ouvert », 36,8 % pour la modalité « pinède » puis 22,6 % et 16,2 % pour les modalités « mixtes » et « feuillus ». La modalité ouverte a un pourcentage significativement différent des autres modalités. La modalité pinède est également différente de la modalité feuillue, mais non différente de la modalité mixte. En hiver, seule la modalité ouverte (POH_{ouvert} = 96,9 %) est différente des autres et aucune autre différence n'est observée (POH_{pinède} = 36,4 % ; POH_{mixte} = 39,3 % ; POH_{feuillus} = 43,3 %, figure 70).

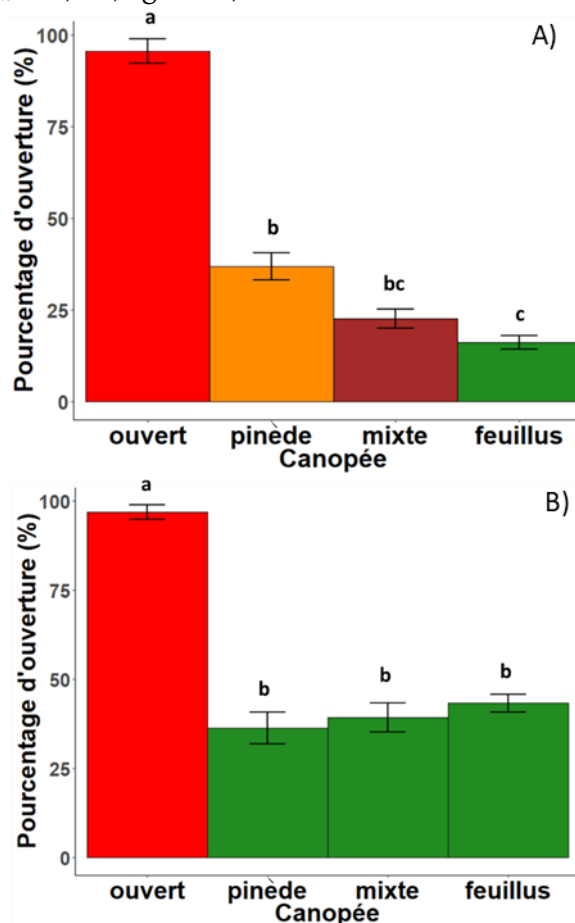


Figure 70 : Moyenne des pourcentages d'ouverture en été (A) et en hiver (B). Des lettres différentes indiquent des moyennes significativement différentes au seuil de 5%

Concernant les variables stationnelles (altitude, pourcentage d'ouverture et distance au Ciron), beaucoup d'effets significatifs ressortent des analyses (tableau XIV). L'altitude n'a aucun effet sur l'ensemble des variables étudiées. Le pourcentage d'ouverture a un effet sur la quasi-totalité des variables climatiques hors températures minimales et amplitude thermique en période de grands froids. Le pourcentage d'ouverture a également un effet sur le VPD minimum lors de grands froids, et sur le VPD maximal pour les périodes de canicule et de grands froids. La distance au Ciron a un effet sur les températures minimales et l'amplitude thermique des trois périodes, mais n'a d'effet sur les températures maximales que pour la période des gels tardifs. La distance au Ciron n'a pas d'effet sur le VPD maximal, mais affecte le VPD minimal pour les périodes de canicule et de grands froids. Malgré des relations significatives, seules les relations linéaires avec un coefficient de régression supérieur à 0,3 sont considérées ici comme pertinentes à détailler.

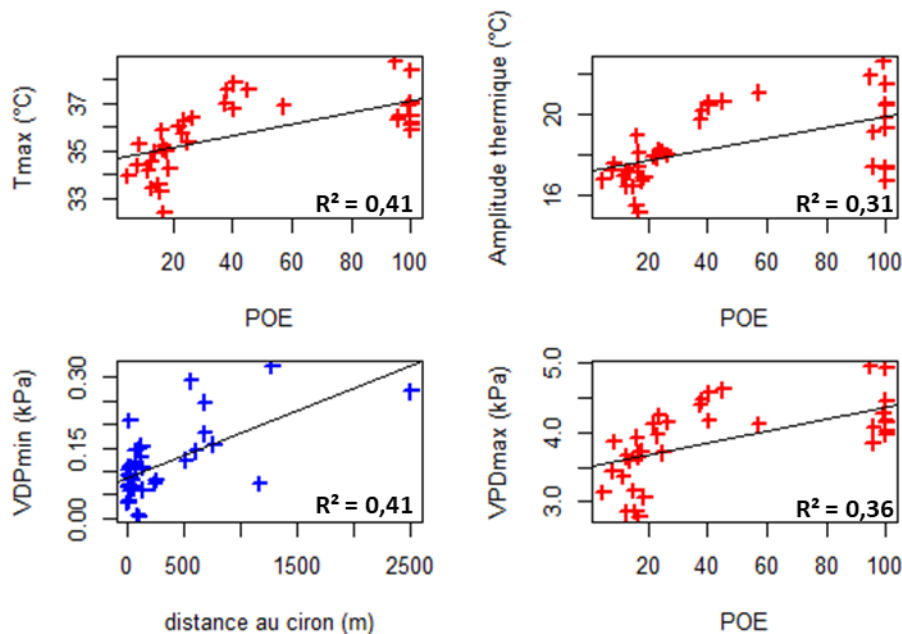


Figure 71 : Relations linéaires des variables climatiques en fonction des variables stationnelles en été

Les plus forts coefficients de régression sont obtenus pour les relations entre la température maximale et le pourcentage d'ouverture et le VPD minimal et la distance au Ciron lors de fortes chaleurs ($R^2=0,41$). Plus le pourcentage d'ouverture augmente, plus les températures maximales sont importantes. Plus la distance au Ciron est grande, plus le VPD minimal est haut (figure 71). De plus,

plus l'ouverture de la canopée est grande, plus l'amplitude thermique et le VDP maximal sont grands (figure 71) pour cette même période ($R^2 = 0,31$ et $R^2 = 0,36$)

Pour les autres périodes, seules les relations entre le VPD minimal et la distance au Ciron et l'ouverture de la canopée sont importantes lors de grands froids ($R^2 = 0,31$). Plus la distance au Ciron et l'ouverture du milieu est grande, plus le VPD minimal est grand (figure 72).

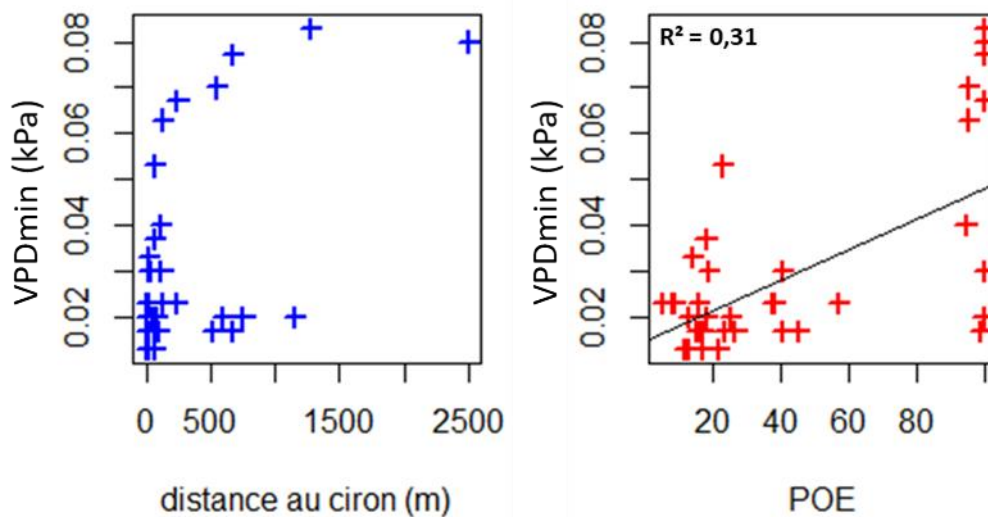


Figure 72 : Relations entre les variables climatiques en fonction des variables stationnelles en hiver

Pour résumer : lorsqu'on étudie les différences microclimatiques sur des fenêtres climatiques plus courtes, les différences observées sont encore plus importantes. L'effet du secteur géomorphologique est surtout visible en hiver sur les températures minimales et l'effet du relief en été sur les températures maximales et déficit de pression de vapeur maximal. Sur l'ensemble des sondes climatiques, on peut observer des différences de températures minimales allant jusqu'à 3 °C lors de gels tardifs ou de 6 °C en plein hiver, ainsi que de 6 °C ou de 2 kPa pour les températures maximales et VPD maximal en période estivale.

Les variables stationnelles comme le pourcentage d'ouverture de la canopée et la distance à la rivière semblent aussi jouer un rôle important dans le microclimat, en particulier en été sur les températures minimales et maximales. Plus la canopée est ouverte, plus les températures maximales et l'amplitude thermique augmentent, de même que le VPD maximal. Aussi, plus la distance au Ciron augmente plus le VPD minimal augmente.

3.3.1.3. Données microclimatiques du sud-ouest : comparaisons avec les sondes de référence

Si l'on essaie maintenant de comparer les valeurs microclimatiques que l'on retrouve dans la vallée du Ciron (H05, H31, H09) avec les valeurs de nos sondes références (Agen, Dax, Toulenne, Villenave-d'Ornon), on peut voir des différences annuelles assez importantes.

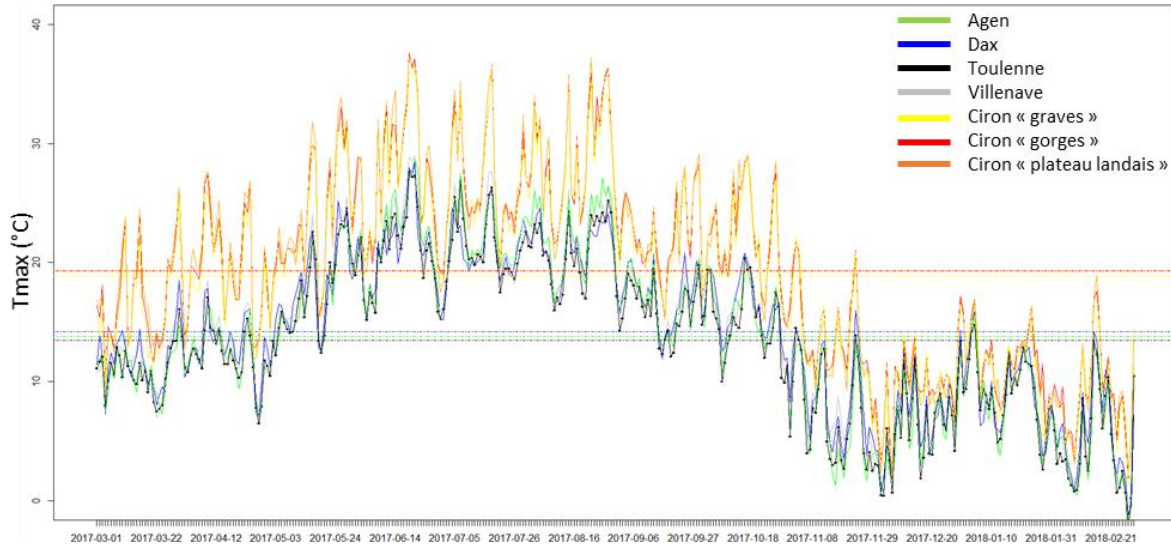


Figure 73 : Températures maximales des sondes de référence et stations HOBOS entre mars 2017 et mars 2018

Au niveau des températures maximales (figure 73), on trouve une moyenne annuelle de 13,48 °C à Toulenne contre 19,34 °C à Sauméjan en amont du Ciron (« plateau landais »). Les autres valeurs sont 14,22 °C à Dax, 13,79 °C à Agen, 14,21 °C à Villenave, 19,30 °C à Bernos-Beaulac (« gorges ») et 18,82 °C à Sauternes (« graves »). Pour les températures minimales (figure 74), on peut avoir des écarts de presque 4 °C entre Sauméjan (5,98 °C) et Dax (9,80 °C). Les autres moyennes annuelles sont 8,21 °C à Toulenne, 8,97 °C à Agen, 9,78 °C à Villenave, 6,64 °C à Bernos-Beaulac et 8,4 °C à Sauternes.

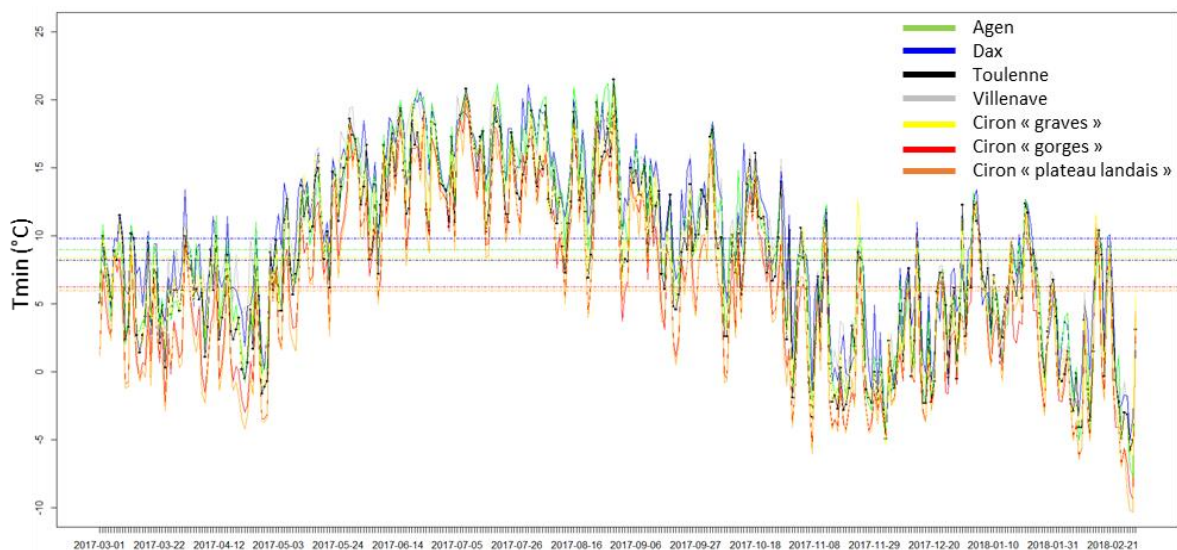


Figure 74 : Températures minimales des sondes de référence et stations HOBOS entre mars 2017 et mars 2018

Tableau XVII : Valeurs réelles et moyenne des sondes de références et stations HOBOS (H31, H09, H05) pour les périodes contrastées de trois jours.

Période	Sondes	Variable	J1	J2	J3	Moyenne
Gels tardifs 27/28/29 avril 2017	DAX	Tmin	1,4	0,2	2,8	1,5
	AGEN		-0,2	0,5	0,2	0,2
	TOULENNE		-1,6	-1,1	-0,7	-1,1
	VILLENAVE		0,3	1,3	2,6	1,4
	GORGES		-3,4	-3,5	-3,1	-3,3
	PLATEAU		-3,6	-3,7	-3,4	-3,6
	GRAVES		-1,0	-1,0	2,9	0,3
Canicule 19/20/21 juin 2017	DAX	Tmax	37,3	35,2	36,2	36,2
	AGEN		34,6	35,4	36,7	35,6
	TOULENNE		35,2	36,9	37,0	36,4
	VILLENAVE		37,1	37,6	37,7	37,5
	GORGES		37,6	36,3	37,1	37,0
	PLATEAU		37,3	36,6	36,7	36,9
	GRAVES		35,9	35,7	36,6	36,1
Très froid 26/27/28 février 2017	DAX	Tmin	-1,8	-5,0	-3,3	-3,4
	AGEN		-3,8	-7,0	-7,7	-6,2
	TOULENNE		-3,1	-5,8	-5,0	-4,6
	VILLENAVE		-2,3	-5,6	-5,0	-4,3
	GORGES		-6,8	-8,8	-9,4	-8,3
	PLATEAU		-7,0	-7,5	-9,4	-8,0
	GRAVES		-3,8	-6,1	-5,2	-5,0

Si on reprend nos périodes de trois jours extrêmes, on peut voir dans le tableau XVII que certaines villes n'ont pas connu de gels tardifs du 27 au 29 avril comme les villes de Dax et de Villenave-d'Ornon ou bien des températures négatives très faibles comme à Agen. Toulouse, station la plus proche de nos stations HOBOS, a connu des températures négatives, mais de deux degrés de plus en moyenne que les stations des secteurs « gorges » et « plateau landais ». À noter que le secteur « graves » a une moyenne positive sur ces trois jours avec des différences de 3 degrés par rapport au reste du Ciron. Dans les cas de canicule, les plus fortes températures ont été recensées à Villenave-d'Ornon (37,47 °C) et dans sur le secteur « gorges » (37 °C) et les moins fortes à Agen (35,57 °C) et à Sauternes sur le secteur « graves » (36,07 °C). Pour les températures hivernales les plus basses, on retrouve une moyenne de -8,33 °C dans les secteurs « gorges » et -7,97 °C sur le « plateau landais » contre seulement -3,37 °C à Dax et -4,30 °C à Villenave.

3.3.2. Discrimination des communautés végétales du sous-bois de la vallée du Ciron et relation avec le microclimat

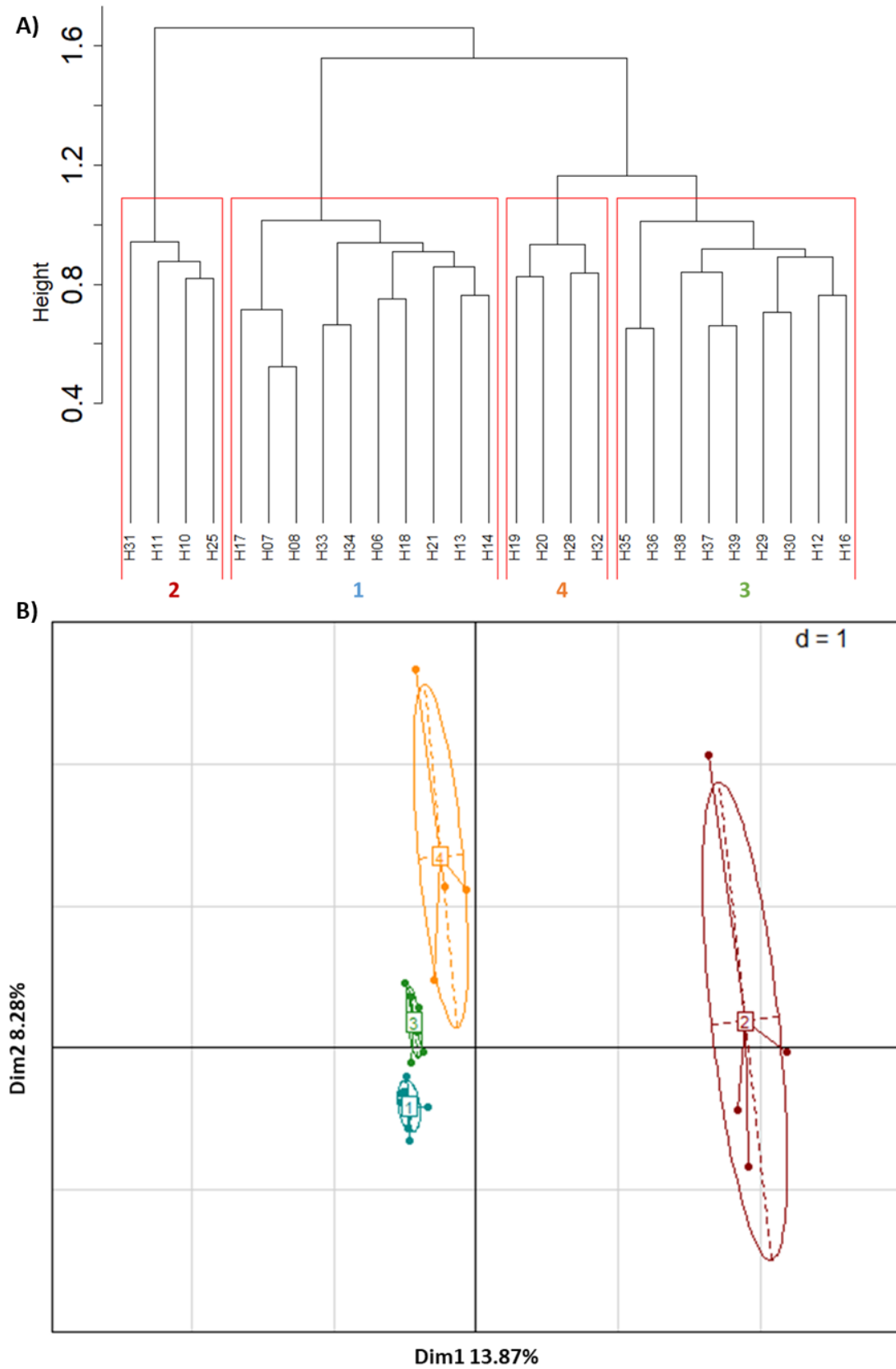


Figure 75 : Résultat de l'analyse de groupements sur les relevés floristiques autour des sondes climatiques (A) et projection des groupes sur le plan factoriel (B)

Après plusieurs tests, nous avons décidé de garder quatre groupes, car ils sont relativement bien distincts sur l'arbre (figure 75-A) et le plan factoriel (figure 75-B). Dans un premier temps, nous pouvons observer que le groupe 2 est très éloigné des autres groupes sur l'axe 1 et les trois autres sont très proches. Sur l'axe 2, ce sont les groupes 1, 3 et 4 qui se distinguent alors que le groupe 4 s'étale sur une bonne partie de l'axe. Les groupes 1 et 3 ont une composition floristique très homogène alors que les ellipses des groupes 2 et 4 sont très larges.

Tableau XVIII : Caractéristiques écologiques des quatre groupes issus de l'analyse de groupements

Code	Secteur géomorphologique	Relief	Exposition	Canopée	Groupe
H18	Gorges	Bas	Adret	Feuillus	1
H17	Gorges	Milieu	Adret	Feuillus	1
H08	Gorges	Haut	Ubac	Feuillus	1
H07	Gorges	Milieu	Ubac	Feuillus	1
H06	Gorges	Bas	Ubac	Feuillus	1
H13	Gorges	Milieu	Adret	Feuillus	1
H14	Gorges	Haut	Adret	Feuillus	1
H21	Gorges	Bas		Feuillus	1
H34	Gorges	Bas	Ubac	Feuillus	1
H33	Gorges	Milieu		Feuillus	1
H25	Gorges	Plateau		Ouvert	2
H31	Gorges	Plateau		Ouvert	2
H11	Graves	Plateau		Ouvert	2
H10	Plateau landais	Plateau		Ouvert	2
H16	Gorges	Haut	Adret	Feuillus	3
H12	Gorges	Bas	Adret	Feuillus	3
H36	Gorges	Plateau		Feuillus	3
H35	Gorges	Plateau		Mixte	3
H38	Graves	Plateau		Feuillus	3
H39	Graves	Plateau		Mixte	3
H37	Graves	Plateau		Pinède	3
H30	Plateau landais	Plateau		Feuillus	3
H29	Plateau landais	Plateau		Mixte	3
H20	Gorges	Plateau		Pinède	4
H19	Gorges	Plateau		Pinède	4
H32	Gorges	Haut	Ubac	Pinède	4
H28	Plateau landais	Plateau		Pinède	4

Le tableau XVIII présente les caractéristiques écologiques des relevés composant les quatre groupes. Le premier groupe est composé exclusivement de relevés sous feuillus du secteur des gorges, en situation de versants, mais sans différenciation au niveau de l'exposition. Le deuxième groupe contient l'ensemble des relevés réalisés en milieu ouvert. Le quatrième groupe est composé des

relevés de pinèdes hormis celle du secteur « graves » que l'on retrouve dans le troisième groupe, qui regroupe les relevés restants, avec une majorité de relevés sous feuillus. L'ensemble des relevés sous canopée mixte est contenu dans ce groupe, pour tout secteur confondu, mais avec une très grande majorité de relevés de plateau.

Tableau XIX : Noms, caractéristiques écologiques et indval des trois espèces les plus indicatrices

Espèce	gp	idv	Caractéristiques climatiques (lumière/température)	Caractéristiques édaphiques (pH, Humidité, Texture)
<i>Mercurialis perennis</i>	1	0,7	Sciaphile, intermédiaire	Neutrocline, mésoxérophile, texture fine
<i>Cornus sanguinea</i>	1	0,63	Intermédiaire	Neutrophile, mésoxérophile, texture fine
<i>Glechoma hederacea</i>	1	0,6	Intermédiaire	Neutrocline, mésoxérophile, texture fine
<i>Hypochaeris radicata</i>	2	0,8	Héliophile, intermédiaire	Acidocline, xérophile, sable grossier
<i>Cyperus badius</i>	2	0,75	Hyperhéliophile, mésoméditerranéen	Neutrocline, hygrophile, argile
<i>Daucus carota</i>	2	0,75	Héliophile intermédiaire	Neutrocline, mésoxérophie, sable fin
<i>Frangula alnus</i>	3	0,67	Hémihéliophile intermédiaire	Intermédiaire, mésohydrique, texture fine
<i>Rosa sp</i>	3	0,56	Héliophile mésoméditerranéenne	Intermédiaire, mésoxérophile, limon
<i>Ruscus aculeatus</i>	3	0,53	Hémisciaphile, euryméditerranéennes	Intermédiaire, xérophile, limon
<i>Erica cinerea</i>	4	0,75	Hémihéliophile, thermophile	Acidophile, xérophile, sable fin
<i>Quercus pyrenaica</i>	4	0,75	Héliophile, thermophile	Acidophile, mésoxérophile, sable fin
<i>Calluna vulgaris</i>	4	0,75	Hémihéliophile, intermédiaire	Acidophile, mésoxérophile, sable fin

Si l'on s'intéresse aux trois espèces les plus indicatrices de chaque groupe (tableau XIX), on peut voir que le groupe 1 est composé d'espèces adaptées aux milieux frais et ombragés comme *Mercurialis perennis* sur sol neutre, calcicole à texture fine. Le groupe 3 contient des espèces assez tolérantes à l'ombre et à température intermédiaire comme *Ruscus aculeatus*, sur pH neutre et texture fine limoneuse. Le groupe 4 est composé d'espèces thermophiles, tolérantes à la lumière sur sol à sable fin, sec et à pH acide comme les Éricacées (*Erica cinerea* et *Calluna vulgaris*). Enfin, le groupe 2 contient des espèces de pleine lumière, comme *Cyperus badius*, sur tout type de sols, avec des conditions édaphiques relativement larges comme *Hypochaeris radicata* ou *Daucus carota* par exemple. Autour de nos sondes climatiques, on distingue quatre types d'assemblages floristiques qui correspondent à : un groupe « **neutrocalcicoles de gorges** » (n°1) composé des forêts feuillus neutroclines de versants ; un groupe de « **forêts acidiclinales peu perturbées** » (n°3), un groupe de « **pinèdes acidiphiles xérohéliophiles** » (n°4) et un groupe de « **prairies** » (n°2).

D'un point de vue statistique, les groupes sont différents en termes de températures maximales ($p < 0,001$), VPD maximal ($p < 0,001$) et ouverture de la canopée ($p < 0,001$).

Les températures maximales du groupe 1 sont significativement plus basses que les trois autres groupes. Les groupes 4 et 2 ne sont pas différents entre eux et le groupe 3 est différent des autres groupes (figure 76). De plus, le groupe 1 a un VPD maximal significativement plus bas que les trois autres groupes qui ne sont pas différents entre eux (figure 76).

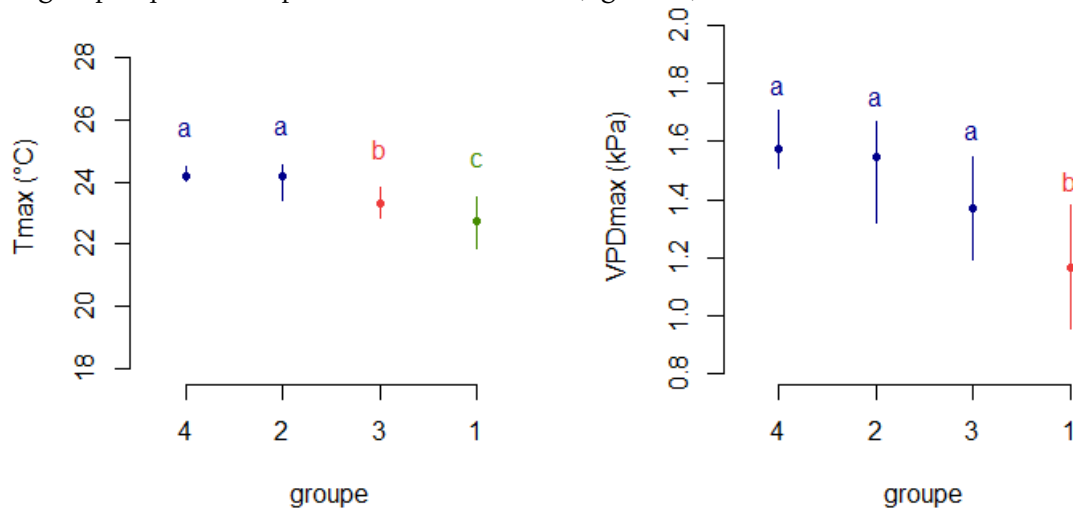
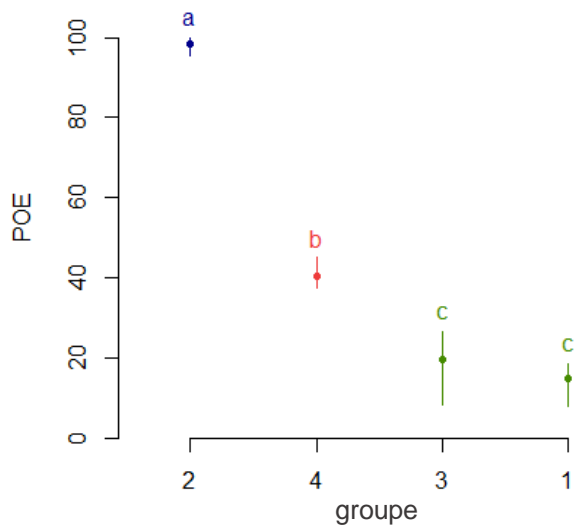


Figure 76 : Températures maximales et VPD maximal des sondes composants les groupes de CAH



Sur cet échantillonnage (N=27), le pourcentage d'ouverture du groupe 1 (98,6 %) est significativement plus grand que les autres groupes, tout comme le groupe 4 (40,3 %). Les groupes 1 (14,7 %) et 3 (19,6 %) ne sont pas différents entre eux (figure 77).

Figure 77 : Pourcentage d'ouverture des canopées recouvrant les sondes composants les groupes de CAH

Afin de regarder plus précisément comment se structurent les communautés en fonction du type de canopée, nous avons remplacé les barycentres des groupes de relevés en fonction du type de canopée (figure 78). Nous pouvons voir très clairement une distinction du sous-bois en fonction du type de canopée, notamment entre les milieux forestiers (feuillus, mixtes et pinèdes) et les milieux ouverts. Au sein même des milieux forestiers, les milieux à canopée mixte semblent avoir une composition floristique intermédiaire, mais très homogène. Le groupe le plus variable est constitué

des relevés réalisés en pinède. En ajoutant sur le plan factoriel les différentes variables climatiques comme variables supplémentaires, on peut voir que c'est surtout l'ouverture de la canopée sur l'axe 1 qui explique les différences de composition entre les différentes modalités de canopées. Sur l'axe 2, c'est davantage le VPD maximal qui va distinguer la composition du sous-bois des groupements forestiers (figure 78). Enfin, il est intéressant de noter qu'un test statistique nous a permis de noter que les peuplements feuillus sont significativement moins distants du Ciron que les milieux ouverts, les peuplements mixtes et feuillus étant à une distance intermédiaire.

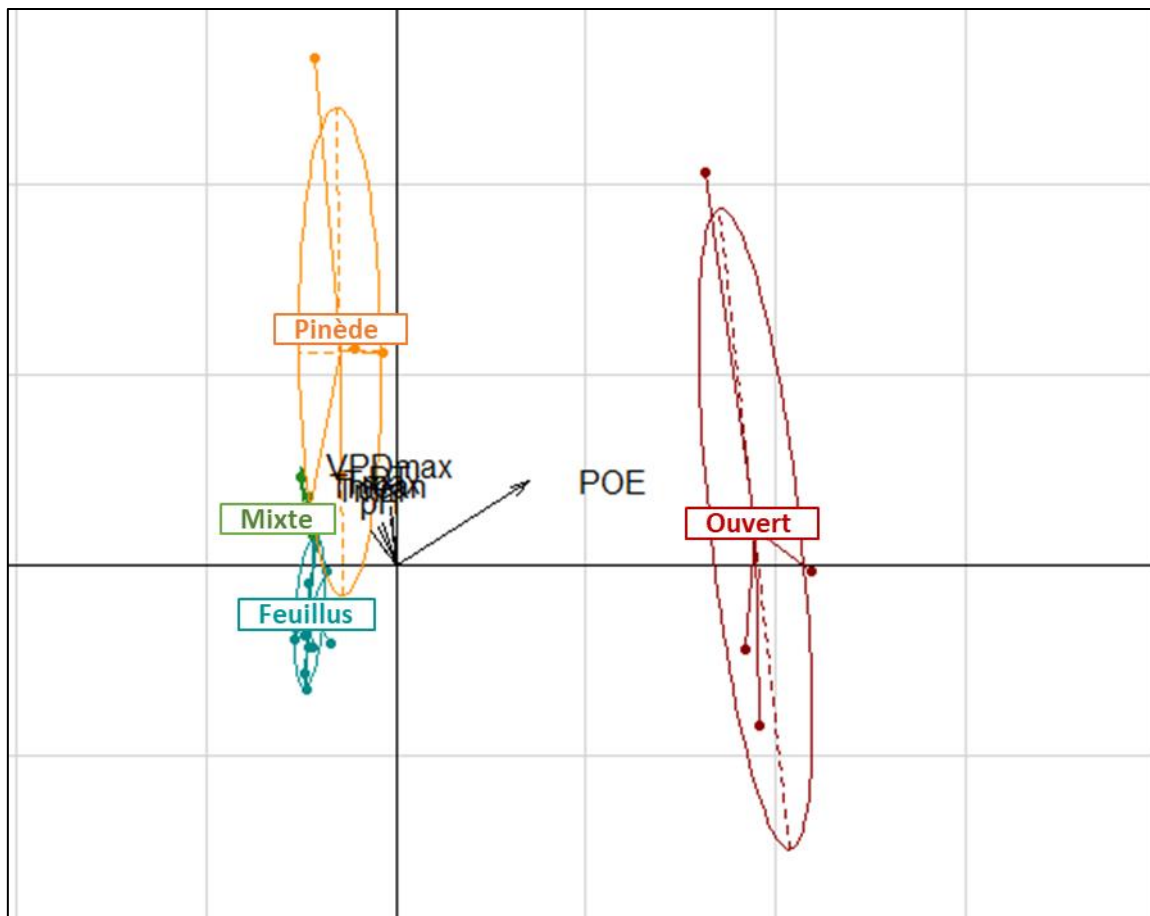


Figure 78 : Projection des barycentres des relevés en fonction de type de canopées et superposition des variables climatiques sur le plan factoriel

Pour résumer : différents types de cortèges floristiques sont retrouvés autour des sondes climatiques. Ils sont principalement corrélés à la position topographique et donc à des conditions plus fraîches et plus humides en bas de versant, ainsi qu'aux différents types de milieux échantillonnés (ouvert, pinède, mixte et feuillus) correspondant à un gradient d'ouverture relativement bien structurant. On distingue un groupe « **neutrocalcicoles de gorges** », un groupe de « **forêts acidiclinales peu perturbées** », un groupe de « **pinèdes acidiphiles xérohéliophiles** » et un groupe de « **prairies** » (n°2).

3.4. Discussion

3.4.1. *Le mésoclimat de la vallée du Ciron*

L'analyse descriptive puis statistique du suivi microclimatique de la vallée du Ciron met en évidence l'importance du secteur géomorphologique, en particulier sur les températures minimales et l'amplitude thermique, quelle que soit la période climatique. Le relief influence également les températures maximales et le VPD maximal ainsi que, de façon moins importante, la structure de la canopée. L'exposition n'affecte que très peu les variables climatiques étudiées ici.

Concernant le secteur géomorphologique, il semble y avoir un gradient thermique assez fort entre l'aval et l'amont du Ciron, non dépendant du rayonnement solaire, car ce gradient est ressenti au niveau des températures minimales, alors que très peu de différences sont observées pour les températures maximales et moyennes (< 1 °C). Les températures minimales du secteur « graves » sont nettement plus élevées que dans les secteurs « gorges » ou « plateau landais ». Le secteur « graves » est également le plus tamponné avec une amplitude thermique moins importante. Plusieurs hypothèses pourraient expliquer ce gradient thermique. Le secteur « graves » pourrait être fortement influencé par la présence de la Garonne ou par la fragmentation du paysage. En effet, l'eau du Ciron est alimentée par les nappes phréatiques à une température constante de l'ordre de 13 °C toute l'année (Ducouso et Syndicat d'aménagement du bassin versant du Ciron, communications personnelles). Celle de la Garonne évolue au cours de l'année entre 7 °C et 25 °C selon la saison (lagaronne.com). Ces différences de températures, quand le Ciron vient se jeter dans la Garonne, peuvent être à l'origine de la création de nappes de brouillards ou de brume qui limitent les abaissements de température nocturne (Guyot 1999). En outre, la simple présence de cette masse d'eau peut entraîner une inertie thermique susceptible de limiter les températures minimales (Guyot 1999) dans ce secteur. Ce même phénomène d'inertie peut avoir lieu avec le Ciron, ce qui pourrait expliquer, dans une moindre mesure, les différences observées entre les secteurs « gorges » et « plateau landais ». De plus, une étude de la fragmentation et une caractérisation de la fraction de zone boisée autour des sondes climatiques situées en milieux ouverts permet de mettre en avant des différences entre les secteurs (étude en collaboration avec Nicolas Cornette, stagiaire de Master 2). Le

secteur « graves » a une fraction boisée très inférieure (20 %) aux secteurs « plateau landais » (70 %) et « gorges » (90 %) sur un rayon de 500 m autour des sondes. Sur ce même rayon (500 m), la fraction boisée ne semble pas affecter les températures maximales alors qu'on note bien un effet sur les températures minimales (figure 79) au printemps (avril 2017). En effet, plus la fraction boisée est faible, en particulier dans le secteur « graves », et plus les températures minimales sont hautes, ce qui confirme l'effet potentiel de la fragmentation du milieu sur l'effet tampon de ce secteur.

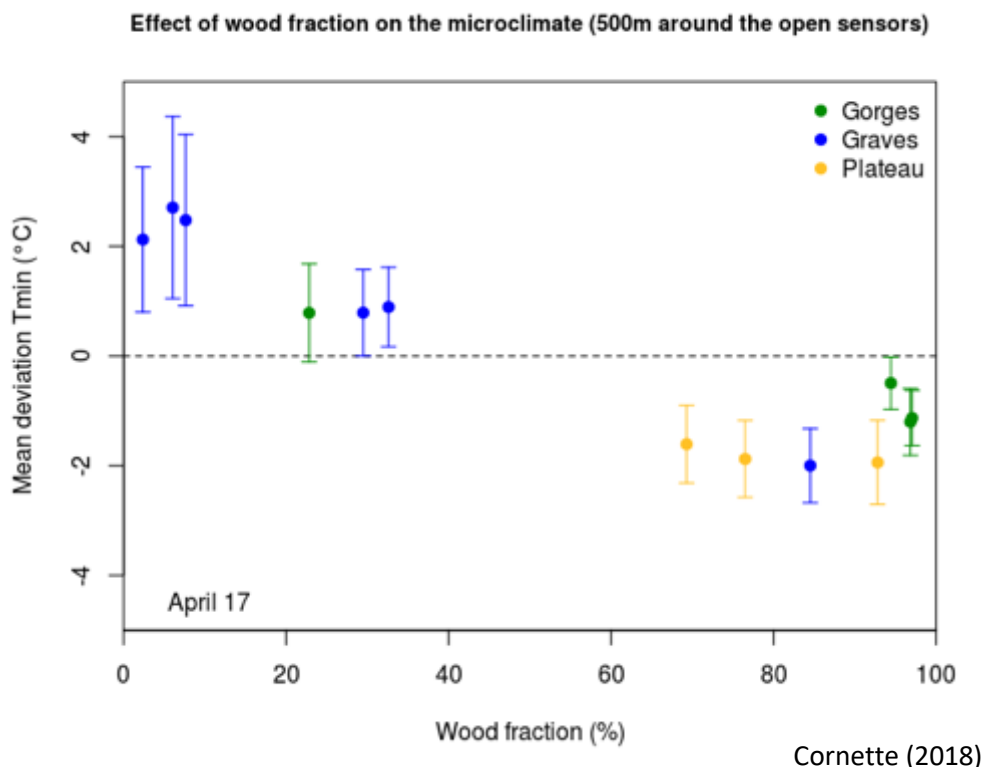


Figure 79 : Effet de la fraction boisée sur un rayon de 500 m sur les températures minimales

La faible présence du hêtre dans le secteur « graves » pourrait s'expliquer par la gestion forestière et viticole, défavorisant son développement dans ce secteur. Néanmoins, on pourrait également penser que le pouvoir tampon de ce secteur notamment par des températures minimales hivernales relativement hautes, pourrait être un frein à la vernalisation des graines et donc au succès de régénération du hêtre. En revanche, si la vernalisation n'est pas affectée, la plus faible présence de gels tardifs du secteur « graves » pourrait être favorable à la croissance des jeunes plantules et aux développements des subadultes et semenciers.

De plus, le relief semble avoir un fort impact sur les températures et VPD maximaux. En effet, le bas de versant est plus frais, plus humide et plus tamponné, situation fortement favorable au développement du hêtre. En bas de versant, les plantes transpirent donc beaucoup moins qu'en haut de versant et situation de plateau. La présence du cours d'eau, et de la couronne de végétation associée, tamponne fortement les situations extrêmes retrouvées sur le plateau, même sous canopées de feuillus. Ce pouvoir tampon est d'autant plus important au printemps et en été. Dans un environnement xérique comme on trouve dans le sud-ouest, notamment sur le massif landais, la présence d'une masse d'eau importante peut créer un effet « oasis » créant localement un méso-environnement. En effet, lorsque les environnements sont limités par la sécheresse, l'hydrologie locale peut créer un microrefuge permettant localement la persistance des espèces (McLaughlin et al. 2017). Un site sera considéré comme un refuge hydrologique si la disponibilité en eau du site est plus élevée que dans les environnements locaux et régionaux environnants. Il est très intéressant de souligner que ces sites peuvent ainsi soutenir localement des assemblages d'espèces uniques dans un climat régional relativement sec (McLaughlin et al. 2017). Outre la présence même du cours d'eau, son fort encaissement dans les gorges calcaires crée un relief important. Le relief peut provoquer un phénomène d'inversion des températures où les masses d'air froid viennent s'accumuler en fond de vallon. Il peut également impacter l'apport d'énergie totale en s'opposant à l'arrivée des rayons solaires. En plus de la présence de la rivière, la pente du site influence l'humidité de bas de pente, car les précipitations ruissellent et s'accumulent, entretenant une humidité relative élevée (Lacoste et Salanon 1991). Les études sur les fossiles animaux et végétaux mettent en avant le rôle des habitats abrités des vallées incisées des massifs calcaires, qui auraient pu fournir des microclimats favorisant la survie des biotes thermophiles lors du dernier maximum glaciaire. Ce genre de situation topographique constitue donc aussi bien des refuges pour des situations extrêmes froides et chaudes. Ces refuges encaissés sont ainsi probablement à l'origine de la recolonisation des espèces thermophiles (Stewart et Lister 2001). McLaughlin et al. (2017) mettent également en avant le rôle de la topographie sur la température, l'humidité et la lumière, entraînant des différences de taux d'évaporation et la transpiration des arbres. De même, Ashcroft et Gollan (2013) montrent que

l'amplitude thermique décroît en conditions humides, et que la topographie a des effets sur les extrêmes de températures (minimums et maximums) et l'humidité. En marge de répartition, ces micro-environnements refuges liés à la présence d'un cours d'eau et à des variations topographiques peuvent ainsi permettre la persistance des espèces (Slaton 2015). Aussi, alors que nous n'avons pas mis en avant d'effet de la distance au Ciron sur les températures maximales et VDP maximal en période de fortes chaleurs sur l'ensemble du jeu de données, il nous a paru intéressant de réduire l'échelle et de regarder l'effet de la distance au Ciron de 0 à 150 m sur les températures maximales, toutes canopées confondues. En effet, le fort effet de la pente sur les variables climatiques maximales nous pousse à considérer qu'il peut s'agir d'un proxy de la distance à la rivière. Pour vérifier notre hypothèse et consolider l'effet de la présence du Ciron, nous avons réalisé deux régressions supplémentaires (figure 80).

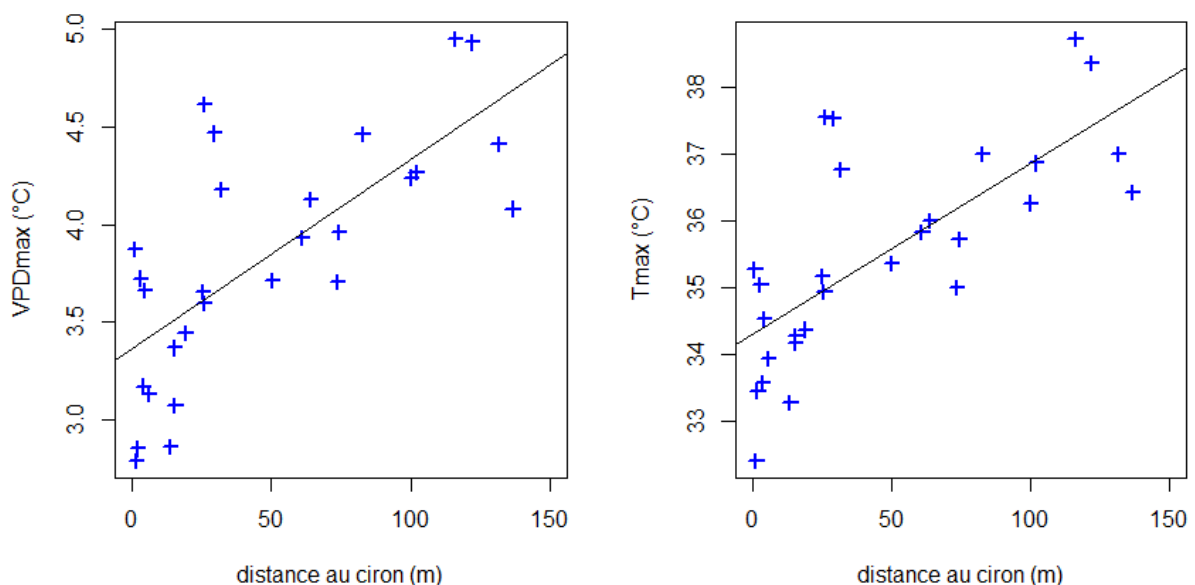


Figure 80 : Régressions linéaires entre le VPD maximal, les températures maximales et la distance au Ciron en période de canicule

Avec un coefficient de régression de 0,52 et 0,51, on peut voir un fort gradient de température et de VPD sur 150 m. Plus on s'éloigne du Ciron, plus les températures et le VPD maximal sont élevés. En 150 m, on diminue de 7 °C les températures maximales et de 3 kPa le VPD maximal (figure 80), ce qui est considérable. En effet, pour d'autres gradients importants comme en montagne, on a un rapport beaucoup moins important, car il existe une diminution de l'ordre de 1 °C pour cette même distance de 150 m (Jump et al. 2009).

Enfin, on remarque dans notre étude le rôle de la structure de la canopée, notamment par son ouverture sur les températures et VPD. En effet, le développement de la végétation entraîne une modification microclimatique dont l'importance s'accroît avec la densité et la complexité structurale du peuplement (Lacoste et Salanon 1999). On voit ici que les températures et les VPD sous milieux ouverts sont très différents des autres couverts forestiers, surtout en été et en automne. Pour notre période climatique estivale extrême, on observe un fort gradient du milieu ouvert jusqu'aux forêts de feuillus. Il est intéressant de noter que les milieux ouverts et les pinèdes se distinguent significativement en période hivernale mais pas en période estivale. En formant un écran, la couverture végétale entraîne la diminution de l'amplitude thermique, car elle régule les flux d'énergie diurnes et nocturnes. À une échelle temporelle plus grande, notamment saisonnière, on remarque que c'est entre les peuplements mixtes et les milieux ouverts que les différences sont les plus importantes. Ce résultat est probablement lié à la nature du peuplement et plus particulièrement au caractère pluristratifié des peuplements mixtes. Dans notre échantillonnage, même si le degré d'ouverture entre les peuplements mixtes et les feuillus ne sont pas différents, la structure de ces peuplements diffère. Effectivement, les canopées mixtes présentent en plus de la strate supérieure de feuillus, une strate arborescente plus haute de pin maritime. Cette structure pluristratifiée confine davantage le site, limite les échanges avec l'atmosphère extérieure et joue ainsi sur le microclimat. Aussi, à ouverture équivalente, le phytoclimat sous une canopée donnée dépendra de la densité, du degré de recouvrement de chaque strate et de la nature des espèces dominantes (Lacoste et Salanon 1999). En hiver, la perte des feuilles des espèces caduques augmente le degré d'ouverture et donc diminue les différences observées entre les modalités de canopées. Ceci explique que pour la période de grands froids, les différences de températures maximales sont uniquement observées entre les milieux ouverts et les pinèdes. Les analyses statistiques montrent ainsi que plus une canopée est fermée, plus le VPD maximal est bas et donc moins la plante est stressée hydriquement. Il semblerait ici que c'est davantage l'ouverture et la structure de la canopée qui jouent sur le phytoclimat, plus que la nature de l'essence dominante. Le hêtre étant une essence tolérante à l'ombre, les situations de canopées très fermées limitant les conditions extrêmes sont favorables à sa présence.

Dans cette première partie, on met en avant le fort impact de la mosaïque de situations écologiques sur les conditions microclimatiques retrouvées au sein de la vallée du Ciron. Alors que le secteur géomorphologique joue très fortement sur les températures minimales (pouvant aller jusqu'à + 7 °C), c'est la topographie et son action sur les conditions climatiques locales qui pourraient expliquer la persistance du hêtre. Dans les gorges calcaires, la forte topographie couplée à la présence d'une canopée dense, fermée et continue diminue d'autant plus le VPD maximal et offre ainsi des conditions propices à la présence et à la persistance du hêtre dans la vallée.

Néanmoins, des hypothèses anthropiques peuvent être avancées pour expliquer la persistance des peuplements à feuillus dans les pentes à proximité de Ciron, notamment dans le secteur « gorges » dans lesquelles le relief est particulièrement abrupt. Ces conditions de pente, en créant des contextes d'exploitation des peuplements difficiles, forment des refuges topographiques dans lesquelles les forêts matures sont à même de se développer.

3.4.2. Le Ciron à l'échelle de l'Aquitaine

A une échelle régionale, c'est dans la vallée du Ciron que les températures minimales les plus froides sont enregistrées par rapport aux sondes de références INRA et Météo-France de Agen, Dax, Toulence et Villenave-d'Ornon. Favorable à la vernalisation des faînes, ce paramètre peut permettre d'expliquer la présence du hêtre dans la région. Néanmoins, c'est également dans la vallée que les températures maximales les plus hautes sont enregistrées. Si on se base uniquement sur les températures maximales, on pourrait en déduire que ce n'est donc pas le facteur principalement limitant la présence du hêtre dans la région. Pour des études à venir, il serait donc intéressant de pouvoir comparer les différences d'humidité relative ou de VPD des différentes sondes. Cette comparaison peut également permettre d'appuyer l'hypothèse selon laquelle ce sont les situations microclimatiques de forêts de feuillus de pente qui sont des refuges particuliers pour l'essence, dans un contexte régional défavorable. Ici, il n'est pas possible de conclure sur l'originalité du mésoclimat de la vallée du Ciron, cependant il apparaît très clairement que les situations écologiques très contrastées entraînent des microclimats très particuliers au sein même de ce mésoclimat. Aussi, étant donné le fort impact de la topographie sur le microclimat des gorges, il n'est pas absurde de mettre

en avant un topoclimat particulier pouvant être responsable de la présence et de la persistance du hêtre depuis des millénaires en bordure du Ciron.

3.4.3. *Relation végétation/microclimat : les communautés végétales de la vallée du Ciron*

La dernière partie de ce chapitre consistait en l'étude des communautés végétales et plus particulièrement aux relations entre les végétations et le microclimat. Les compositions floristiques des groupes de prairies et de pinèdes xérohéliophiles sont les plus variables. On distingue en premier lieu le groupement non forestier (n°2) des trois autres groupes. Puis en second temps, les pinèdes des deux autres groupements forestiers. Dans le groupe des « forêts acidiclinales peu perturbées », un relevé (H37) réalisé sous pinède possède une composition floristique assez proche des relevés des groupes des « forêts acidiclinales peu perturbées » et des forêts feuillus « neutrocalcicoles de gorges ». La sonde 37 est relativement proche du Ciron (d = 74,3 m) dans le secteur aval. Dans ce site il y a régulièrement des petites mares et fossés remplis d'eau, qui nous font penser à une situation un peu particulière de forêts alluviales, qui peut également expliquer sa ressemblance avec les groupes n°1 et n°3. De plus, cette sonde climatique correspond à une parcelle entretenue par le Conseil général, sa gestion est donc faible et elle est très peu perturbée. De ce fait, en plus d'être un gradient d'ouverture très net, on peut penser que l'axe 1 traduit également un gradient de perturbation. Au sein de la vallée du Ciron, on met ici en avant un fort effet de l'ouverture de la canopée et de la perturbation des milieux sur la composition floristique des communautés végétales qui est confirmé par les analyses statistiques. La distinction entre les groupements n°1 et n°3 est liée à des différences topographiques qui peuvent se traduire en différence de fonctionnement microclimatique et édaphique ou bien de refuge topographique en raison d'un isolement contre la perturbation. Le test statistique sur la réaction à l'HCL entre les quatre groupes nous permet de voir qu'ils se distinguent selon la présence de carbonate de calcium dans le sol. Les groupes 1 et 3 contiennent des sols réagissant à l'HCL mais seul le premier groupe se différencie pour cette variable édaphique. Finalement, les gorges calcaires pourraient donc être un refuge topo-édaphique pour la hêtraie, à la fois refuge contre des pratiques anthropiques, mais également en offrant des conditions édaphiques particulières.

De plus, les analyses climatiques mettent en avant une distinction des groupes sur les températures maximales entre les milieux ouverts et les pinèdes et les forêts feuillues et mélangées, puis entre les forêts neutrocalcicoles de gorges et le reste pour le VPDmax. Malgré ces différences, il n'existe qu'une très faible variation microclimatique entre les milieux forestiers. En effet, on met ici bien en avant un effet du microclimat sur la végétation du sous-bois. Néanmoins, il ne semble pas être le facteur le plus structurant car son amplitude de variation est très limitée par rapport à la forte différenciation floristique observée sur la saison de végétation. Alors qu'une forte distinction des groupes se fait selon le pourcentage d'ouverture de la canopée, cette différence ne semble pas se traduire en termes de microclimat entre les quatre groupes. Les communautés floristiques se distinguent donc selon le rayonnement qui traduit une perturbation du milieu et donc distingue les groupements de prairies et de pinèdes sur plateau des autres communautés.

De même, on peut voir ici que selon la structure de la canopée (ouvert, pinède, mixte ou feuillue) on a des assemblages floristiques assez bien différenciés. La composition du sous-bois de canopées mixtes est très homogène et intermédiaire entre les pinèdes et les feuillus. Le sous-bois des feuillus est moins homogène et peut être lié au type de sol sur lesquels se développe le sous-bois car on le retrouve sur une gamme de pH de sol plus large. Ces assemblages sont avant tout déterminés par le degré d'ouverture du couvert végétal et plus faiblement ensuite par le VPD maximal sur la saison de végétation. La composition floristique relativement homogène du sous-bois sous les canopées mixtes et feuillus peut être liée à des conditions de niche écologique particulières car ces types de peuplements sont avant tout retrouvés à proximité du cours d'eau où les différences microclimatiques sont tenues. Effectivement, à l'inverse, les communautés floristiques sous canopées de pins ou en milieu ouvert sont relativement peu homogènes car les conditions stationnelles sur lesquelles on les retrouve sont très variables et fortement soumises à l'impact humain.

Partie II :

Régénération du hêtre en marge de répartition

- ✓ *Chapitre 1 : Germination et croissance des plantules de hêtre (*Fagus sylvatica*) sous contraintes climatiques et allélopathiques*
 - ⇒ *Article sous presse dans les Comptes Rendus Biologies (Annexe 1)*
- ✓ *Chapitre 2 : Influence du micro-environnement sur la germination et la croissance du hêtre en marge de répartition*

Chapitre 1 : Germination et croissance des plantules de hêtre (*Fagus sylvatica*) sous contraintes climatiques et allélopathiques

1.1. Introduction

La compréhension de l'impact des changements climatiques sur la régénération des essences forestières est un enjeu majeur pour appréhender la dynamique des écosystèmes forestiers peu anthropisés. À l'échelle biogéographique, l'effet des changements climatiques se traduit à large échelle notamment par une « thermophilisation » de la végétation en montagne qui favorise les plantes des milieux les plus bas en altitude (Gottfried et al. 2012). Des variables plus locales telles que la sécheresse édaphique et les interactions biotiques restent insuffisamment prises en compte malgré leur importance bien identifiée pour prédire la distribution fine des espèces végétales (Cheaib et al. 2012). A l'échelle biogéographique, la sécheresse édaphique et les interactions biotiques peuvent même expliquer une grande part de la persistance des plantes pérennes en marge arrière d'aire de distribution (Hampe et Petit 2005). Un défi important dans la compréhension du rôle des changements climatiques réside donc dans une meilleure intégration des facteurs locaux (à l'échelle des communautés végétales) par rapport à des processus globaux tels que les gradients thermiques aux échelles latitudinales ou altitudinales. La confrontation de l'effet de ces différents facteurs et de leurs interactions est particulièrement pertinente pour les essences forestières qui structurent l'habitat pour de nombreuses espèces associées.

Les interactions entre végétaux par modification de l'habitat ou de la disponibilité en eau sont susceptibles, par exemple, d'augmenter les effets des vagues extrêmes de chaleur ou de les tamponner (Saccone et al. 2009). Bien que moins étudiées, les interactions par libération de substances biochimiques dans l'environnement (allélopathie) peuvent également jouer un rôle important, notamment dans les écosystèmes forestiers (Gallet et Pellissier 2002) où des quantités importantes de composés phénoliques issus du feuillage et de la décomposition de la litière peuvent être libérées (Gallet et Pellissier 2002 ; Dufour-Tremblay et al. 2012). Ainsi, des composés libérés par des espèces arborées ou du sous-bois peuvent modifier la germination et l'installation des espèces ligneuses et orienter la régénération forestière de manière différente des réponses attendues au réchauffement climatique (Dufour-Tremblay et al. 2012).

Parmi les essences forestières européennes, le hêtre (*Fagus sylvatica*) occupe 11 % du volume du parc forestier français, derrière les chênes (Institut national de l'information géographique et forestière 2017). En France, il est présent dans les zones montagneuses jusqu'à 1700 m d'altitude, où il caractérise notamment l'étage montagnard (Ozenda 1985). En basse altitude (< 350 m), il se trouve essentiellement dans le nord et l'est de la France, montrant ainsi deux marges d'aires de répartition : le sud-est méditerranéen d'une part, et une frange sud-ouest correspondant au bassin aquitain et au piémont méridional du Massif Central (E Silva et al. 2012).

Fagus sylvatica est particulièrement sensible à la température (Piedallu et al. 2009 ; E Silva et al. 2012) et aux ressources en eau (E Silva et al. 2012). Essence mésophile, son optimum climatique se situe alors au milieu d'un gradient sécheresse-humidité et sa sensibilité à la sécheresse est le facteur limitant son aire de répartition au sud-ouest et sud-est de l'Europe (Lendzion et Leuschner 2008). Par conséquent, il serait une des essences forestières les plus touchées par le réchauffement climatique (Piedallu et al. 2009) et par la réduction des précipitations attendues, bien que les différents types de modèles soient relativement peu concordants dans leur prédiction (Cheaib et al. 2012).

En ce qui concerne la température, une température annuelle de 4,5-6 °C est idéale au bon développement de l'espèce avec une moyenne du mois le plus chaud de l'ordre de 13-20 °C (Packham et al. 2012). Selon Rameau et al. (1989), cette essence nécessite des précipitations annuelles supérieures à 750 mm et est favorisée par une humidité atmosphérique élevée. D'autres auteurs donnent des valeurs similaires et définissent des précipitations de l'ordre de 600-1000 mm comme minimales pour cette espèce (Packham et al. 2012). En termes de croissance, une réduction de l'humidité relative de 40 % a entraîné une réduction de la croissance de la biomasse de 60 % des jeunes plantules en chambre climatique (Lendzion et Leuschner 2008). Aussi, lors de leur expérimentation *in situ*, Lendzion et Leuschner (2008) ont mesuré une diminution de 30 % de la croissance en biomasse des jeunes plants âgés de deux mois pour une réduction de l'humidité de l'air de 15 %. Topoliantz et al. (2000) ont confirmé l'importance de la sécheresse comme facteur important dans la mortalité des plantules lors de la régénération du hêtre. En revanche, même si très peu d'études montrent un effet direct des températures sur la germination et la croissance des plantules de hêtre, l'augmentation des

températures prédites devraient amplifier la sécheresse notamment lorsqu'elles ne seront pas accompagnées par une augmentation des précipitations (Jump et Penuelas 2005).

À l'échelle des communautés végétales, les forêts planitiales à hêtre de la frange sud-ouest se rattachent notamment aux hêtraies-chênaies atlantiques acidiphiles à houx ainsi qu'aux hêtraies-chênaies atlantiques à mélisse uniflore et aspérule odorante (Rameau et al. 1989). Plus localement, des peuplements à hêtres isolés jouxtent l'immense forêt à pin maritime (*Pinus pinaster*) du plateau landais (Timbal et Ducouso 2010). Au niveau floristique, ces forêts sont notamment caractérisées et dominées par le hêtre, le chêne pédonculé (*Quercus robur*), et en sous-bois par le fragon petit houx (*Ruscus aculeatus*) et le lierre grimpant (*Hedera helix*). Les températures hivernales relativement douces, le déficit hydrique et les températures élevées estivales qui prévalent dans le sud-ouest atlantique ne semblent pas optimales pour le hêtre et sont susceptibles d'engendrer sa régression.

L'objectif de cette étude est de tester en conditions contrôlées l'effet de deux facteurs climatiques (température, précipitations) et des interactions allélopathiques des espèces forestières ligneuses principales (*Fagus sylvatica*, *Pinus pinaster*, *Quercus robur*, *Hedera helix* et *Ruscus aculeatus*) sur la régénération précoce du hêtre, aux stades de germination et de croissance post-germinative à 40 jours. Plus particulièrement, l'étude consiste à évaluer (a) dans quelle mesure les contraintes physiques liées au stress hydrique et aux températures extrêmes altèrent la germination et la croissance des plantules de hêtre, et (b) si le potentiel allélopathique de certaines plantes dominantes dans les écosystèmes peut modifier la réponse du hêtre à ces contraintes climatiques.

1.2. Matériels et méthodes

1.2.1. Système d'étude






1.2.1.1. Matériel biologique

Les faînes de hêtre (*Fagus sylvatica* L.) proviennent d'un lot de graines récoltées en octobre 2014 par l'Office national des forêts (ONF) dans la forêt de Faye (Jura), c'est-à-dire en cœur d'aire de répartition biogéographique du hêtre. La levée de dormance a été accomplie par la sécherie de la Joux (Jura) et les faînes ont été stockées à -5 °C. La viabilité du lot a été estimée à 74 % par un test au tétrazolium. Avant le début de la manipulation, le substrat de culture a été saturé en eau par capillarité pour permettre l'imbibition des faînes nécessaire au démarrage de la germination. La réhydratation a été

effectuée à température ambiante pendant trois jours, et a conduit à un début précoce de germination avant l'application des différentes modalités expérimentales sur 39 % des faînes.

Le potentiel allélopathique de quatre espèces structurantes des forêts de marge arrière de distribution du hêtre a été testé sur la germination des faînes de hêtre, de même que la toxicité du hêtre sur sa propre germination. Des feuilles de cinq espèces : hêtre (*Fagus sylvatica* [Fs]), pin maritime (*Pinus pinaster* [Pp]), chêne pédonculé (*Quercus robur* [Qr]), lierre grimpant (*Hedera helix* [Hh]) et fragon petit-houx (*Ruscus aculeatus* [Ra]) ont été récoltées en mars 2015 dans un peuplement à hêtre de la vallée du Ciron et sa pinède maritime adjacente (site de « Cazeneuve Sud », département de la Gironde ; 44,381 006°/-0,309 229 1° ; altitude = 60 m). L'abondance relative (coefficient d'abondance-dominance de Braun-Blanquet) de ces espèces dans le site « donneur » est la suivante : Fs = 4 ; Pp = 4, Qr = 1; Hh = 2 ; Ra = r+. Ces espèces ont été testées du fait de leurs types biologiques contrastés, de leur fréquence d'association et de leur abondance potentielle dans les forêts à hêtre de marge arrière de distribution (observations personnelles et analyse de groupement réalisée sur 43 relevés phytosociologiques du sud-ouest de la France ; tableau XX).

Tableau XX : Principales caractéristiques des espèces testées pour leurs interactions allélopathiques avec les faînes de hêtre (*Fagus sylvatica*) : nomenclature et types biologiques des espèces (Tela Botanica 2018). Fréquence d'association avec le hêtre calculée sur la base de 230 relevés phytosociologiques nationaux ; caractéristiques biogéographiques modifiée selon la Flore forestière de française de Rameau et al. (1989) et Tela Botanica (2018)

	<i>Hedera helix</i> Hh 	<i>Fagus sylvatica</i> Fs 	<i>Pinus pinaster</i> Pp 	<i>Quercus robur</i> Qr 	<i>Ruscus aculeatus</i> Ra 
Famille	Araliaceae	Fagaceae	Pinaceae	Fagaceae	Asparagaceae
Type biologique	Liane	Arbre	Arbre	Arbre	Sous-arbrisseau
Type de canopée	Sempervirent	Caducifolié	Sempervirent	Caducifolié	Sempervirent
Fréquence d'association avec <i>Fagus sylvatica</i>	0,98	1,00	0,00	0,35	0,83
Caractéristiques biogéographiques	Collinéen, subméditerranéen et subatlantique	Collinéen subatlantique et montagnard	Méditerranéo-atlantique	Collinéen subatlantique	Méditerranéo-atlantique

Les extraits foliaires des espèces caducifoliées (Fs, Qr) ont été réalisés à partir de feuilles faiblement dégradées issues de la litière nouvelle (horizon OLn ; Jabiol et al. 2007) prélevées à au moins trois microsites différents distant d'au moins 20 m. Pour les espèces sempervirentes (Hh, Ps, Ra), les extraits ont été préparés à partir de feuilles échantillonnées sur au moins trois individus différents distants d'au moins 20 m puis séchées 7 jours à 60 °C.

Les extraits ont été préparés par macération (figure 81) de 50 g de matière biologique sèche dans 500 mL d'eau distillée, et renouvelés tous les 15 jours maximums à partir de la même source de matériel végétal.



Figure 81 : Macération des extraits foliaires

La solution obtenue après macération pendant 48 h à l'obscurité et à température ambiante a été filtrée par un entonnoir (figure 82) muni d'un filtre de maille 1 mm, puis stockée à 4 °C entre chaque utilisation.



Figure 82 : Filtration des extraits foliaires

1.2.1.2. Traitements expérimentaux

Les contraintes climatiques testées ont été thermiques (augmentation de température en enceinte climatique) et hydriques (sécheresse par déficit d'arrosage).

Deux situations climatiques ont été recréées dans des enceintes thermostatées (Snijders LABS, Microclimat-Series) pour lesquelles températures, hygrométrie, photopériode et intensité lumineuse ont été contrôlées. Les paramètres thermiques ont été définis sur la base des données de Météo France des mois de mars et avril 2000-2010 à Besançon (cœur de l'aire de distribution du hêtre) et Bordeaux (marge d'aire de distribution du hêtre), de manière à simuler d'une part une situation d'optimum climatique avec augmentation progressive de la température de 10,4 à 18 °C diurne (contexte thermique tempérée), et d'autre part une situation plus chaude de 12,4 °C à 21 °C combinée à une montée importante et temporaire de température à 27 °C pendant trois jours (contexte thermique chaud), (figure 83).

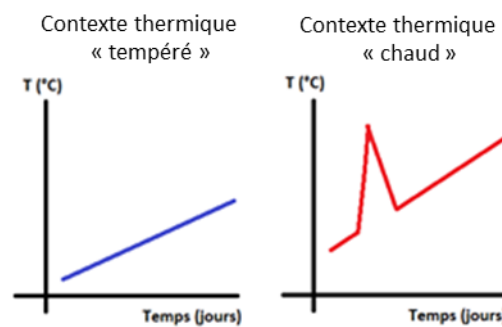


Figure 83 : représentation de la cinétique climatique des contextes thermiques

Les durées quotidiennes d'éclairement ont été fixées à 12 h en mars et 13 h en avril de façon à correspondre aux photopériodes moyennes des deux mois d'expérimentation.

Le degré d'hygrométrie des enceintes climatiques était de 60 %.

L'influence de la pluviométrie a été testée au sein de chaque condition climatique en utilisant deux modalités d'arrosage appliquées deux fois par semaine : une modalité « double », correspondant à un niveau relativement important d'arrosage, et une modalité « simple » qui vise à simuler une situation de stress hydrique. Les quantités d'eau initialement fixées à 20 et 10 mL ont ensuite été ajustées au cours de la manipulation en fonction de l'humidité du sol observée afin de conserver la différence hydrique souhaitée. Cette proportion d'arrosage du simple au double est cohérente avec la variation de pluviométrie annuelle observées dans les hêtraies du dispositif de suivi national forestier Renecofor, entre la zone biogéographique la plus sèche (nord de la France, 662 mm/an) et la plus humide (sud-ouest de la France, 1242 mm/an; Lebourgeois et al. 2005).

Les effets allélopathiques comportent six modalités expérimentales, correspondant aux cinq extraits foliaires préparés (Fs, Hh, Pp, Qr, Ra) ainsi qu'une modalité témoin (TE) contenant de l'eau distillée. 1 mL d'extrait a été appliqué sur chaque faîne deux fois après le traitement d'arrosage.

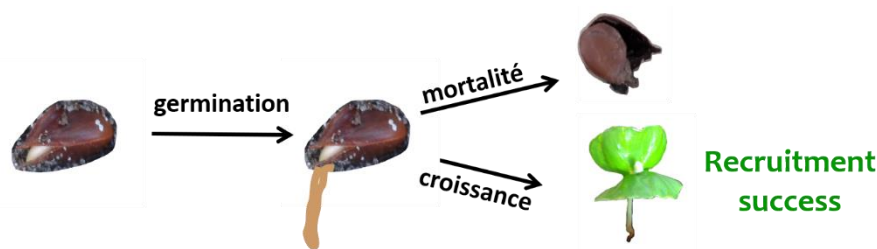
1.2.2. Dispositif expérimental

Les faînes (n = 1728) ont été numérotées, pesées puis disposées par quatre dans des pots de 769,5 cm³ (n = 432 unités expérimentales). Les 432 pots ont été remplis d'un même mélange de 50 % de sable de rivière et de 50 % de sol non autoclavé pour conserver mycorhizes et microorganismes du sol, prélevé dans le site de Cazeneuve Sud.

Une modalité pour chaque traitement (climat, arrosage, extrait) a été attribuée aléatoirement à chacun des pots (18 répétitions pour chaque modalité). Pour chaque situation climatique, nous avons conditionné trois plateaux de douze pots par extrait, dont six pots pour chaque modalité d'arrosage. L'observation de chaque faîne ainsi que l'arrosage suivi de l'application de l'extrait ont été réalisés deux fois par semaine. Quarante jours après l'observation de la percée du germe (\pm deux jours en cas de week-end), faînes et plantules ont été prélevées, séchées (trois jours à 60 °C) puis pesées. La manipulation s'est déroulée du 30 mars [jour julien 89] au 30 juin [jour julien 181], soit une durée totale de 92 jours.

1.2.3. Variables et traitements statistiques

1.2.3.1. Variables



Avant la disposition des pots dans les enceintes climatiques, 143 faînes ont germé pendant la réhydratation. Ces faînes ont été retirées du calcul du taux de germination (1), mais ont été utilisées pour le calcul du taux relatif de croissance (2) car le stade de germination observé n'induisait pas encore de croissance de la plantule mais seulement la percée du tégument de la faîne.

Le taux de germination par pot a été calculé :



(1)

$$\tau = \frac{\text{nombre de germination}}{\text{nombre de graines germées après J0}} \times 100$$

Le calcul du taux de croissance relatif (RGR) à 40 jours est réalisé pour chaque faine ayant germé :



(2)

$$\text{RGR} = \frac{\text{Biomasse finale (g)} - \text{Biomasse initiale (g)}}{\text{Biomasse initiale (g)}}$$

Toutes les faînes ayant germé ont été utilisées pour le calcul du taux de survie. Les graines ont été considérées comme survivantes lorsqu'elles avaient un RGR positif. Les tests statistiques sur la croissance ont été effectués uniquement sur les graines survivantes.

1.2.3.2. Analyse des données

L'intégralité des analyses statistiques a été effectuée à l'aide du logiciel R version 3.2.2.

Les valeurs de taux de germination étant exprimées par des pourcentages, les conditions de normalité et d'homoscédasticité ne pouvaient être respectées, une régression linéaire généralisée (fonction glm) de loi de Poisson a donc été utilisée pour tester l'effet de chaque facteur (température, arrosage et extrait) et leurs interactions.

Afin de vérifier si la masse initiale contrôle la capacité germinative, une analyse de variance (ANOVA) à un facteur a été réalisée sur la masse initiale entre les graines ayant germé et les graines n'ayant pas germé. On observe un effet de la masse initiale sur la germination (moyennes des graines germées et non germées respectives totales : 224,0 mg et 212,9 mg, $P < 0,001$). Une ANOVA a été réalisée pour vérifier l'absence de différence de masse initiale entre les différentes modalités expérimentales ($p = 0,136$).

Le taux de survie des individus a été analysé à l'aide de régressions linéaires généralisées de loi binomiale (0 pour les individus morts et 1 pour les individus survivants). Puis, afin de hiérarchiser l'importance relative de chacun des facteurs responsables de la masse finale du matériel végétal (faînes germées mais sans croissance, ou plantules), des régressions linéaires ont été réalisées pour chaque facteur et leurs interactions en complément de l'application du meilleur modèle par la

fonction AIC. Les valeurs de RGR ont été analysées à l'aide de régressions linéaires généralisées de loi gaussienne.

Des tests de comparaisons multiples ont été réalisés pour identifier les différences entre modalités des facteurs lorsqu'un effet était significatif. Lorsque l'interaction à trois voies était significative, les tests de comparaisons multiples ont été réalisés sur une nouvelle variable de type facteur (24 modalités) correspondant à chaque modalité de la triple interaction.

1.3. Résultats

1.3.1. Germination

L'observation des pourcentages cumulés de germination des graines de hêtre en fonction des jours indiquent des cinétiques de germination différentes selon le contexte thermique (figure 84).

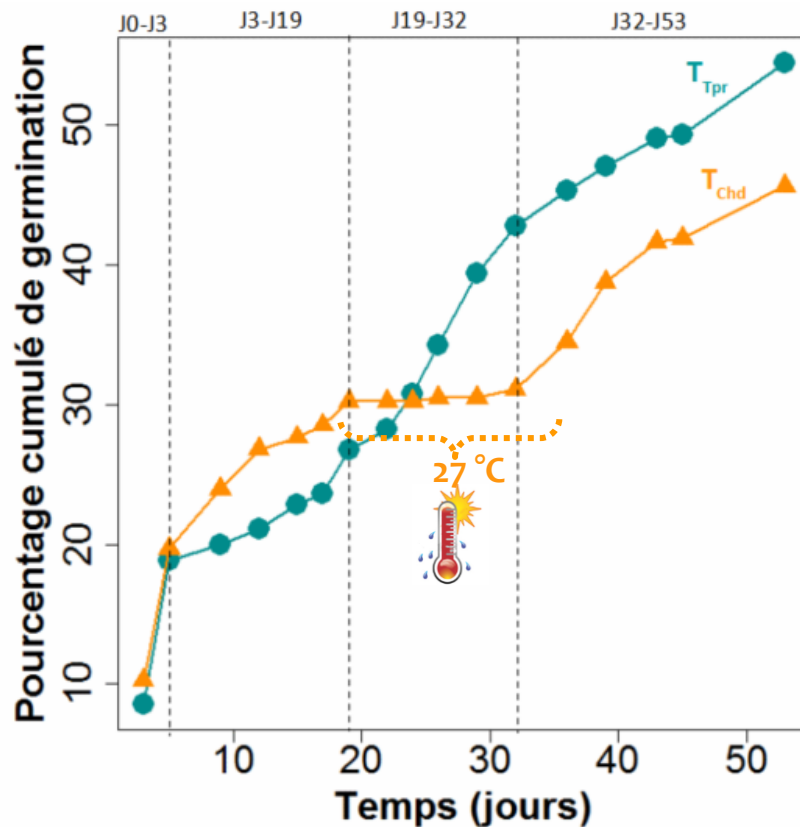


Figure 84 : Cinétique de germination cumulée de faînes de hêtre en fonction de la température (T) en laboratoire. Ronds bleus : conditions tempérées (« T_{Tpr} » ; n = 864 faînes). Triangles orange : conditions chaudes (« T_{Chld} » ; n = 864 faînes). Jours 0-3 : T = 20 °C pour les deux lots. Jours 3-19 : T_{Tpr} = 14,6 °C max ; T_{Chld} = 20,4 °C max. Jours 19-32 : T_{Tpr} = 15,5 °C max ; T_{Chld} = 27 °C max. Jours 32-53 : T_{Tpr} = T_{Chld} = 20 °C

Entre le premier et le troisième jour, la germination est très rapide, les deux pentes sont très prononcées et les courbes sont superposées. La diminution de température opérée dans la chambre tempérée se traduit par un plus faible taux de germination de hêtre alors que la chambre chaude

permet un nombre de germinations assez régulier avec un pourcentage cumulé supérieur (respectivement 21,1 % contre 26,8 % à J12, [figure 84]). Entre le 19^e et 32^e jour, la germination est nulle dans la chambre chaude qui a connu un pic de température, puis de nouvelles germinations sont observées au retour des conditions de départ. Pour la chambre tempérée, la cinétique de germination est homogène durant l'ensemble de l'expérimentation. Au total, 226 germinations soit 45,6 % dans la chambre chaude contre 268 germinations soit 54,4 % dans la chambre tempérée ont été dénombrées (figure 84). Des températures modérées sont donc significativement plus favorables à la germination que des températures chaudes ($p = 0,046$; figure 85 et tableau XXI).

Tableau XXI : Résultats des analyses de variances à trois voies (« Température », « Arrosage », « Extrait foliaire ») « *** », « ** », « * », « . » : significativités aux seuils respectifs de $p < 0,001$, $p < 0,01$, $p < 0,05$, et $p < 0,10$

	Taux de germination			Mortalité			Croissance		
	dl	Chisq	pvalue	dl	Chisq	pvalue	F	pvalue	
Anovas 3 voies									
Température	1	3,98	0,046 *	1	58,03	< 0,001 ***	1	0,01	0,216
Arrosage	1	1,45	0,229	1	0,36	0,547	1	12,31	0,005 **
Extrait foliaire	5	30,95	< 0,001 ***	5	4,75	0,447	5	2,05	< 0,001 ***
Température × Arrosage	1	1,82	0,111	1	4,78	0,028 *	1	0,84	0,897
Température × Extrait	5	3,61	0,608	5	4,63	0,463	5	8,72	< 0,001 ***
Arrosage × Extrait foliaire	5	8,96	0,178	5	5,67	0,339	5	1,38	0,304
Température × Arrosage × Extrait foliaire	5	1,53	0,909	5	3,65	0,6	5	1,13	0,005 **

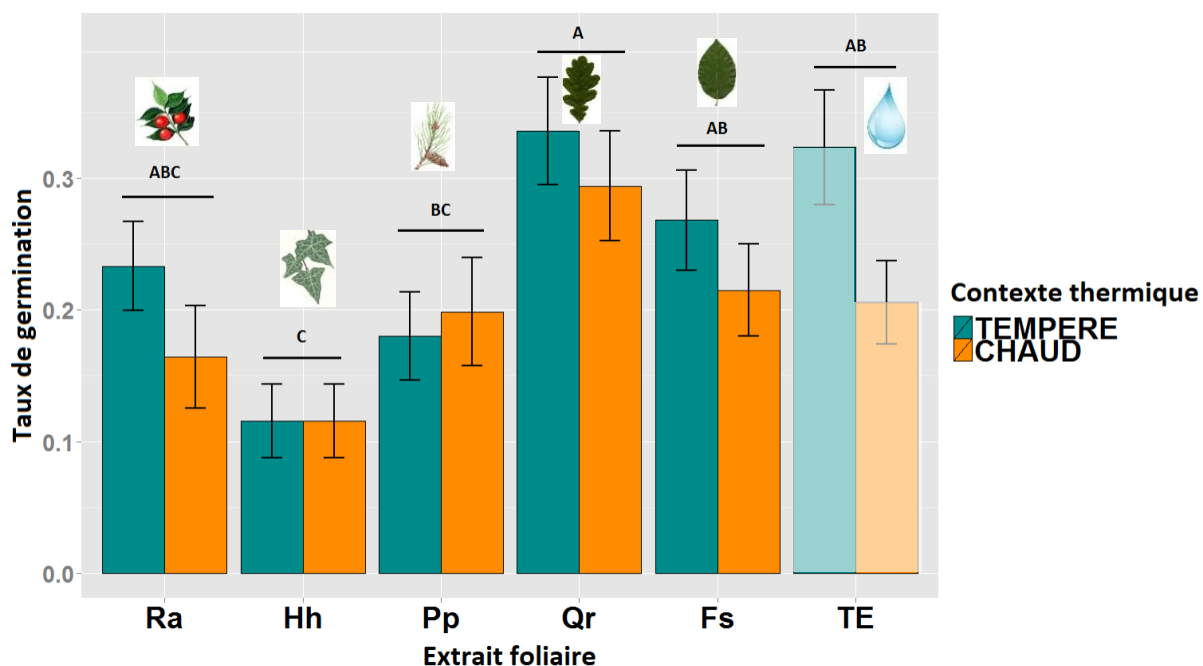


Figure 85 : Moyenne et écart-type du taux de germination des graines de hêtre pour deux conditions thermiques et soumises à des extraits foliaires de cinq espèces : (Ra : *Ruscus aculeatus*, Hh : *Hedera helix*, Pp : *Pinus pinaster*, Qr : *Quercus robur*, Fs : *Fagus sylvatica* et TE: Témoin). Des lettres différentes indiquent des moyennes significativement différentes ($p < 0,05$) entre les modalités du facteur « extrait foliaire »

L'application des extraits foliaires influence le taux de germination ($p < 0,001$; tableau 2) du hêtre mais seul un extrait le diminue significativement par rapport au témoin (TE). L'extrait d'*Hedera helix* est le plus inhibiteur, avec une réduction de moitié du taux de germination. Un taux similaire à celui du témoin est obtenu avec la préparation de *Quercus robur* (Qr), taux significativement plus élevé que ceux obtenus avec le lierre (Hh) et le pin maritime (Pp; figure 85).

1.3.2. Mortalité

La mortalité des faînes augmente significativement avec la température ($p < 0,001$; tableaux XXI et XXII). À arrosage similaire normal (arrosage double), le taux de survie des faînes germées est deux fois plus important en chambre tempérée (82 %) qu'en chambre chaude (42 %). En outre, on observe une action négative conjointe de la chaleur et de la sécheresse ($p = 0,028$; tableaux XXI et XXII) : le taux de survie des graines après germination est largement supérieur en chambre tempérée avec un arrosage double (82 %) comparé à la chambre chaude en situation de stress hydrique (29 %). En proportions totales, 38,3 % (arrosage double) et 36,2 % (arrosage simple) des faînes survivent en conditions tempérées contre 16,1 % (arrosage double) et 9,4 % (arrosage simple) en condition chaude (tableau XXII).

Tableau XXII : Effet de l'interaction entre « Température » et « Arrosage » sur les effectifs (N) et les taux de survie des graines ayant germé. Nsurvie : nombre de plantules ayant survécu dans la modalité expérimentale, Ngermées : nombre de graines ayant germé dans la modalité expérimentale, NsurvieTOT : nombre de plantules totales ayant survécu dans tout le dispositif

Température	Température × Arrosage							
	Tempérée				Chaude			
	Double (×1)		Simple (×0,5)		Double (×1)		Simple (×0,5)	
Arrosage	Effectif	Taux de survie	Effectif	Taux de survie	Effectif	Taux de survie	Effectif	Taux de survie
Survie	114/139	82,0%	108/125	86,0%	48/115	42,0%	28/98	29,0%
	(Nsurvie/Ngermées)		(Nsurvie/Ngermées)		(Nsurvie/Ngermées)		(Nsurvie/Ngermées)	
	114/298		108/298		48/298		28/298	
	(Nsurvie/NsurvieTOT)	38,3%	(Nsurvie/NsurvieTOT)	36,2%	(Nsurvie/NsurvieTOT)	16,1%	(Nsurvie/NsurvieTOT)	9,4%

1.3.3. Croissance

La régression linéaire sur l'ensemble des facteurs et leurs interactions avec choix du meilleur modèle (AIC) nous permet de confirmer que la disponibilité en eau accroît significativement la croissance et explique la masse finale en plus de la masse initiale ($p < 0,001$, $R^2 = 0,95$).

En ce qui concerne les taux de croissance relatif des plantules, un effet interactif à trois voies température × arrosage × extrait foliaire est significatif ($p = 0,005$, XXI). Sans addition d'extrait foliaire, l'augmentation de la température n'a pas d'effet sur la croissance car aucune différence de croissance

n'est observée entre les situations témoin (TE ; figure 86). En conditions chaudes, l'effet positif de l'exposition à l'extrait de pin maritime (Pp) n'est cependant pas significatif, en comparaison des témoins (TE), à cause de la très forte variabilité de la réponse.

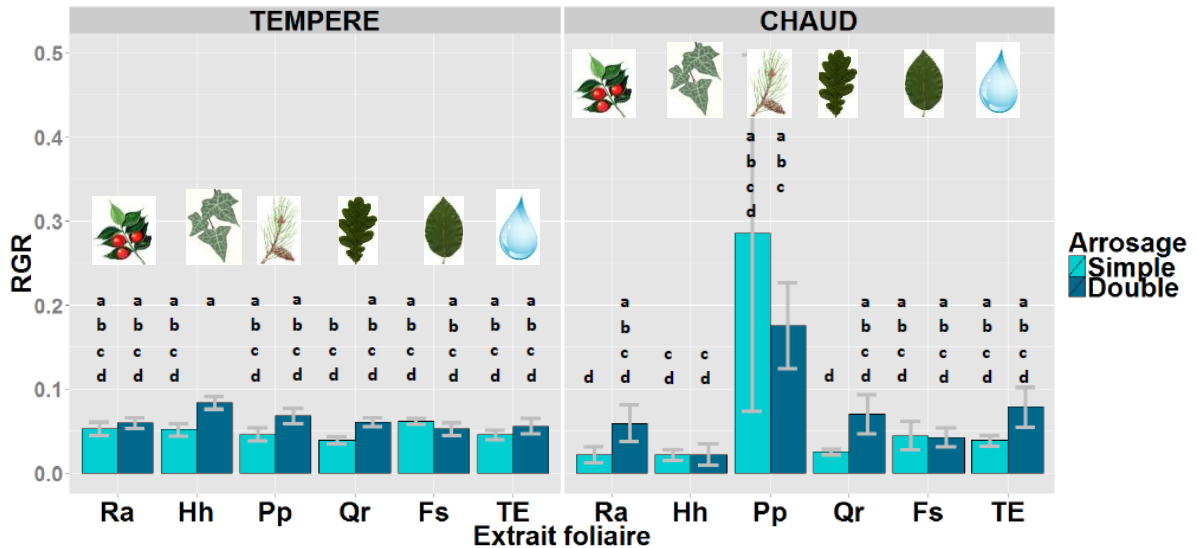


Figure 86 : Moyenne et écart-type du taux relatif de croissance (RGR) des plantules de hêtre pour deux conditions thermiques et soumises aux extraits foliaires de cinq espèces (Ra : *Ruscus aculeatus*, Hh : *Hedera helix*, Pp : *Pinus pinaster*, Qr : *Quercus robur*, Fs : *Fagus sylvatica* et TE: Témoin) et « arrosage ». Des lettres différentes indiquent des moyennes significativement différentes ($p < 0,05$) entre les modalités du facteur « extrait foliaire »

En chambre tempérée, le taux de croissance relatif des plantules de hêtre est significativement supérieur pour un arrosage double et un extrait de *Hedera helix* (Hh, RGRmoyen = 0,08) par rapport à un arrosage simple et un extrait de *Quercus robur* (Qr, RGRmoyen = 0,04; figure 86).

En chambre chaude, le taux de croissance relatif des plantules de hêtre pour un arrosage simple et un extrait de *Quercus robur* (Qr) est toujours significativement inférieur à un arrosage double mais cette fois-ci par rapport à l'extrait de *Pinus pinaster* (Pp; figure 86). On retrouve le même résultat pour une conjugaison d'un arrosage simple et d'un extrait de *Ruscus aculeatus* (Ra) par rapport à un arrosage double et l'extrait de *Pinus pinaster* (Pp; figure 86). Les taux de croissance relatifs des plantules de hêtre arrosées par des extraits à *Hedera helix* (Hh), quel que soit le niveau d'arrosage, restent particulièrement faibles (figure 86).

1.4. Discussion

1.4.1. *Prééminence des facteurs d'ordre climatique sur la germination et la croissance du hêtre*

Les facteurs d'ordre climatique restent une composante majeure du succès de la régénération (germination, survie et croissance) pour le hêtre : limité par des températures peu élevées, le succès de la régénération est également particulièrement sensible aux fortes températures pouvant induire des épisodes de sécheresse intense.

Des températures relativement chaudes (de l'ordre de 20 °C) améliorent sensiblement la régénération du hêtre et notamment sa germination, par rapport à des températures inférieures de 2 à 3 °C seulement. Ceci est cohérent avec les résultats obtenus par E Silva et al. (2012) qui montrent une augmentation de la régénération du hêtre le long de gradients de température croissants dans le sud-ouest de la France. L'impact de températures caniculaires, de l'ordre de 30 °C et plus, reste peu documenté. Dans notre étude, la température élevée (27 °C) a entraîné un assèchement rapide du substrat, ce qui confirme le lien indissociable entre température extrême et sécheresse. Le blocage de la germination pendant cette période extrême est cependant réversible et ne semble pas altérer la capacité germinative, puisque de nouvelles germinations ont été observées dans la chambre chaude après le retour à des températures plus modérées. Les fânes de hêtre montrent donc une capacité de résistance au moins à court terme aux fortes températures, même si la capacité de germination se dégrade sensiblement à partir de 30 °C (Gendreau et Corbineau 2009).

De nombreuses germinations ont été observées à température ambiante sur un substrat saturé en eau lors de la réhydratation, suivies d'un ralentissement progressif lors de la mise en chambre à température inférieure. Lorsque l'humidité du sol est convenable, c'est la condition chaude qui est la plus favorable avec un temps moyen de germination plus court. Il semble que ce soit davantage la disponibilité en eau que la température qui impacte négativement l'initiation de la germination pour des graines déjà vernalisées. Cependant, une exposition préliminaire des fânes de hêtre au froid (5 à 10 °C) pendant 45 à 90 jours en conditions humides reste nécessaire pour lever la dormance embryonnaire physiologique (Gendreau et Corbineau 2009).

Il est possible que les augmentations de température prévues dans les années à venir n'affectent que peu la germination si les précipitations du printemps demeurent suffisantes (Geßler et al. 2006).

Néanmoins, la diminution prévue des précipitations en été après la germination des faînes risque d'avoir un fort impact sur les juvéniles, très sensibles à une trop forte sécheresse (Becker et al. 1977). Cette disparition pourrait être principalement causée par une sécheresse importante ou des gelées tardives ainsi que par des prédateurs de différents taxons, pouvant causer de lourds dégâts aussi bien sur les graines qu'à tous les stades de développement (Packham et al. 2012 ; Le Tacon et Malphettes 1974).

L'effet des facteurs climatiques (température et arrosage) est différent selon le stade de développement du hêtre. La température affecte le taux de germination et la survie des faînes, et son influence sur la croissance est modulée par l'arrosage et la nature de l'extrait foliaire. La disponibilité en eau n'influence pas directement le taux final de germination et la réduction observée de la germination aux hautes températures pourrait donc s'expliquer par l'aridité édaphique et atmosphérique induite ou accentuée par ces fortes températures. Ensuite, la plus forte mortalité des juvéniles est observée pour les graines soumises à une température élevée et un déficit hydrique. Des limitations en eau inhibent toute germination en situation très chaude uniquement et augmentent fortement la mortalité des plantules de hêtre.

Les analyses sur la masse initiale permettent de mettre en évidence le rôle de celle-ci sur la réussite de la germination. Les faînes qui ont germé avaient une masse initiale significativement plus importante que les faînes n'ayant pas germé. Plus une faîne est grosse, plus elle possède de réserves nécessaires à son métabolisme lui permettant de résister aux stress. À la fin de la manipulation, la croissance des plantules, sensible aux températures élevées et aux sécheresses prolongées (Becker et al. 1977; Seynave et al. 2008) est très souvent nulle ou négative dans la chambre chaude, toutes les réserves ont été utilisées et les plantules n'ont pas réussi à se développer. En effet, la percée de la radicule observée pour de nombreuses faînes n'a pas été suivie par le développement d'un plant, car ces graines se sont pour la plupart desséchées. Au contraire, une meilleure croissance des plantules est observée en chambre froide, probablement liée à une disponibilité en eau satisfaisante. La disponibilité en eau est donc le facteur le plus déterminant dans la croissance des jeunes plantules de hêtre, et va également interagir avec la température et la présence de composés allélopathiques à ce stade de développement.

1.4.2. L'allélopathie, facteur local additif ?

Des facteurs locaux tels que les interactions chimiques avec les espèces dominantes des communautés végétales peuvent moduler de manière significative la germination et la croissance des plantules, mais dans aucun des cas étudiés ici ne provoquent leur mortalité. Des espèces comme le lierre (*Hedera helix*) ont un impact très négatif sur la régénération du hêtre, alors que d'autres comme le chêne pédonculé (*Quercus robur*) tendent à la favoriser.

Le pH des solutions a été régulièrement mesuré tout au long de l'expérimentation et le pH de la solution obtenue avec le lierre présente une valeur intermédiaire entre le plus acide (pH=3.93 pour les aiguilles de pin) et le moins acide (pH = 5.91 pour les feuilles de hêtre). Il paraît donc peu probable que le pH participe aux effets inhibiteurs observés.

Le taux de germination inférieur des fâines arrosées avec des extraits de feuilles de lierre et de pin par rapport aux graines arrosées avec des extraits de feuilles de chêne ou avec le témoin met en avant un effet négatif des composés allélopathiques sur la germination du hêtre. L'effet allélopathique dépend de l'espèce. Alors que les deux espèces à feuilles caduques (chêne et hêtre) ne modifient pas la germination par rapport aux témoins, les deux espèces sempervirentes (lierre et pin) la diminuent. Dans notre expérimentation, le chêne et le hêtre, espèces dominantes de la canopée forestière de nos peuplements, ne libèrent pas de composés allélopathiques hydrosolubles. En particulier pour le chêne, ce résultat est contradictoire avec d'autres études mettant en évidence sa capacité à exercer un effet négatif sur la germination du fait de sa richesse en polyphénols et notamment en tanins (Souto et al. 1994). Néanmoins, Souto (1994) ne montre pas non plus d'effet négatif du chêne pédonculé sur la germination d'une autre espèce, *Lactuca sativa*. Par contre, l'effet négatif du pin est en accord avec Gallet et Pellissier (1997) qui identifient les conifères comme libérateurs de certains polyphénols inhibiteurs de la germination et de l'élongation racinaire, potentiellement par un mécanisme d'augmentation de la perméabilité membranaire (Z.-H. Li et al. 2010).

Il est intéressant de noter que l'effet allélopathique ne se manifeste pas par la mortalité des jeunes plants. Il est possible que la disponibilité en eau soit tellement limitante pour la survie des juvéniles que l'effet phytotoxique demeure bien moindre en comparaison du stress climatique trop intense pour ce stade de développement. Alors que nous ne mettons pas en évidence d'effet allélopathique

marqué sur la survie des plantules, l'impact phytotoxique du voisinage n'est tout de même pas à négliger en milieu naturel, car la régénération naturelle du hêtre peut être inhibée par les espèces du sous-bois surtout en période de sécheresse (Fotelli et al. 2004 ; Fotelli et al. 2004). En effet, Fotelli (2004) a montré que sous irrigation régulière la ronce (*Rubus fruticosus*) ne provoquait pas de réduction de la croissance des plantules alors que sous stress hydrique, leur croissance était inhibée. Ainsi, les interactions par la végétation voisine intensifie les effets de la sécheresse sur les plantules de hêtre. Alors que la disponibilité en eau joue un rôle important dans la croissance, l'interaction entre la température, l'exposition à des composés phytotoxiques et l'arrosage souligne que le potentiel allélopathique peut être modulé par les facteurs climatiques, notamment en conditions stressantes. En effet, certains auteurs mettent en évidence une plus grande libération de composés allélopathiques en cas de stress, notamment de stress hydrique (Blanco 2007).

L'effet du chêne pédonculé dépend fortement du stade de régénération du hêtre. L'extrait de chêne favorise la germination du hêtre par rapport au pin maritime et au lierre. Par contre, lorsque la germination a eu lieu, l'extrait de chêne diminue significativement la croissance des plantules de hêtre en condition de contrainte climatique (arrosage simple, conditions chaudes) par rapport à l'extrait de pin maritime appliqué en conditions humides (arrosage double) qui stimule cette croissance. Le contraste d'effet des deux essences forestières (chêne et pin) sur la croissance des germinations de hêtre est ainsi accentué par la dilution des composés allélopathiques. Dans notre expérimentation, le lierre présente le plus fort effet allélopathique et ses feuilles contiennent entre autres 12 composés phénoliques toxiques (Trute et Nahrstedt 1997) et le potentiel allélopathique de sa litière a déjà été documenté (Bonanomi et al. 2006). Ici, cet effet varie en fonction du stade de développement de la plante cible (graine, plantule), mais également en fonction du contexte thermique.

La plasticité en réponse aux environnements locaux peut générer une variabilité dans les interactions allélopathiques (Ladwig et al. 2012). Différents facteurs peuvent influencer la production et la toxicité des composés allélopathiques comme la disponibilité en nutriments, l'humidité du sol, la texture, la radiation lumineuse et la température. Certaines espèces peuvent également générer plus d'exsudats racinaires sous stress hydrique et des concentrations en composés allélopathiques plus élevées ont

été observées dans les feuilles d'arbustes méditerranéens en été. Compte tenu du fait que le stress est une condition environnementale qui limite la disponibilité des ressources, une relation positive entre l'intensité du stress et la production allélochimique semble logique (Blanco 2007). En outre, la température du sol joue un rôle important dans la dégradation des composés allélopathiques issus de la décomposition de la litière (An et al. 2002). La forte croissance des plantules en présence d'extraits d'aiguilles du pin maritime n'est pas significativement différente des autres traitements (hors Ra et Qr), probablement en raison de la très forte mortalité pour cette espèce. Les effectifs sont fortement réduits et l'hétérogénéité des réponses est très importante. On s'attendait plutôt à avoir une croissance diminuée par la présence d'extrait de pin maritime comme l'ont montré Bolte et al. (2016). Ils expliquent leur diminution de croissance par l'allélopathie ou l'acidification du sol. En outre, dans leur expérimentation, la sécheresse a minoré l'importance des interactions négatives entre les plantules, et une interaction positive a eu lieu entre le hêtre et le chêne. Avec le changement climatique, le hêtre serait favorisé lorsqu'il est en mélange avec du chêne et désavantagé en mélange avec du pin (Bolte et al. 2006).

Dans le sud-ouest de la France, la grande diversité des peuplements à hêtre générée par le mélange d'essences pourrait favoriser la dilution des composés allélopathiques du pin ou du chêne par exemple et en diminuer leurs effets. Souto (1994) a montré que la diversité végétale et la richesse spécifique trouvées sous des arbres à potentiel allélopathique avéré sont significativement plus faibles que dans des parcelles adjacentes sans canopée forestière. Néanmoins, l'allélopathie pourrait aussi avoir un effet positif et expliquer en partie la persistance de certaines espèces, particulièrement en marge de distribution où des assemblages particuliers sont observés et où un compromis entre une moins bonne survie mais une meilleure croissance des juvéniles peut potentiellement contrebalancer l'effet négatif du changement climatique (Benavides et al. 2015). Nous pouvons en outre considérer dans notre étude que les effets potentiels allélopathiques ont été sous-estimés puisque seuls les composés hydrosolubles libérés par le feuillage ont été pris en compte. Or, les exsudats racinaires représentent l'un des plus importants apports directs de composés chimiques et donc probablement la plus grande source d'intrants allélochimiques dans le sol. Par exemple, la quantité en composés allélopathiques issus des racines peut être considérée comme la plus élevée parmi toutes les parties de *Juglans nigra*

(Bertin et al. 2003). Ces composés racinaires peuvent avoir une influence directe sur la germination des graines et la croissance des semis (Bertin et al. 2003 ; Huang et al. 2000 ; Reigosa et González 2003). Dans notre étude, *Hedera helix* a la plus forte influence allélochimique sur le hêtre mais sa biomasse aérienne et surtout racinaire étant relativement peu importante, son impact sur le hêtre en condition naturelle restera probablement limité, comparé aux influences du pin maritime et du chêne pédonculé caractérisés par d'importantes biomasses aériennes et souterraines.

1.5. Conclusion

Dans un contexte de changements climatiques, des épisodes de canicules couplées à de fortes sécheresses sont donc susceptibles d'altérer fortement la régénération du hêtre en provoquant un blocage des germinations et une mortalité importante. Cependant, les facteurs locaux à l'échelle des communautés végétales sont à même de moduler fortement la réponse de la régénération en hêtre aux facteurs d'ordre climatique notamment *via* les interactions chimiques avec les espèces voisines dominantes.

Chapitre 2 : Influence du micro-environnement sur la germination et la croissance du hêtre en marge de répartition

2.1. Introduction

Dans ce dernier chapitre de la thèse, nous mettons l'accent sur la persistance du hêtre en marge de répartition et notamment sur l'effet du micro-environnement généré par la canopée forestière sur les premiers stades de la régénération. Avec les changements globaux et notamment les changements climatiques, de nombreux effets sur la végétation sont actuellement en cours et de nombreux autres sont à prévoir. Lorsqu'une population est en marge sud ou chaude de répartition, elle est soumise à des contraintes climatiques importantes qui menacent fortement sa persistance et qui sont accentuées par le réchauffement climatique. Dans les mécanismes de persistance des espèces, plusieurs stades dans le cycle de vie de l'espèce sont à considérer pour arriver au succès de la régénération. Après la production de graines viables par les arbres mères, le succès de régénération a lieu si les jeunes individus survivent au cours du temps et participent à leur tour à la génération suivante. Pour les essences forestières, la survie des jeunes plantules est une phase critique où de nombreux individus ne survivent pas au cours des premiers stades de développement. En effet, malgré une forte germination et un fort établissement de plantules, on observe des taux de mortalité très élevés (Peet et Christensen 1987, cité dans Caquet et al. 2009) pour de nombreuses essences forestières. Dans de nombreux écosystèmes forestiers gérés, la régénération est un échec et peut être bloquée pendant plusieurs années, notamment à cause de la faible disponibilité en semences, de la faible disponibilité en ressources (lumière, eau et nutriments) et de la compétition plus ou moins intense entre les individus (Clark et al. 1999 ; Klein et al. 2013, cité dans Dassot et Collet 2015). Dans ces écosystèmes forestiers, il est avéré que la structure du couvert est un facteur clé pour la réussite de la régénération naturelle (Dassot et Collet 2015).

L'énergie solaire est un élément essentiel dans beaucoup de processus écosystémiques (Jarčuška et al. 2010) car il est un facteur essentiel dans le réchauffement de l'air et du sol, et permet la photosynthèse des producteurs primaires. La canopée forestière, en interceptant le rayonnement, contrôle les flux biotiques et abiotiques dans les écosystèmes forestiers et par conséquent l'émergence, la survie et la

croissance des plantes du sous-bois (Jarčuška et al. 2010). La quantification de l'interception lumineuse donne ainsi de précieuses informations sur la croissance des végétaux dans l'environnement (Jarčuška 2009, Jarčuška et al. 2010). En effet, le rôle tampon du couvert forestier du sous-bois est assez bien documenté (Gaudio et al. 2017), avec une diminution des températures maximales et de la vitesse du vent ainsi qu'une augmentation des températures minimales et de l'humidité de l'air (eg. Chen et al. 1999, Renaud et al. 2011, Gaudio et al. 2017). Il crée ainsi un microclimat particulier pour la croissance des plantules (von Arx et al. 2012). Même si le climat global impacte fortement les processus abiotiques, ce sont les conditions microclimatiques locales comme la lumière, l'eau et les températures qui sont les plus déterminantes dans le succès de la régénération naturelle et le développement de la végétation (Renaud et al. 2011). Elles peuvent ainsi s'avérer déterminantes dans le maintien des espèces sensibles à la sécheresse et aux fortes températures.

De nombreuses études s'intéressent à la régénération des essences forestières sous différentes conditions lumineuses et notamment au rôle des trouées sur la croissance des plantules (eg. Collet 2001, 2002). Concernant notre essence modèle, des études montrent néanmoins que la croissance des plantules augmente immédiatement après la création d'une trouée. En effet, alors que les plantules de hêtre sont capables de survivre de nombreuses années sous des couverts très denses et peu lumineux avec une croissance réduite, celle-ci augmente au fur et à mesure de l'ouverture de la canopée (Collet 2001). Outre la présence de trouées dans la canopée, la structure même de cette canopée peut être importante pour procurer des conditions optimales à sa croissance. L'influence de la canopée forestière sur le microclimat du sous-bois est liée directement et indirectement à la présence de canopée et de tronc. Les branches, les feuilles et les aiguilles reflètent et absorbent une part de l'énergie solaire durant la journée, mais ce degré d'absorption est largement déterminé par la structure et la composition de la canopée (Geiger et al. 2009, Renaud et al. 2011). Dans le sud-ouest de la France, nombreuses sont les forêts de conifères, de feuillus et de forêts à feuillus et à pins mixtes qui, de par leur structure, pourraient entraîner des degrés d'ouverture et des conditions microclimatiques différentes. Outre la croissance et la survie, la fermeture de la canopée peut également entraîner des différences de morphologie liées à des changements d'allocation de la

biomasse avec la quantité de lumière reçue. D'autant plus que les plantules de hêtre ont un potentiel d'acclimatation assez large déterminé par une plasticité physiologique et morphologique qui peut leur permettre de s'adapter rapidement à des conditions lumineuses variées (Collet et al. 2001) comme on peut trouver dans la mosaïque d'habitats de la vallée du Ciron.

Le but de ce chapitre est avant tout de tester la régénération du hêtre en marge de répartition dans la vallée du Ciron, et de voir si l'effet tampon de la canopée forestière peut suffire à contrebalancer le climat régional et permettre le maintien du hêtre. Outre les aspects de croissance et de survie des plantules, un des éléments clés dans la régénération du hêtre est avant tout la production de fânes viables et leur germination. De par le climat doux en marge de répartition sud-ouest, une de nos premières hypothèses expliquant la raréfaction du hêtre est un possible blocage de la germination par des températures hivernales trop douces ne permettant pas la levée de dormance des fânes. Dans un but de conservation de la hêtraie de la vallée du Ciron, cette étude pourra également permettre de distinguer des conditions favorables à la plantation de hêtre (situations écologiques, âge de plantation...) afin de renforcer la population actuelle et de voir si son maintien est envisageable. Plus précisément, les questions que nous nous posons ici sont les suivantes :

- (1) Les graines issues de la vallée du Ciron sont-elles viables et montrent-elles un pouvoir germinatif important ? La germination des fânes locales varie-t-elle selon le type de canopée forestière ?
- (2) Existe-t-il des différences de croissance et de survie selon la provenance des graines ?
- (3) Le type de canopée forestière engendre-t-il des différences de survie, de croissance et de traits foliaires du hêtre ?
- (4) Existe-t-il des phytoclimats distincts selon le type de canopée forestière ?
- (5) Le microhabitat généré par la canopée forestière est-il responsable de différences en termes de régénération du hêtre ?

2.2. Matériels et méthodes

2.2.1. Dispositif expérimental

2.2.1.1. Confection des bacs

Toute l'expérimentation a été réalisée dans des mésocosmes. Les mésocosmes sont des milieux semi-contrôlés que l'on dépose directement in situ, sur le site d'étude. Dans notre cas, les mésocosmes sont des bacs en plastique d'une dimension de L 55 x P 35 x H 24.5 cm, rempli d'un substrat standardisé. L'intérêt d'utiliser de tels bacs est avant tout de pouvoir isoler les facteurs. En effet, l'utilisation d'un sol standard nous permet de contrôler des variations de mesures qui seraient liées à des différences de conditions édaphiques. Au total 96 bacs ont été préparés selon un protocole bien précis au printemps 2016 (figure 87).

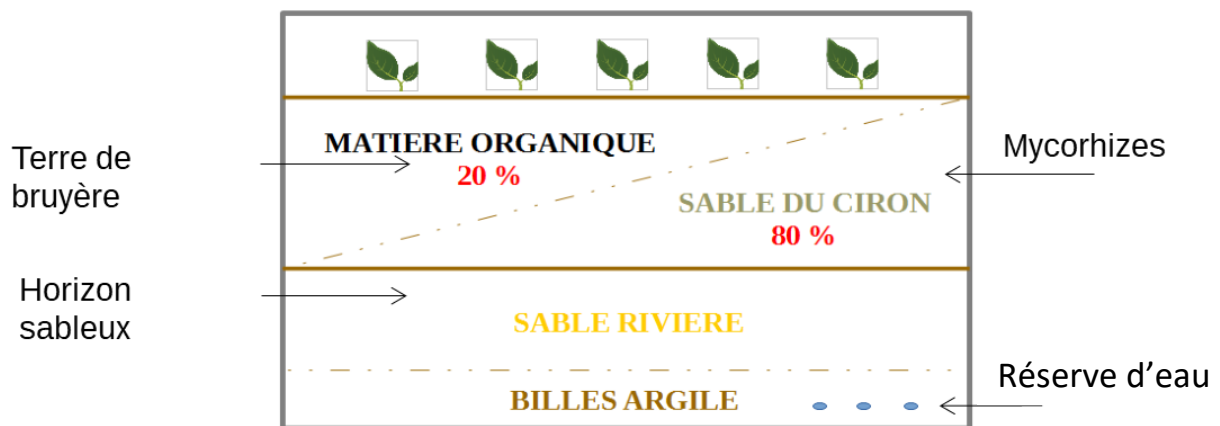


Figure 87 : Schéma de la composition du substrat des mésocosmes

Tout d'abord, chaque bac a été percé de trois trous de chaque côté, d'un diamètre de 5 mm à 4 cm au-dessus du fond afin de créer une réserve d'eau, mais également de pouvoir drainer les bacs en cas de forte pluie. Ensuite, plusieurs couches de matériaux ont été déposées. Dans le fond, on dépose une couche de 3 cm de billes d'argile afin de garder un peu d'humidité (argile) et de créer un drain (billes). On dépose ensuite une couche de 5 cm de sable de rivière afin de recréer l'horizon sableux que l'on retrouve dans la région et d'utiliser un substrat standard facile à manipuler. Enfin, un mélange entre 20 % de matière organique (« terre de bruyère ») et 80 % de sable du Ciron a été préparé, et 10 cm du mélange ont été déposés en surface afin de reconstituer un horizon organo-minéral incluant les mycorhizes de peuplements à hêtre (figure 88).



Figure 88 : Confection des mésocosmes

2.2.1.2. Sélection des sites

Une fois les bacs confectionnés, nous les avons déposés dans la vallée du Ciron en octobre 2016 en suivant un plan d'échantillonnage précis. Les 96 bacs ont été installés par paires pour un total de 46 sites, soit 12 répétitions par modalité de canopée (milieu ouvert, pinède, forêts mixtes et feuillus). Le choix des sites a été réalisé suite à une première présélection grâce à des ortho-photos sur un logiciel de cartographie (MapInfo). Pour la sélection des sites, nous avons dans la mesure du possible essayé de sélectionner trois sites de chaque modalité dans les secteurs « graves » et « plateau landais » puis six sites de chaque modalité dans le secteur « gorges » car c'est au sein de ce secteur que le hêtre est présent dans la vallée. Afin de s'affranchir des variations topographiques, l'ensemble des sites a été sélectionné en situation de plateau. Une campagne de terrain a ensuite été réalisée afin de valider les sites et d'en identifier des nouveaux. Une fois l'ensemble des sites sélectionnés, une phase laborieuse de contact des mairies et des propriétaires a été menée. Au final, les sites ont été sélectionnés sur les communes de Preignac, Pujol-sur-Ciron, Budos, Préchac, Pompéjac, Lucmau, Bernos-Beaulac, Escaudes et Lerm-et-Musset, sur des parcelles privées de propriétaires, mais aussi des parcelles communales et du Conseil départemental (figure 89).

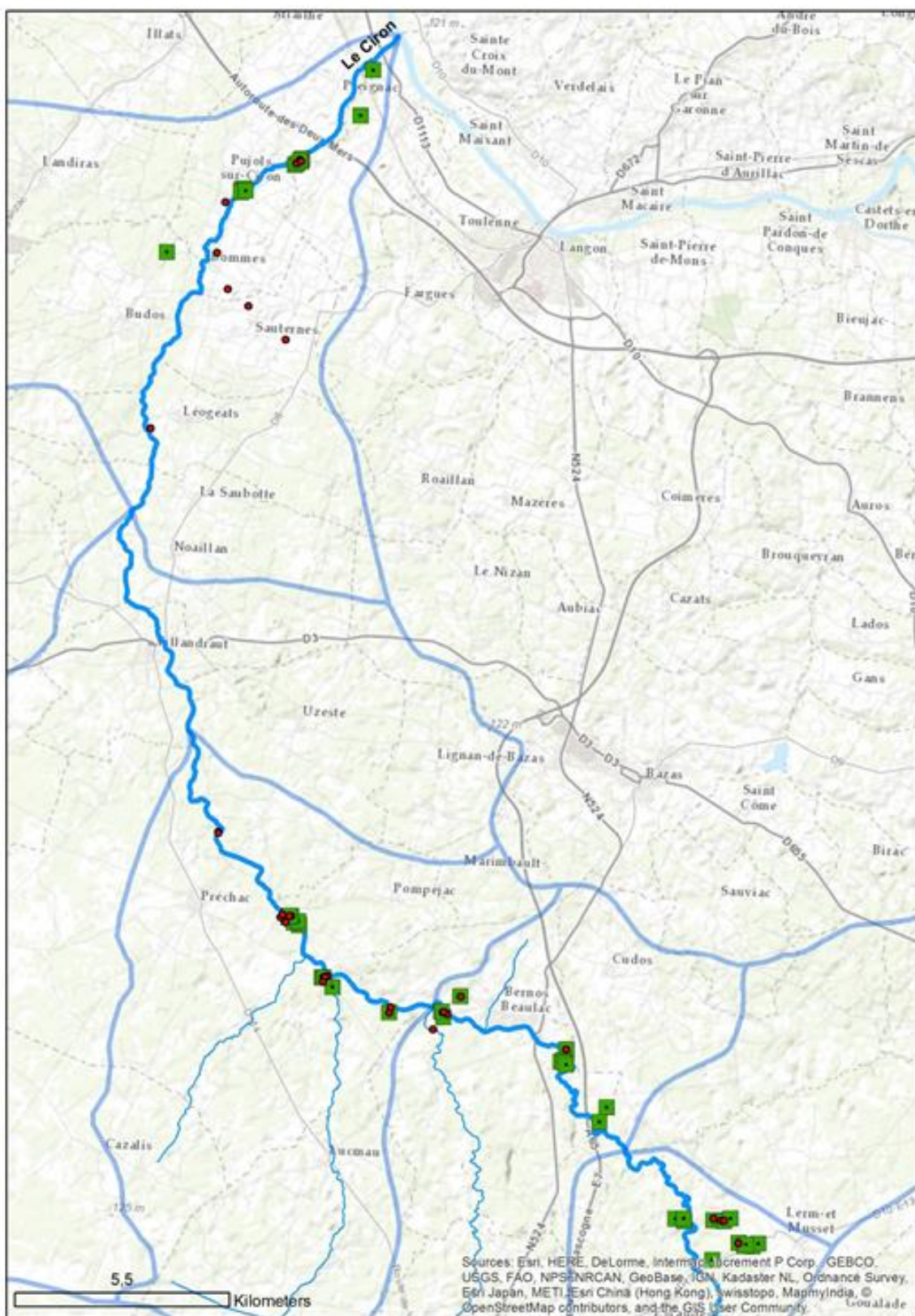


Figure 89 : Disposition des mésocosmes (carrés verts) et des stations météo (points rouges)

Une fois sur site, les bacs ont été enterrés sur une vingtaine de centimètres dans le but de les équilibrer en température avec le sol. Enfin, les mésocosmes ont été protégés de l'herbivorie par une cage grillagée d'une maille de 13x13 mm (figure 90). Au départ, les cages ont été conçues de sorte à délimiter les sites et empêcher les grands herbivores de manger les plants sans empêcher les oiseaux de prédater les éventuels insectes. De ce fait, les cages étaient ouvertes sur le dessus. Au vu de la forte prédation des faînes, les cages ont finalement été entièrement recouvertes par un grillage en mars 2017.



Figure 90 : Installation des mésocosmes dans la vallée du Ciron

2.2.1.3. Matériel végétal

Au sein de chaque bac, différents phytomètres (hêtre) ont été installés, de provenance et d'âge différents. Dans ce qui suit, les différents phytomètres sont distingués et identifiés par des numéros différents, de 1 à 5, visibles en figure 91.

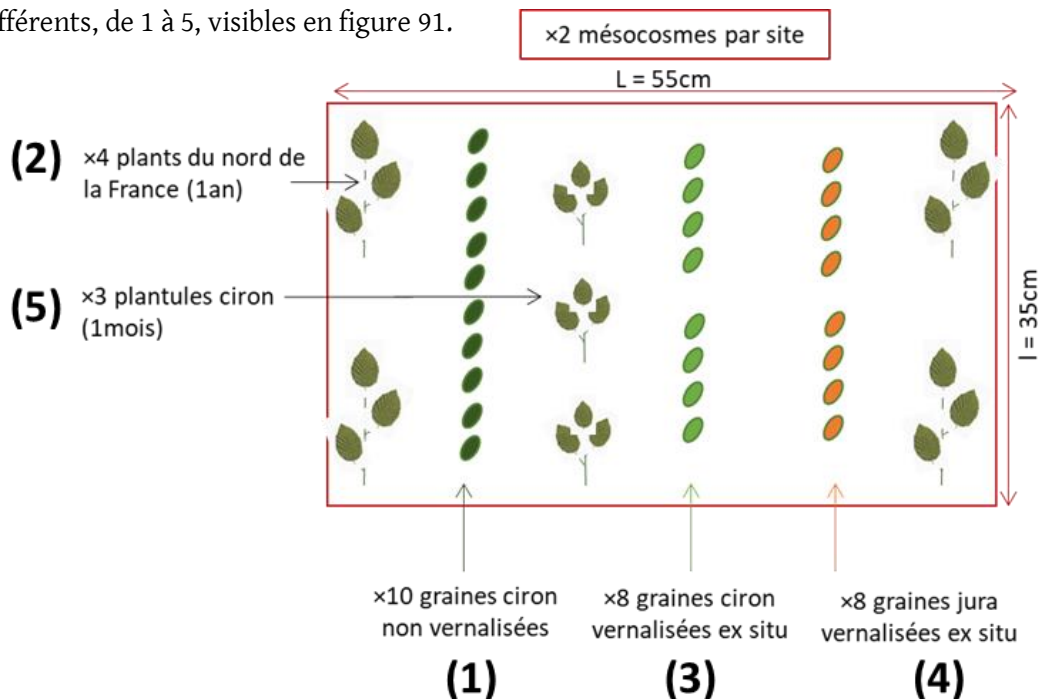


Figure 91 : Schéma de la disposition des types phytomètres au sein des mésocosmes

À l'automne 2016, 960 graines de provenance du Ciron (1) ont été déposées à raison de dix graines par bac sans traitement de vernalisation préalable. En effet, suite à une faînée exceptionnelle en 2016, une campagne de récolte de faînes a été mise en place à l'aide de filets (figure 92). Les graines directement issues de la récolte et sans vernalisation ont été semées après une étape de flottaison. Cette dernière consiste simplement à déposer les faînes dans de l'eau afin d'éliminer les faînes vides qui restent en surface (figure 92). Le reste des graines non utilisées a été envoyé après flottaison pour lever de dormance et conservation à Guéméné Penfao.



Figure 92 : Récolte des faînes dans la vallée du Ciron et étape de flottaison

En même temps (octobre 2016), 384 individus à raison de quatre plants d'un an et demi de provenance du nord-est de la France (2) ont été plantés dans chaque bac (figure 93). Ces plants ont été élevés en pépinière et, n'ayant pas la possibilité de prendre des plants de provenance Ciron, nous avons sélectionné une provenance du cœur de l'aire de distribution du nord-est en plaine.



Figure 93 : Plantation des plants du nord-est de la France dans les mésocosmes en octobre 2016

Au printemps 2017, nous avons déposé huit faînes vernalisées (prêtes à germer) de provenance Ciron (3) et Jura (4) au sein de chaque bac. Enfin, nous avons également planté trois plantules âgées d'un mois dans chaque bac. Ces plantules sont de provenance « Ciron » et ont été élevées par nos soins en laboratoire (figure 94).



Figure 94 : Etape de semis et de croissance des plantules du Ciron au laboratoire

2.2.2. Mesures

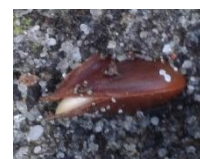
2.2.2.1. Mesures biologiques

Différentes mesures ont été réalisées sur les graines, les plants et les plantules (tableau XXIII).

Tableau XXIII : Mesures réalisées sur les différents phytomètres

Phytomètre	Mise en place	Germination	Prédation	Hauteur	Survie	Diamètre	Ramifications	Traits	Biomasse
Graines Ciron (1)	Automne 2016	X	X	X	X				X
Plants (2)	Automne 2016			X	X	X	X	X	X
Graines Ciron vernalisées (3)	Printemps 2017			X	X				X
Graines Jura vernalisées (4)	Printemps 2017			X	X				X
Plantules Ciron (5)	Printemps 2017			X	X				X

Premièrement, nous avons compté le nombre de graines et le nombre de germinations (1) par bac à quatre reprises ; mi-février, fin mars, mi-avril ainsi que mi-mai 2017. Nous avons considéré qu'il y avait germination de la graine à partir du moment où l'on observait la percée de la radicule (photo ci-contre).



Sur les plants du nord (2), nous avons mesuré la hauteur à l'aide d'un mètre de charpentier entre le collet et le bourgeon terminal en octobre 2016, en mai, juin, et octobre 2017 ainsi qu'en mai et juin 2018. Sur ces mêmes phytomètres, nous avons aussi mesuré le diamètre au collet à l'aide d'un pied à coulisse électronique ainsi que le nombre de ramifications en octobre 2016 et octobre 2017 (un an d'expérimentation).

Enfin sur les graines vernalisées du Ciron et du Jura semées (3, 4) et les plantules de Ciron d'un mois (5) nous avons mesuré la hauteur en mai, juin, octobre 2017 ainsi qu'en mai et juin 2018.

Des mesures à deux ans, visant aussi à clôturer la fin de manipulation sont programmées fin octobre 2018 sur l'ensemble des phytomètres (hauteur et biomasse pour l'ensemble, plus diamètre et ramifications sur les plants du nord de la France (2). Pour chaque campagne de mesure, nous avons également estimé la survie de chaque individu.

En juin 2018, une campagne de traits foliaires a été réalisée sur les plants du nord de la France (2). Cette campagne a consisté à mesurer les pigments foliaires puis à récolter des feuilles pour mesurer la biomasse fraîche, la biomasse sèche ainsi que les teneurs en carbone et azote. La mesure des pigments foliaires (chlorophylles et flavonoïdes) a été effectuée à l'aide d'un appareil dualex (DUALEX SCIENTIFIC+TM) qui présente l'avantage majeur d'être non destructif et portable. Pour chaque individu, les teneurs en chlorophylles et en flavonoïdes ont été mesurées sur les quatre dernières feuilles matures. Il s'agit souvent des deuxièmes feuilles au bout des branches les plus hautes de l'individu. Les feuilles trop abîmées ou trop petites pour la taille de la pince de l'appareil n'ont pas été sélectionnées. Après mesure des pigments, les quatre feuilles de chaque individu ont été déposées dans des glacières à l'intérieur de poches hermétiques contenant 1 à 2 cm d'eau, de façon à hydrater le pétiole et garder la feuille à turgescence (figure 95).



Figure 95 : Mesures de hauteur et de teneur en pigments foliaires et récolte d'échantillons

De retour au laboratoire, des mesures de biomasse fraîche et de biomasse sèche après un passage à l'étude pendant 72 h à 65 °C ont été effectuées. La surface foliaire de ces mêmes feuilles a été mesurée à l'aide d'un planimètre et du logiciel WinFOLIA. Les feuilles ont ensuite été broyées et analysées à l'aide d'un analyseur élémentaire (flashEA 1112) afin d'obtenir leur contenu en carbone et en azote.

2.2.2.2. Mesures environnementales

2.2.2.2.1. Mesures climatiques

Dans cette expérimentation, 14 sites ont pu être couplés à des stations HOBOS installées pour le suivi microclimatique de la vallée du Ciron (chapitre 3, partie I). Pour rappel, ces stations mesurent l'humidité et la température de l'air toutes les 30 minutes. De ce fait, nous avons pour 14 des 48 sites des mesures de régénération et du microclimat. On trouve trois sondes dans le secteur « graves » sous chaque modalité de canopée sauf en milieu ouvert, sept dans le secteur « gorges » (deux sous pinèdes, deux en milieu ouvert, un sous canopée mixte et deux sous canopée de feuillus) ainsi que quatre dans le secteur « plateau landais » (une sous chaque modalité de canopée).

2.2.2.2.2. Photos hémisphériques

De la même façon que dans le chapitre 3 de la première partie, nous avons effectué des photos hémisphériques (figure 96) sur chaque site (N=48). Pour rappel, deux photos par site (une photo en hiver et une photo en été) ont été prises à une hauteur d'environ 1 m à l'aide d'un appareil photo (Nikon D7200) et d'un objectif fish-eye (Circular Fisheye sigma 4,5 mm 1:2,8). Ces photos permettent grâce au logiciel CAN_EYE de calculer le pourcentage d'ouverture du couvert végétal.



Figure 96 : Exemple de photos hémisphériques des différents types de canopées

2.2.2.2.3. Humidité du sol

L'humidité du sol des bacs a été mesurée régulièrement pendant l'expérimentation. Grâce à une sonde ML3 ThetaProbe (figure 97), on obtient le pourcentage volumique en eau du sol dans les 5 cm supérieurs. Nous avons réalisé deux répétitions par bac en mai et juin 2017, ainsi que deux répétitions par bac et à l'extérieur des bacs en mai et juin 2018.



Figure 97 : mesure de l'humidité du sol avec la sonde ML3 ThetaProbe

2.3. Méthode d'analyse

2.3.1. Variables utilisées

En fonction des différentes mesures effectuées sur nos phytomètres, nous avons étudié différentes variables. Dans notre cas, nous considérons une paire de deux bacs comme l'unité expérimentale. Toutes les répétitions de mesures sont donc moyennées afin d'avoir une moyenne globale par site d'étude (N= 48).

Sur les graines, nous avons calculé le pourcentage de germination. Celui-ci correspond au nombre de graines germées sur le nombre de graines retrouvées afin d'avoir le pourcentage de germination réellement observé dans le bac.

$$\text{Pourcentage de germination (\%)} = \frac{\text{Nombre de germinations}}{\text{Nombre de graines dans le bac}}$$

Pour ce même lot de graines, nous avons estimé le pourcentage de prédation qui correspond au rapport entre le nombre de graines le nombre retrouvées au temps t (t_t) sur le nombre de graines semées initialement (t_0).

$$\text{Pourcentage de prédation (\%)} = \frac{\text{Nombre de graines } t_t}{\text{Nombre de graines } t_0}$$

Nous avons ensuite utilisé les mesures de hauteur, diamètre et nombre de ramifications comme indicateurs de croissance. De ce fait, nous avons calculé des taux de croissance de relatifs (RGR) qui correspondent au rapport entre la différence entre la mesure au temps t (t_t) et la mesure à t_0 sur la mesure à T_0 .

$$\text{Taux de croissance relatif} = \frac{(\text{Mesure } t_t - \text{Mesure } t_0)}{\text{Mesure } t_0}$$

Ces mesures de RGR ont été utilisées pour les plants du nord (2) et les plantules Ciron (5). Pour les plantules issues de germination dans les bacs [(1) (3) et (4)], nous avons utilisé les mesures de hauteur au temps t.

Avec les mesures de contenu en carbone et azote des feuilles, nous avons calculé le rapport entre le carbone et l'azote (C/N). Les mesures de teneur en chlorophylles et flavonoïdes des feuilles ont été

utilisées pour calculer le rapport (Ch/F) entre la teneur en chlorophylles et la teneur en flavonoïdes (Nitrogen balance index NBI).

Enfin, de par les mesures de biomasses et de surface foliaire, nous avons calculé les indices de surface foliaire spécifique (SLA), définie comme le rapport entre la surface foliaire et la masse sèche des feuilles [$SLA (cm^2 \cdot g^{-1}) = \frac{Surface\ foliaire\ (cm^2)}{Masse\ sèche\ (g)}$] ainsi que la teneur en matière sèche des feuilles

[LDMC] qui correspond au rapport entre la masse sèche et la masse fraîche des feuilles [$LDMC = \frac{Masse\ sèche\ (g)}{Masse\ fraîche\ (g)}$].

2.3.2. Analyses statistiques

Les analyses statistiques sont réalisées avec le logiciel R studio, R version 3.2.3.

Étude de la régénération du hêtre : les différentes variables de régénération (germination, croissance et traits foliaires) ont été analysées avec des analyses de variances selon le type de canopée.

Effet du type de canopée sur le micro-environnement : une ANOVA à deux voies a été réalisée afin de caractériser les différentes modalités de canopées en termes d'ouverture selon la saison (été, hiver). De même, une ANOVA à deux voies a été réalisée afin de caractériser l'effet des différents types de canopées en termes de microclimat (Tmin, Tmax, Tmean, VPDmin, VPDmax, VPDmean, humidité du sol). À la suite des résultats des ANOVA, un test de Tukey a été utilisé comme test de comparaisons multiples au seuil de 5 %.

Couplage du microclimat avec la régénération : des modèles linéaires ont été établis entre les données microclimatiques (variables climatiques et d'ouverture) afin de tester si les paramètres bioclimatiques ont une influence sur la régénération du hêtre.

2.4. Résultats

2.4.1. La régénération du hêtre dans la vallée du Ciron

2.4.1.1. Germinations et prédation des fânes non vernalisées (1)

Aucune différence significative n'est observée sur le pourcentage de germination entre les différentes modalités de canopée aux trois périodes de mesure au seuil de 5 %. La période est significative au seuil de 5 % ($p < 0,001$). Le pourcentage de germination augmente progressivement jusqu'à 80 % (figure 98-A) entre la première campagne de mesure (P1 en février) et la dernière campagne de mesures (P3 en mai). L'interaction entre le type de canopée et la période n'est pas significative.

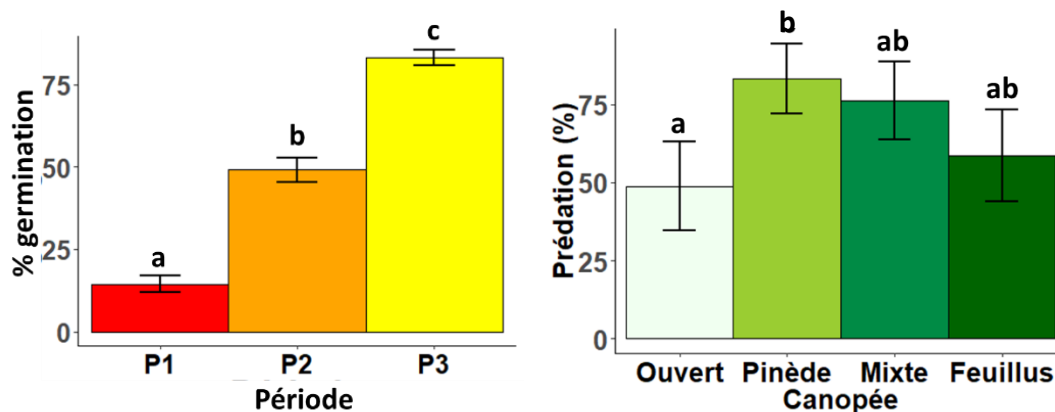


Figure 4 : Moyennes de pourcentages de germination (A) au cours des trois périodes de mesures et pourcentage de prédation des fânes (B) selon le type de canopée

Le pourcentage de prédation final est significativement différent entre les différentes modalités au seuil de 10 %. Il varie entre 49 % pour le milieu ouvert, 59 % sous canopées de feuillus, 76 % sous canopées mixtes et 83 % sous pinède. Le pourcentage de prédation est significativement supérieur en pinède qu'en milieu ouvert (figure 98-B).

Au vu du fort pourcentage de prédation des graines pendant l'hiver 2016/2017, nous avons décidé de ne pas analyser la croissance des plantules issues de la germination du fait de leur trop faible effectif.

Pour résumer : Le pourcentage de germination est d'environ 80 % quel que soit le type de canopée et s'étale sur trois mois (entre février et mai). Il existe un taux de prédation élevé d'au moins 50 % quel que soit le type de canopée et allant jusqu'à 80 % en pinède.

2.4.1.2. Survie et croissance des plantules issues des graines du Ciron et du Jura (3,4)

Tableau XXIV : Résultats des analyses de variances entre les facteurs « canopée », « date » et « provenance » et les variables « survie » et « croissance ». « *** », « ** », « * », « . » : significativités aux seuils respectifs de $p < 0,001$, $p < 0,01$, $p < 0,05$, et $p < 0,10$

Facteurs	Variables	
	Survie	Croissance
Canopée	***	***
Provenance	NS	***
Date	***	***
Canopée × Provenance	NS	NS
Canopée × Date	*	NS
Provenance × Date	NS	NS
Canopée × Provenance × Date	NS	NS

2.4.1.2.1. Survie

L'interaction entre les facteurs « canopée » et « date » de mesure est significative au seuil de 5% (tableau XXIV) et montre qu'en mai 2017, il n'y a pas de différences entre les différentes modalités de canopée (figure 99). Néanmoins, dès juin 2017 la survie des plantules en milieu ouvert est significativement inférieure aux autres modalités (figure 99). La survie diminue progressivement au cours de l'expérimentation jusqu'à une moyenne d'environ 30 % si on considère l'ensemble des sites (figure 100-C). En juin 2018 la survie moyenne en milieu ouvert n'est plus que de 10 % environ alors qu'elle est trois fois plus importante en moyenne sous les différentes canopées forestière (figure 99).

La provenance des graines n'a pas d'effet sur la survie des plantules (tableau XXIV, figure 100-B).

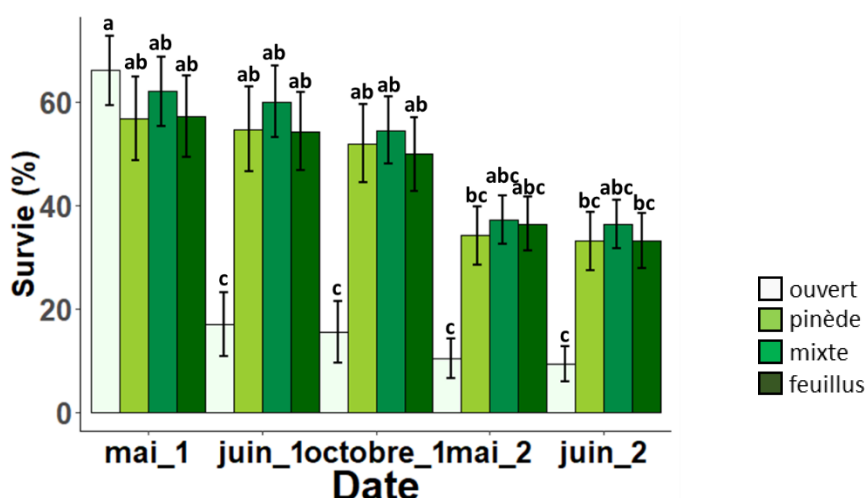


Figure 99 : Moyennes de la survie des plantules en fonction du type de canopée (ouvert, pinède, mixte, feuillus) et de la date de mesures

2.4.1.2.2. Croissance en hauteur

La hauteur des plantules en milieu ouvert est significativement inférieure à la hauteur des plantules sous toutes les autres modalités de canopées forestières, qui ne sont pas différentes entre elles (tableau XXIV, figure 100-D). L'effet « provenance » est significatif au seuil de 5 % ($p < 0,001$) et indique que la hauteur des plantules issues de germinations de provenance « Ciron » est significativement plus élevée que la hauteur des plantules issues de germinations de graines d'origine « Jura » (tableau XXIV, figure 100-E). Enfin, la hauteur des plantules augmente significativement au cours de l'expérimentation (effet « date » significatif au seuil de 5 % et $p < 0,001$) malgré une survie qui décroît (tableau XXIV, figure 100-F). On n'observe cependant pas de différences entre juin et octobre 2017 d'une part, ainsi qu'entre mai et juin 2018 d'autre part (figure 100-F).

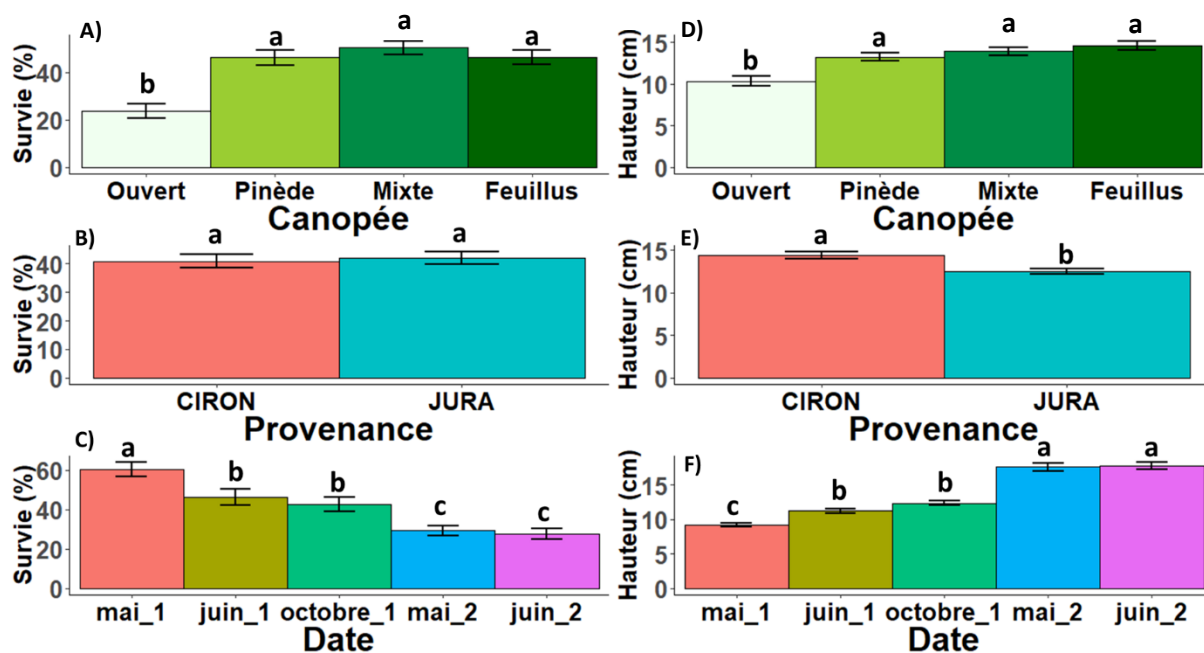


Figure 100 : Moyennes et résultats des post-hoc des pourcentages de survie et de hauteur selon le type de canopée (A, D), de la provenance (B, E), et de la date de campagne de mesures (C, F)

Pour résumer : (a) La survie diminue fortement au cours de l'expérimentation notamment en milieu ouvert ; (b) la croissance en hauteur des plantules survivantes est plus élevée sous canopée forestière qu'en milieu ouvert ; (c) la hauteur des plantules de provenance « Ciron » est plus élevée que celle des plantules de provenance « Jura ».

2.4.1.3. Survie et croissance des plantules issues de germination *ex situ* (5)

Tableau XXV : Résultats des analyses de variances entre les facteurs « canopée » et « date » et les variables « survie » et « croissance ». « *** », « ** », « * », « . » : significativités aux seuils respectifs de $p < 0,001$, $p < 0,01$, $p < 0,05$, $p < 0,10$

Facteurs	Variables	
	Survie	Croissance
Canopée	***	*
Date	***	***
Canopée × Date	NS	NS

2.4.1.3.1. Survie

Le pourcentage de survie des plantules en milieu ouvert (~30 %) est significativement inférieur (effet « canopée » significatif au seuil de 5 % et $p < 0,001$) à ceux des autres modalités de canopée (~75 %) (tableau XXV figure 101-A). Il diminue progressivement au cours de l'expérimentation (effet « date » significatif au seuil de 5 % et $p < 0,001$) de 100 à 50 % en juin 2018 (tableau XXV, figure 101-B). Le pourcentage de survie n'est significativement pas différent entre juin 2017 et octobre 2017, de même qu'entre mai 2018 et juin 2018 (figure 101-B).

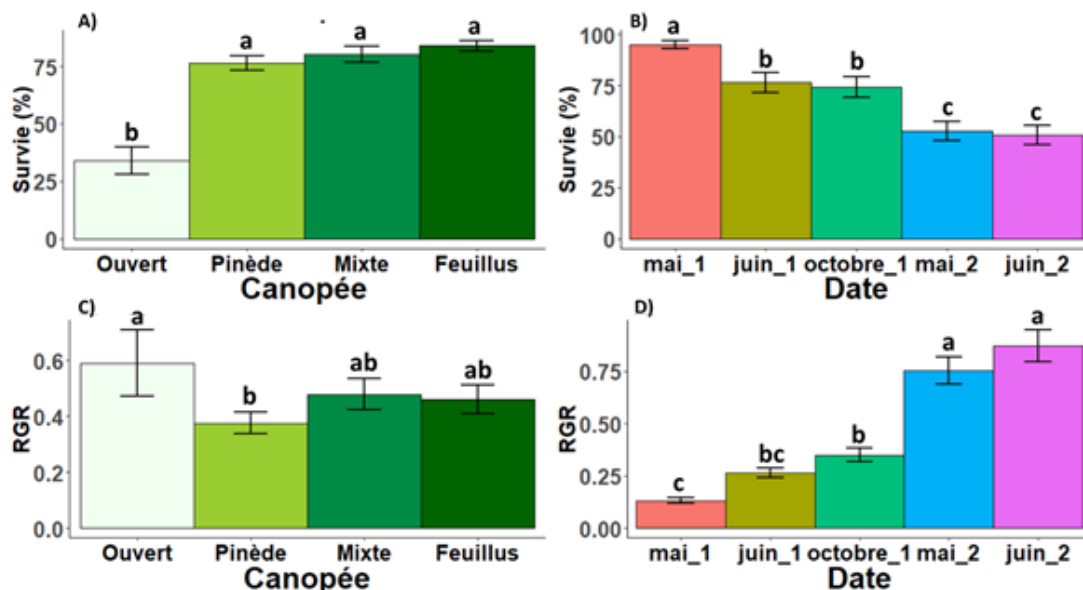


Figure 101 : Moyennes et résultats des post-hoc des pourcentages de survie et de RGR selon le type de canopée (A, C) et de la date de campagne de mesures (B, D)

2.4.1.3.2. Croissance en hauteur

La croissance relative des plantules survivantes augmente au cours du temps (effet « date » significatif au seuil de 5 % et $p < 0,001$), elle est la plus haute en milieu ouvert et la plus basse sous canopée de pins (effet « canopée » significatif au seuil de 5 % et $p = 0,017$) (tableau XXV, figures 101-C et 101-D).

Pour résumer : (a) La survie diminue au cours de l'expérimentation, notamment en milieu ouvert ;
 (b) la croissance en hauteur des plantules survivantes est plus élevée en milieu ouvert que sous canopée de pins.

2.4.1.4. Survie, croissance (hauteur, diamètre et ramifications) et mesures de traits des plants du nord de la France (2)

Tableau XXVI : Résultats des analyses de variances entre les facteurs « canopée » et « date » et les variables « survie » et « croissance » et « traits foliaires ». « *** », « ** », « * », « . » : significativités aux seuils respectifs de $p < 0,001$, $p < 0,01$, $p < 0,05$, $p < 0,10$

Facteurs	Variables							
	Survie	Croissance			Traits foliaires			
		Hauteur	Diamètre	Ramifications	SLA	LDMC	C/N	Ch/F
Canopée	***	***	NS	*	***	***	**	***
Date	***	***	NA	NA	NA	NA	NA	NA
Canopée × Date	***	**	NA	NA	NA	NA	NA	NA

2.4.1.4.1. Survie

La survie des plants est stable, de l'ordre de 100 % pour toutes les modalités forestières entre mai 2017 et juin 2018 (figure 102). En revanche, pour la modalité « ouvert » on observe une diminution progressive de la survie des plants au cours de l'expérimentation. Dès mai 2018 la survie des plants de la modalité « ouvert » est significativement plus basse que les autres modalités et les autres périodes de mesure (figure 102). L'interaction entre les facteurs « canopée » et « date » est significative ($p < 0,001$ au seuil de 5%, tableau XXVI).

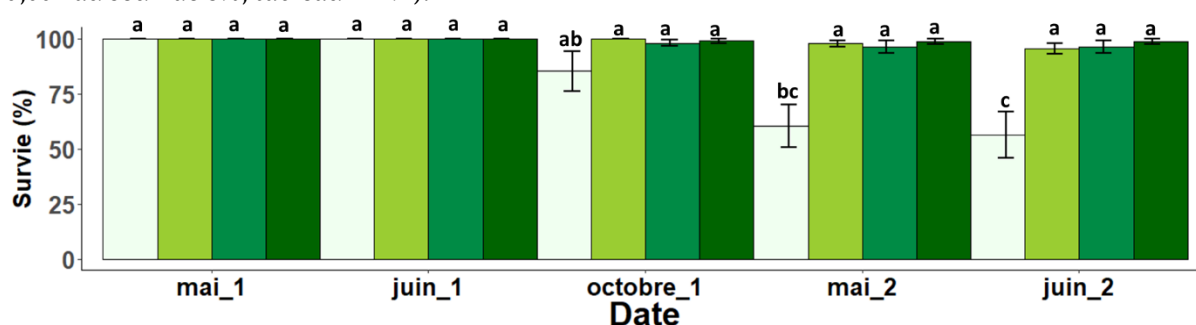


Figure 102 : Moyennes et résultats des post-hoc des pourcentages de survie de l'interaction entre le type de canopée et la période de mesure

2.4.1.4.2. Croissance

On observe un effet interactif du type de canopée et de la période sur le taux de croissance relatif en hauteur ($p < 0,001$, tableau XXVI). En effet, on observe un taux de croissance relatif qui augmente au cours du temps (figure 103). En 2017, il n'existe aucune différence significative entre les quatre

modalités de canopée, mais à partir de mai 2018, on observe un RGR significativement inférieur en milieu ouvert par rapport aux modalités « pinède » et « feuillus ». En juin 2018, la modalité « ouverte » entraîne une croissance significativement inférieure des plants par rapport aux trois autres modalités (figure 103). La modalité « feuillue » est la seule modalité entraînant une augmentation significative de la croissance dès mai 2018 par rapport aux autres périodes de mesures, cette augmentation est également significative sous canopée mixte à partir de juin 2018 (figure 103).

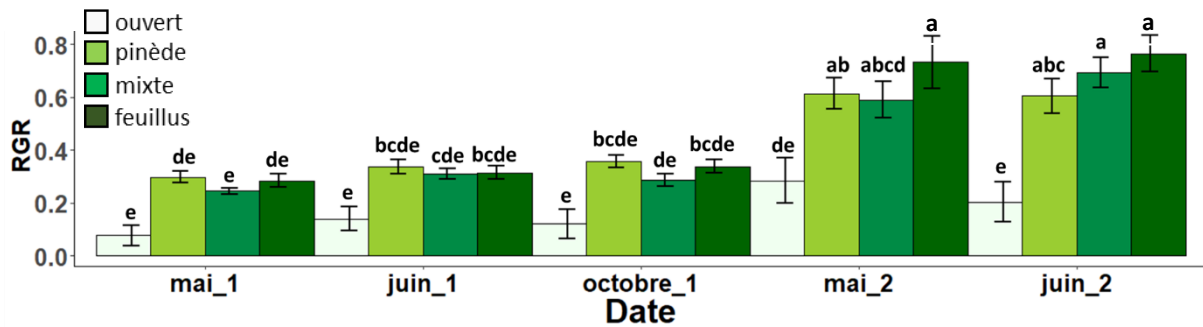


Figure 103 : Moyennes et résultats des post-hoc des RGR (hauteur) de l'interaction entre le type de canopée et la période de mesure

On n'observe pas d'effet du type de canopée sur le diamètre des plants au bout d'un an d'expérimentation (tableau XXVI). Néanmoins, on observe un effet du type de canopée sur le nombre de ramifications nouvellement formées en 2017, qui sont significativement plus nombreuses sous canopées de pins qu'en milieux ouverts (figure 104).

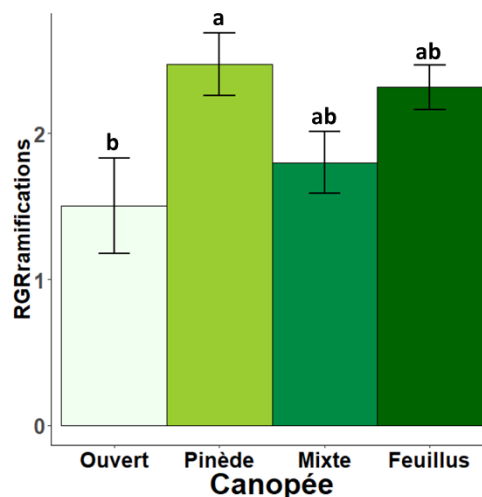


Figure 104 : Moyennes et résultats des post-hoc des RGR (ramifications) de l'interaction entre le type de canopée et la période de mesure

2.4.1.4.3. Traits foliaires

Concernant les mesures de traits, on observe un effet du type de canopée sur le rapport carbone/azote ($p < 0,01$), le rapport chlorophylles/flavonoïdes ($p < 0,001$), la SLA ($p < 0,001$) et la LDMC ($p < 0,001$) (tableau XXVI). Le rapport C/N est significativement plus haut en pinède que sous feuillus (figure 105-A). Le rapport Ch/F est le plus bas en milieu ouvert puis augmente de façon non significative en pinède puis significativement sous canopées mixtes et feuillues (figure 105-B). Le rapport Ch/N sous pinède est uniquement différent du rapport sous canopée de feuillus. De plus, la SLA mesurée sous canopées mixtes et feuillues est significativement plus grande que sous pinèdes et en milieux ouverts (figure 105-C). À l’opposé, la LDMC est plus élevée en milieux ouverts et en pinède que sous canopées mixtes et de feuillus (figure 105-D).

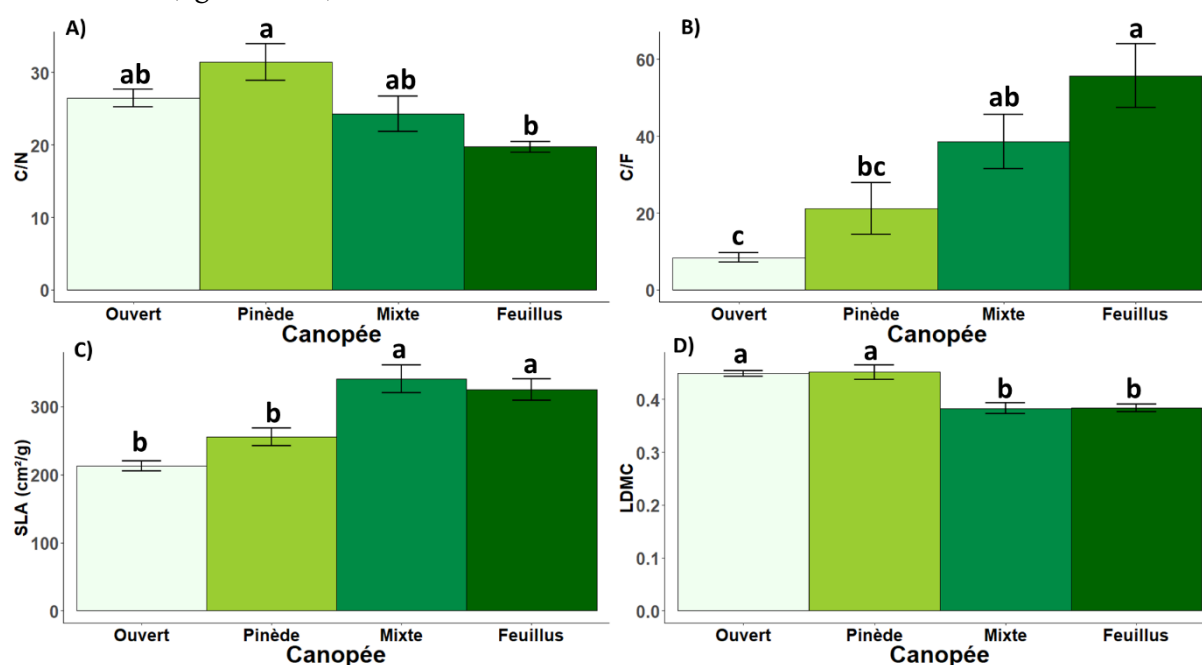


Figure 105 : Moyennes et résultats des post-hoc du rapport C/N (A), Ch/F (B), de la SLA (C) et LDMC (D) selon le type de canopée

Pour résumer : (a) La survie est relativement stable pour les plants sous canopées forestières, par contre elle diminue en milieu ouvert au cours de l’expérimentation ; (b) la croissance en hauteur des plants survivants est significativement plus importante sous couvert forestier qu’en milieu ouvert, uniquement sur la deuxième année de mesures. On n’observe pas de différence de croissance entre les milieux forestiers ; (c) le nombre de nouvelles ramifications formées ne diffère qu’entre les milieux ouverts et les pinèdes ; (d) le rapport C/N diminue et le rapport Ch/F augmente depuis les milieux ouverts vers les forêts de feuillus ; (e) on distingue des différences de SLA et de LDMC entre les milieux ouverts et les pinèdes vs. les canopées mixtes et feuillus.

2.4.2. Effet de la canopée sur le micro-environnement

2.4.2.1. Pourcentage d'ouverture de la canopée

On observe un pourcentage d'ouverture de la canopée différent en fonction du type de canopée et de la saison de végétation, de même qu'une interaction significative entre ces deux facteurs ($p < 0,001$). En effet, toute l'année on observe un pourcentage d'ouverture de la canopée des milieux ouverts significativement supérieur aux autres modalités (figure 106). En été, le pourcentage d'ouverture des canopées de pins est significativement plus grand que les canopées des milieux mixtes et feuillus. En hiver, les pourcentages d'ouverture des trois modalités forestières ne sont pas différents entre eux. Enfin, le pourcentage d'ouverture des canopées mixtes en hiver n'est significativement pas différent du pourcentage d'ouverture des pinèdes en été (figure 106).

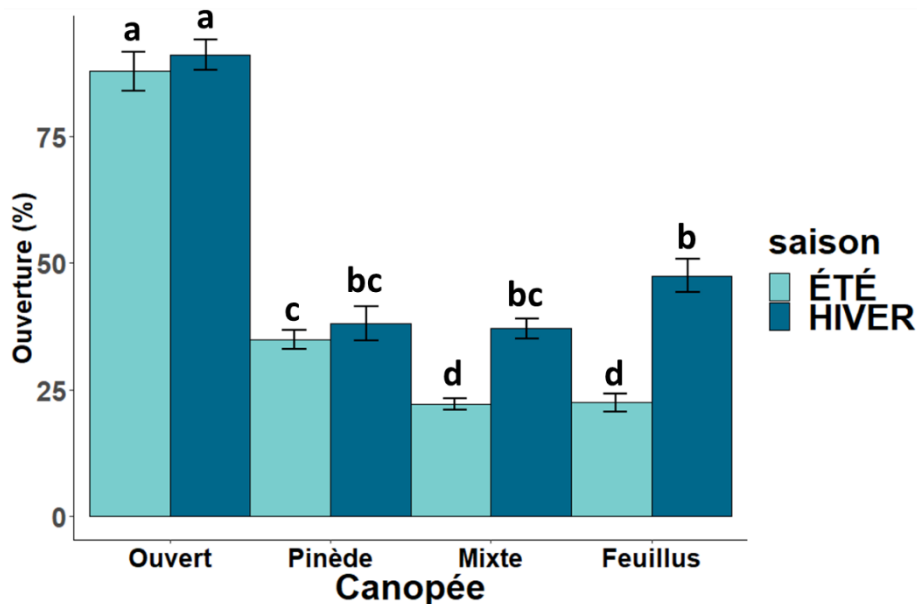


Figure 106 : Moyennes et résultats des post-hoc du pourcentage d'ouverture pour l'interaction entre le type de canopée et la saison

2.4.2.2. Caractérisation du phytoclimat sur la première année de l'expérimentation

Pour la caractérisation du phytoclimat (figure 107), on observe uniquement un effet du type de canopée sur les températures minimales ($p = 0,02$) et maximales ($p = 0,006$) de la première saison de croissance (2017). De même, de façon logique, nous observons un effet de la date sur les variables climatiques, mais pas d'interaction entre la date et le type de canopée. Sur ce sous-échantillonnage de sites pour lesquels nous avons les données microclimatiques (N=14), on remarque que les

températures minimales en milieux ouverts sont plus basses sous les canopées mixtes et feuillues. Les températures minimales enregistrées sous pinèdes ne sont pas significativement différentes des autres modalités. Pour les températures maximales, c'est en milieu ouvert qu'elles sont significativement plus hautes que sous canopées de feuillus, mais non différentes des autres modalités (figure 107).

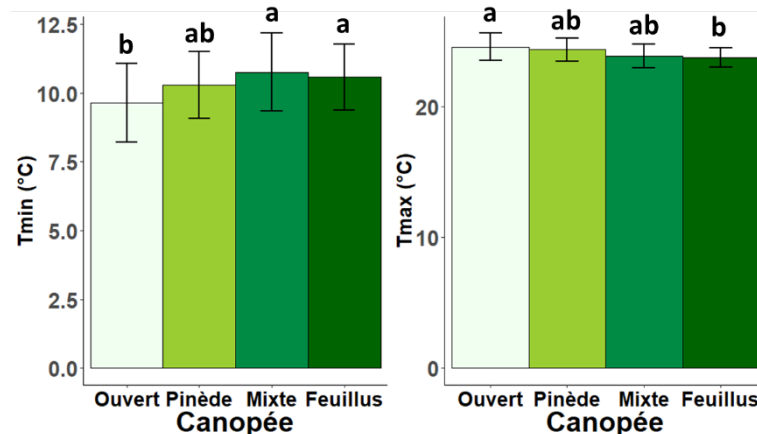


Figure 107 : Moyennes et résultats des post-hoc des températures minimales et maximales selon le type de canopée

Pour les périodes de croissance, on observe une augmentation des températures au cours du temps (figure 108). Les températures sont significativement plus basses en mai qu'en juin et octobre (figure 108-A, 108-B, 108-C). Les températures maximales (figure 108-B) et moyennes (figure 108-C) sont significativement plus hautes en juin qu'en octobre. Pour les mesures de VPD, la 2^e période a des valeurs plus élevées que les deux autres périodes (figure 108-D, 108-E, 108-F).

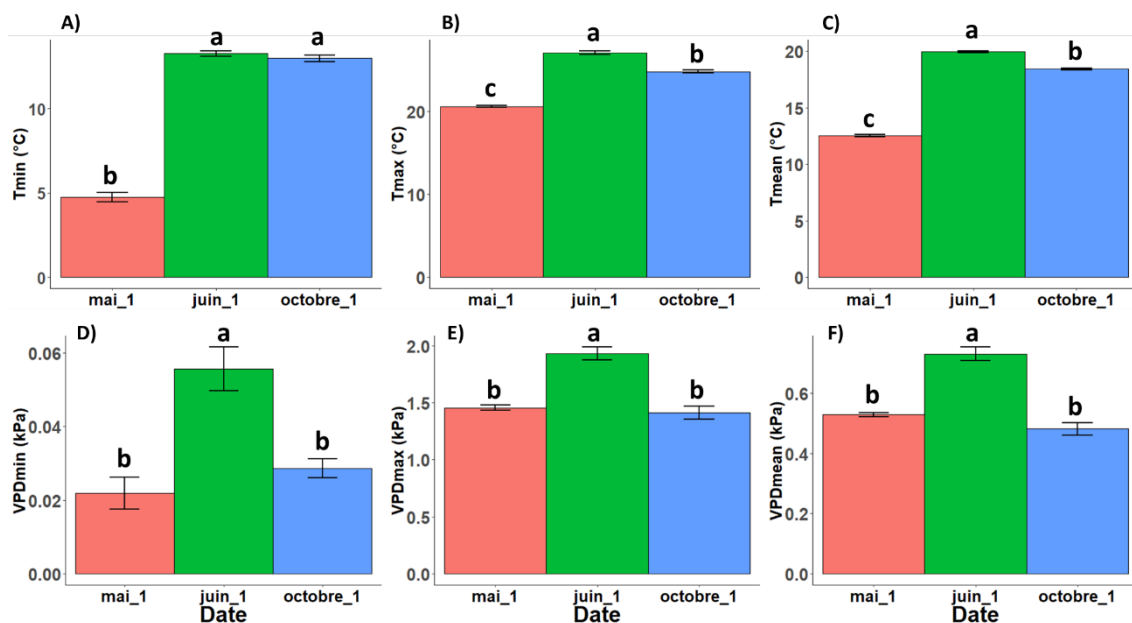


Figure 108 : Moyennes et résultats des post-hoc des températures minimales (A), maximales (B), moyennes (C), du VPD minimal (D), maximal (E) et moyen (F) selon la période de mesure

De plus, on observe un effet du type de canopée et de la date (figure 109-A) sur le pourcentage d'humidité mesuré dans les bacs ($p < 0,001$). C'est en milieu ouvert que l'humidité du sol est significativement la plus faible comparé aux trois autres modalités, quelle que soit la période de mesure. Au cours de l'expérimentation, l'humidité des bacs varie ponctuellement, mais c'est en juin 2017 et 2018 que l'humidité est la plus faible (figure 109-B).

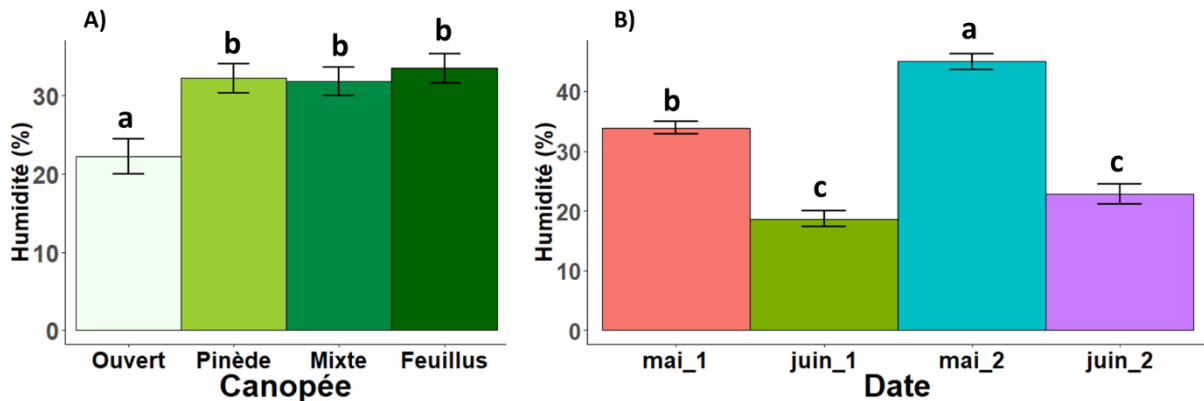


Figure 109 : Moyennes et résultats des post-hoc des températures de l'humidité du sol selon le type de canopée (A) et la date de mesure (B)

Pour résumer : (a) la différence de pourcentage d'ouverture entre les trois types de canopées forestières dépend de la saison (été/hiver) ; (b) on observe très peu de différences de phytoclimat entre les différents types de milieux étudiés. Seules les températures maximales entre les milieux ouverts et feuillus sont différentes, de même que les températures minimales entre les canopées feuillues et mixtes d'une part et les milieux ouverts d'autre part ; (c) c'est entre la première et la deuxième campagne de mesures que les variables climatiques moyennes sont les plus extrêmes ; (d) l'humidité des bacs est plus faible en milieu ouvert et en juin que sous les canopées forestières.

2.4.3. Effet du micro-environnement généré par la canopée forestière sur la régénération du hêtre à un an d'expérimentation (octobre 2017)

Tableau XXVII : Résultats des modèles linéaires entre les variables du micro-environnement et la hauteur et la survie des phytomètres. « *** », « ** », « * », « . » : significativités aux seuils respectifs de $p < 0,001$, $p < 0,01$, $p < 0,05$, $p < 0,10$

Phytomètres	Pourcentage d'ouverture		Humidité du sol		Phytoclimat	
	Survie	Croissance	Survie	Croissance	Survie	Croissance
Plants (2)	*	*** (hauteur) * (ramification) NS (diamètre)	*	NS		* (Tmin) * (Tmax) * (VPDmax)
Plantules Ciron (5)	***	*	*	NS	* (Tmin) *(Tmax)	** (Tmean) *** (VPDmin)
Plantules Ciron (3)	***	NS	*	*	NS	NS
Plantules Ciron (4)	**	NS	*	NS	NS	NS

Plusieurs relations entre le microenvironnement et la régénération du hêtre dans les bacs sont observées (tableau XXVII). On observe un effet du pourcentage d'ouverture sur la croissance en hauteur, le nombre de ramifications et la survie des plants du nord de la France (2). Le pourcentage d'ouverture en été a également un effet sur la croissance et la survie des plantules du Ciron (5) ainsi que sur la survie des plantules issues des graines du Ciron et du Jura (3 et 4). De plus, on observe un effet de l'humidité du sol sur la survie de l'ensemble des phytomètres. Concernant le phytoclimat, aucun effet n'est observé pour les plantules du Ciron et du Jura (3,4). Néanmoins, il existe un effet des températures minimales, maximales et du VPD maximal sur la croissance des plants (2). Enfin, on observe un effet des températures moyennes et du VPD minimal sur la croissance ainsi qu'un effet des températures minimales et maximales sur la survie des plantules en provenance du Ciron.

2.4.3.1. Effet du pourcentage d'ouverture sur la hauteur et la survie

En effet, plus le pourcentage d'ouverture de la canopée augmente, plus la croissance en hauteur ($R^2 = 0,4$, figure 110-A), le nombre de ramifications ($R^2 = 0,12$, figure 110-B) et la survie des plants ($R^2 = 0,12$) diminue. Cette relation négative est la plus significative pour la hauteur des plants et n'est que faiblement significative pour les autres variables.

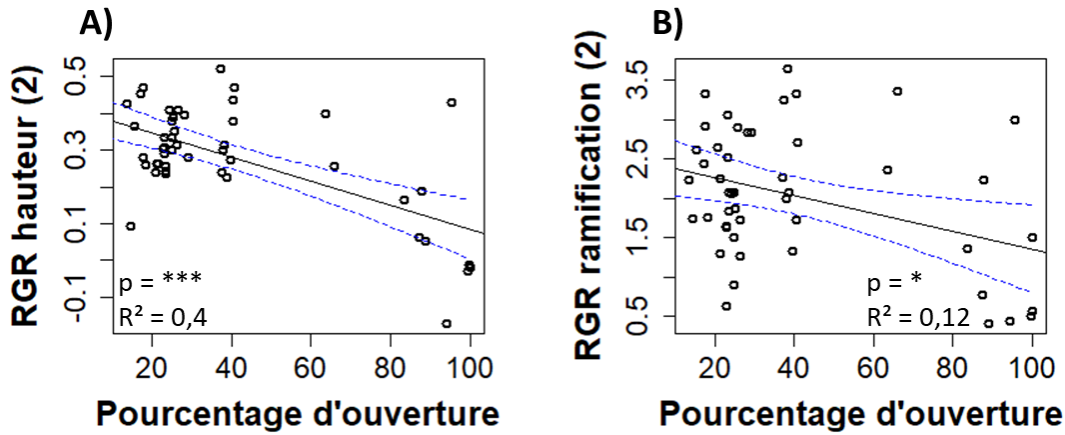


Figure 110 : Régressions linéaires entre le RGR ((A) hauteur, (B) ramifications) et le pourcentage d'ouverture de la canopée

De même, pour l'ensemble des stades plantules, plus le pourcentage d'ouverture de la canopée augmente plus la survie ([3] $R^2 = 0,27$, [4] $R^2 = 0,14$ et [5] $R^2 = 0,47$) diminue fortement (figures 111-A, 111-B, 111-C). Pour les plantules du Ciron survivantes (5), plus le pourcentage d'ouverture augmente plus la croissance augmente, mais cette relation tirée par un outlayer n'est que faiblement significative ($R^2 = 0,16$, figure 111-D).

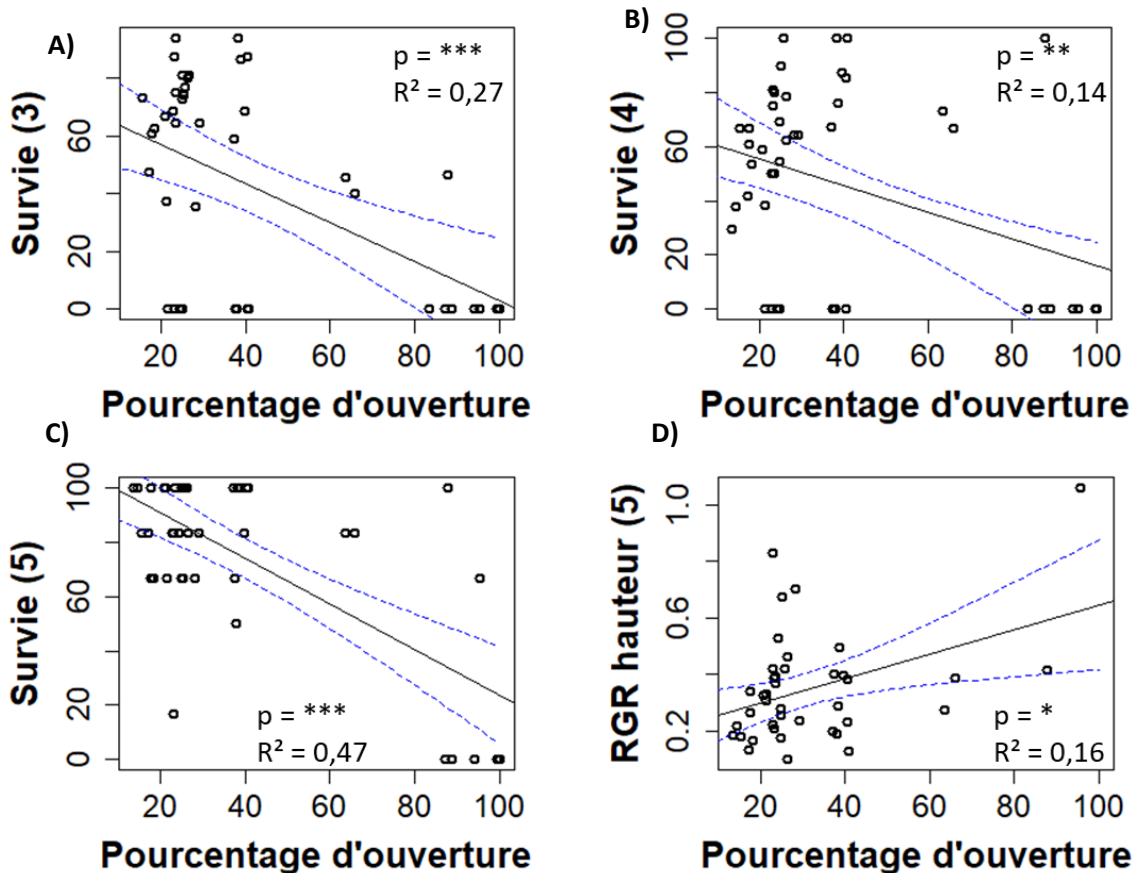


Figure 111 : Régressions linéaires entre la survie des plantules issues des graines du Ciron (A), du Jura (B), des plantules du Ciron (C), du RGR des plantules du Ciron (D) et le pourcentage d'ouverture

2.4.3.2. Effet de l'humidité du sol des bacs sur la hauteur et la survie

L'humidité du sol n'a d'effet que sur la croissance des plantules du Ciron (3). Plus l'humidité du sol augmente et plus la hauteur des plantules est grande ($R^2 = 0,20$, figure 112).

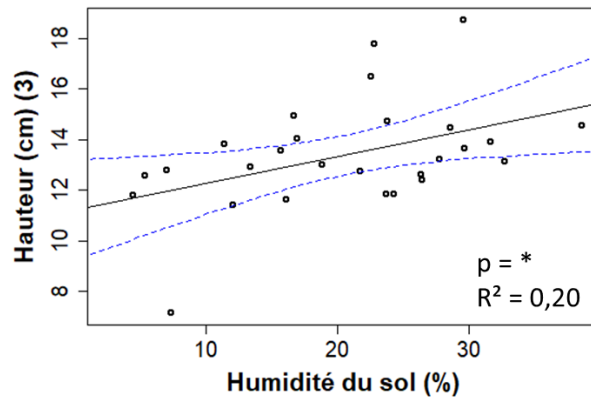


Figure 112 : Régression linéaire entre la hauteur des plantules issues des graines du Ciron et de l'humidité du sol

De même, plus l'humidité du sol est importante plus la survie des plants du nord ($R^2 = 0,11$, figure 113-A) et des plantules du Ciron ([5] $R^2 = 0,12$; [3] $R^2 = 0,14$, figures 113-B, 113-C) augmente. Cette relation n'est pas significative pour la survie des plantules de provenance du Jura (figure 113-D).

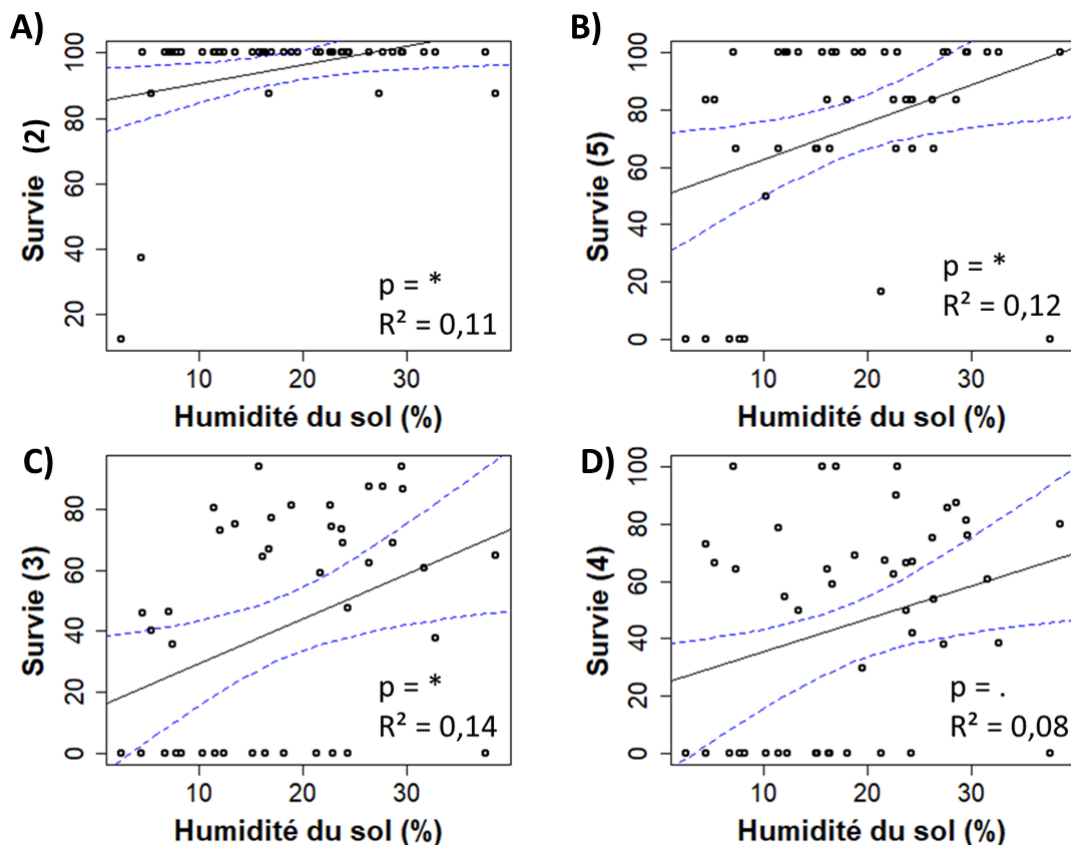


Figure 113 : Régressions linéaires entre la survie des plants (A), des plantules du Ciron (B) et des plantules issues des graines du Ciron (C) et du Jura (D) et de l'humidité du sol

2.4.3.3. Effet du phytoclimat sur la hauteur et la survie

Pour les grands plants (2), plus les températures maximales et VPD maximal augmentent moins la croissance est importante ($R^2 = 0,34$ et $R^2 = 0,33$, figures 114-B et 114-C). En revanche, plus les températures minimales augmentent, plus la croissance augmente ($R^2 = 0,3$, figure 114-A).

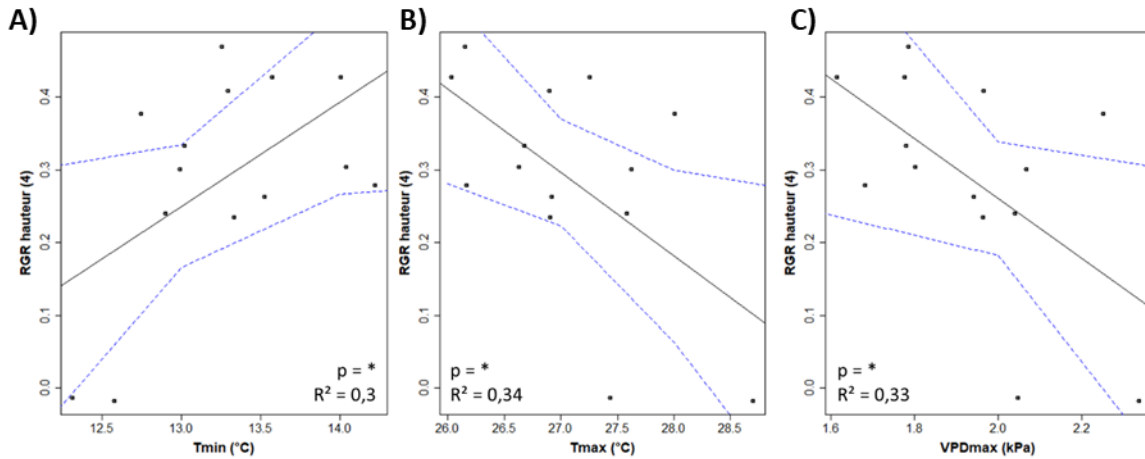


Figure 114 : Régressions linéaires entre le RGR (hauteur) et le températures minimales (A), maximales (B) et VPD maximal (C)

De même, pour les plantules Ciron (5), on peut voir que plus les températures minimales sont élevées (figure 115-A), plus la survie est importante ($R^2 = 0,31$) alors que plus les températures maximales (figure 115-B) augmentent, plus la survie diminue ($R^2 = 0,34$). Enfin, plus les températures moyennes et le VPD minimal sont élevés (figures 115-C/D), plus la hauteur des plantules augmente ($R^2 = 0,66$ et $R^2 = 0,91$).

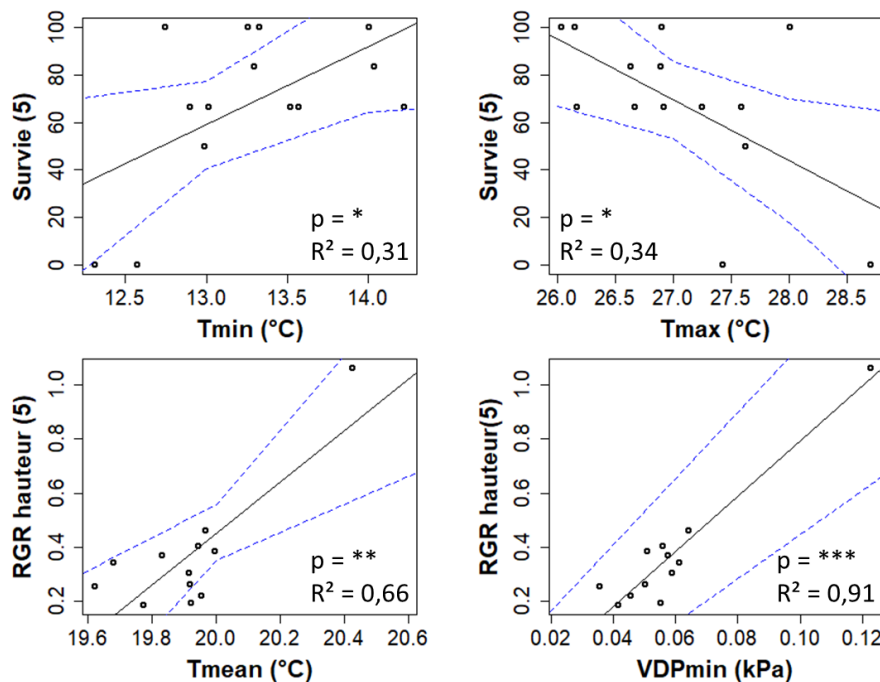


Figure 115 : Régressions linéaires entre la survie et les températures minimales (A) et maximales (B) et entre le RGR et les températures moyennes (C) et le VPD minimal (D)

Pour résumer : (a) Le pourcentage d'ouverture de la canopée a un effet négatif sur la survie des plantules assez marqué et a un effet plus faible sur la survie des plants ; (b) le pourcentage d'ouverture impacte la croissance des plants mais n'impacte que très faiblement la croissance des plantules ; (c) l'humidité du sol augmente relativement peu la croissance mais diminue fortement la survie ; (d) des températures minimales assez élevées ont été favorables pour la croissance des plants (2) et la survie des plantules (5) alors que l'augmentation des températures maximales impacte négativement ces mêmes phytomètres ; (e) une augmentation des températures moyennes et du VPD moyen a été favorable à la croissance des plantules Ciron ayant germé au laboratoire (5).

2.5. Discussion

2.5.1. *La régénération du hêtre dans la vallée du Ciron*

En premier lieu, nos résultats permettent de réfuter l'hypothèse selon laquelle le climat doux hivernal du sud-ouest ne permettrait pas la vernalisation nécessaire à la levée de dormance des faînes de hêtre. En effet, on peut voir que plus de 80 % des graines que nous avons retrouvées dans les bacs au printemps ont germé, et ce, quel que soit le type de canopée forestière. En effet, la période de germination s'est étendue de février à mai de façon homogène entre les milieux ouverts, pinèdes, mixtures et feuillus. D'après la bibliographie (Suszka, 1966), la dormance des faînes de hêtre est levée par refroidissement, grâce à une stratification à froid sur un milieu humide (donnant une teneur en humidité de la graine d'environ 55 %) à une température de 1 à 3 °C pendant 90 jours. Dans notre cas, entre la semence et les premières germinations observées (~150 jours), la moyenne des températures minimales était de 2,10 °C et la moyenne des températures moyennes journalières était de 7 °C. Ces températures, et au vu de l'humidité du sol des bacs en mai (de plus de 30 %), ont donc suffi à lever la dormance des faînes (figure 116).

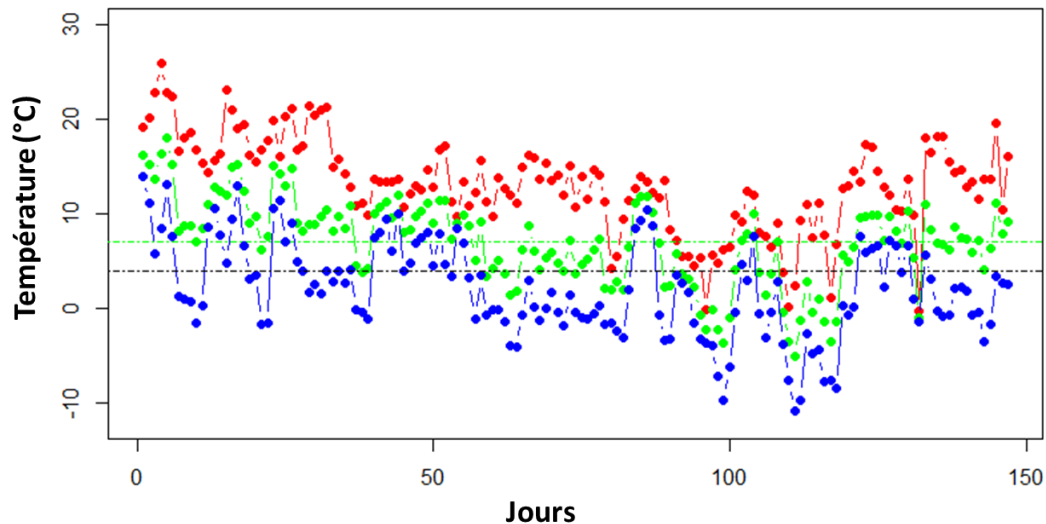


Figure 116 : Températures maximales (rouge), moyennes (vert), et minimales (bleu) entre le semis des graines et les premières germinations observées. Le trait noir en pointillé représente la valeur de température = 4 °C et en vert la moyenne des températures moyennes

Néanmoins, alors que nous n'avions pas prévu de le tester au départ, nous observons un fort effet de la prédation des graines de plus de 50 %, allant jusqu'à 80 % dans les modalités de pinèdes. Effectivement, nous avons retrouvé des graines sous canopée de pinède dans deux sites seulement. Chez le hêtre, plusieurs prédateurs de faînes et de plants ont été recensés (Packam et al. 2012) comme des mammifères (frugivores et herbivores), mais aussi des oiseaux et des insectes. Parmi les prédateurs de faînes, c'est l'écureuil (*Sciurus vulgaris* L.), très friand et charpateur, qui est la cause principale de la défaillance de régénération (Packam et al. 2012). Inféodé aux forêts de conifères, mixtes et feuillus, il est donc fortement probable qu'il soit le principal responsable de la forte prédation observée sur les sites expérimentaux, d'autant plus que plusieurs d'entre eux ont été observés pendant les mesures expérimentales. Néanmoins, le premier résultat intéressant est qu'une fois la barrière de la prédation passée, les différentes modalités de canopées ont permis la germination des graines. Dans les écosystèmes forestiers et notamment pour les espèces à longue durée de vie et soumis à des événements de *masting*, un épisode de forte production associée à des conditions climatiques favorables à la croissance des plantules peut s'avérer suffisant au maintien de l'espèce.

Le deuxième résultat intéressant de cette étude est le rôle facilitateur de la canopée sur les premiers stades de croissance et de survie des jeunes plants. En effet, on montre ici que quelle que soit la nature

du couvert forestier, la présence d'une canopée est nécessaire à la survie du hêtre au cours du temps, notamment pour les plantules de l'année. Au printemps, au début de la saison de végétation, la présence d'un couvert n'est pas primordiale pour la survie des plantules. Par contre, dès juin la présence d'une canopée favorise fortement la croissance et la survie, en particulier pour les plus jeunes stades de développement. Néanmoins, il est intéressant de noter que pour tous les types de canopée on observe une diminution de la survie des plantules au cours de la première année alors que la survie des grands plants est relativement homogène, de l'ordre de 100 % pour les différentes canopées forestières. De plus, la croissance des individus est la plus importante au début de la saison de végétation, principalement au printemps, et elle n'augmente que très faiblement en été jusqu'à la fin de la saison de végétation. Entre octobre 2017 et mai 2018, il existe une diminution significative de la survie des plantules qui pourrait être liée à la présence de gels tardifs, d'autant plus que le hêtre est une espèce très sensible à ces derniers (Kreyling et al. 2012) et que les plantules ne sont pas limitées par le stress hydrique ou par les fortes températures à cette période-là. Avec le changement climatique, une phénologie précoce, particulièrement en marge chaude de répartition, pourrait entraîner des dégâts plus fréquents liés au gel (Kreyling et al. 2012) et limiter d'autant plus la survie des plantules. Néanmoins, les résultats et l'observation sur le terrain des plants plus âgés (2) montrent que ces dégâts ne sont pas irréversibles, mais vont plutôt entraîner un ralentissement de la croissance. De plus, alors que l'augmentation de croissance est principalement observée en début de saison, la survie en est de même, surtout sur la deuxième saison de végétation. En effet, on n'observe pas une augmentation de la mortalité entre mai et juin 2018. Plusieurs hypothèses sont alors envisageables : (1) les plantules qui ont réussi à s'installer et à croître suffisamment en un an sont désormais moins sensibles aux conditions microclimatiques ; (2) la compétition intraspécifique liée à la présence de nombreux individus dans les bacs a entraîné l'élimination de certains individus, limitant pour le moment la compétition et donc la mortalité dans les bacs. Les hypothèses pourront être validées à la fin de l'expérimentation, lorsque les mesures de fin de saison de végétation auront eu lieu.

Sur les grands plants, alors que durant la première année de mesures on n'observe pas de différence en termes de croissance en diamètre, il existe néanmoins une relation entre le nombre de

ramifications produites et le type de canopée. Cette relation est notamment visible entre les plants sous pinèdes et les milieux ouverts. Même si cette relation n'est pas significative entre la pinède et les deux autres milieux forestiers, c'est en pinède que cette croissance est la plus importante, alors que sur la hauteur, ce sont les milieux mixtes et feuillus qui ont une meilleure croissance. On peut donc penser que cette forte croissance en hauteur dans les milieux les plus fermés est liée à un étiolement par manque de lumière alors que les plants sous pinède non contraints en termes de lumière vont allouer leur croissance en nombres de ramifications plus qu'en hauteur. Là aussi, cette hypothèse pourra être confirmée avec les mesures de biomasse en fin d'expérimentation et complétée par les mesures de diamètre qui pourraient selon l'hypothèse être plus importantes sous canopée de pins. Cette relation a déjà été observée par Collet et al. (2001) où la croissance en diamètre a augmenté chez les plantules de hêtre après l'ouverture du couvert. Alors que l'on n'observe pas de différences importantes en termes de croissance et de survie des grands plants selon le type de couvert végétal, il existe une forte corrélation pour les traits foliaires. Effectivement, plus la canopée est ouverte, plus le rapport C/N et LDMC augmente alors que le rapport Ch/F et la SLA diminuent. Premièrement, ce résultat démontre une forte plasticité du hêtre en réponse à l'ouverture du milieu. De même, Collet et al. (2001) ont montré que la morphologie des plantules était altérée par le degré d'ouverture résultant d'un changement d'allocation de biomasse avec la quantité de lumière reçue, et que les plantules avaient un fort potentiel d'acclimatation déterminé par une plasticité physiologique et morphologique. Alors que la canopée de pins ne semblait pas différente des autres en termes d'impact sur la croissance et la survie des plants, elle semble se rapprocher fortement des milieux ouverts du point de vue de son impact physiologique. En effet, plus la canopée est ouverte, plus les feuilles des plants sont petites et moins leur contenu en eau est important. De plus, plus l'ouverture de la canopée augmente, moins les feuilles contiennent du carbone et de la chlorophylle, mais plus elles contiennent d'azote et de flavonoïdes. Ces résultats suggèrent une situation de stress chez les plants sous canopées de pins et en milieu ouvert qui, afin de limiter les pertes en eau liées aux conditions hydriques stressantes, diminuent également la surface de leurs feuilles. De plus, le rapport Ch/F indique une situation de stress dans ces milieux-là du fait de la forte production de flavonoïdes liée à un fonctionnement du métabolisme secondaire. En conditions optimales la plante va faire de la

photosynthèse et donc favoriser son métabolisme primaire en synthétisant des protéines contenant de la chlorophylle, alors qu'elle va produire des flavonols lors d'une carence azotée liée à une plus faible photosynthèse en milieux stressants (plaquette Dualex). Les protéines étant riches en azote, ceci explique également le rapport C/N plus faible sous canopées mixtes et feuillues, lié aussi à une plus grande surface photosynthétique sous canopée fermée due au manque de lumière. Concernant la teneur en eau des feuilles, les résultats confirment une situation plus optimale sous mixtures et feuillus, avec une moins grande évaporation de l'eau des feuilles.

2.5.2. Effet de la canopée sur le micro-environnement

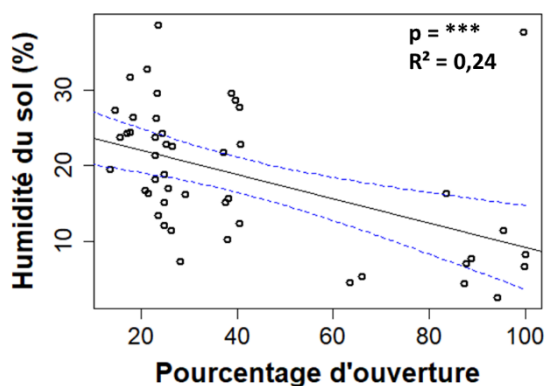
L'effet « type de canopée » se traduit avant tout pendant la saison de végétation par un gradient d'ouverture des peuplements lié aux différents types biologiques des essences forestières (sempervirent ou décidu). En effet, les canopées de pins sont significativement plus ouvertes que les canopées mixtes et feuillues au printemps et en été alors que cette différence n'est plus observée en hiver. On aurait néanmoins pu penser que l'effet allait s'inverser du fait de la perte des feuilles partielle dans la mixte et totale chez les feuillus en hiver. On peut donc penser que les feuillus ont un pouvoir structurant plus élevé que les pins, expliquant la similitude en termes d'ouverture entre les mixtes et les feuillus. L'absence de différences significatives d'ouverture en hiver entre les différents peuplements forestiers peut être expliquée par une différence de densité de pied d'arbres pour une surface donnée ou bien par une architecture différente liée à la hauteur des arbres, le nombre de ramifications ou bien l'angle des branches à la verticale (Drever et Lertzman, 2003). Bien évidemment la différence d'ouverture saisonnière pour les canopées mixtes et feuillues s'explique simplement par la chute des feuilles en automne.

Qui plus est, un autre effet important de la canopée sur le micro-environnement est observé sur l'humidité du sol entre les milieux ouverts et les milieux arborés. En effet, l'humidité du sol des bacs en milieu ouvert est significativement plus faible que sous couvert forestier, ce qui est probablement lié à un plus fort rayonnement solaire qui arrive au sol dans le milieu ouvert ainsi qu'une vitesse de vent plus forte en moyenne, entraînant une plus forte évaporation de l'eau du sol. Concernant les variables climatiques atmosphériques, notre étude ne met pas en évidence d'effet significatif des

types de canopée sur le déficit de pression de vapeur, mais un effet sur les températures minimales et maximales entre le milieu ouvert et les feuillus principalement pendant la saison de végétation. Cette faible significativité des variables climatiques peut être liée à la fenêtre climatique de sept mois qui gomme probablement les différences, mais aussi potentiellement aux échanges de masses d'air qui peuvent brasser les températures et l'humidité de l'air entre les différents milieux adjacents (Joly, 2014). L'absence d'effet fort lié à la fenêtre climatique étudiée est aussi appuyée par l'absence de différence observée entre les périodes de juin et octobre, où les périodes très extrêmes sont gommées par les périodes plus clémentes. L'absence de différence concernant les températures moyennes est également observée par Gaudio et al. (2017), qui s'explique par le fait que les températures moyennes diminuent la gamme de variation observée entre les températures minimales et maximales (Körner 2016).

2.5.3. Effet du micro-environnement généré par la canopée sur la régénération du hêtre à un an d'expérimentation (octobre 2017)

Lorsqu'on essaie de faire le lien entre le phytoclimat et la régénération du hêtre, notre étude suggère que l'ouverture du peuplement a un effet sur la survie et la croissance dépendant du stade de développement des individus. En effet, on montre ici que l'ouverture a un effet plus important sur la survie des plantules que sur celle des plants, alors que c'est sur la croissance des grands plants et non des plantules qu'elle va avoir le plus d'impact.



D'autre part, on montre ici l'importance de l'humidité du sol sur la survie des plantules qui est elle-même assez bien corrélée avec l'ouverture du milieu ($R^2 = 0,24$ et $p < 0,001$). Plus la canopée est ouverte plus l'humidité du sol est faible (figure 117) et plus la survie et la croissance diminuent.

Figure 117 : Régression linéaire entre l'humidité du sol en juin et le pourcentage d'ouverture de la canopée

Enfin, sur une période relativement chaude (juin 2017), on peut voir que les variables climatiques atmosphériques ont un effet majoritaire sur la croissance plus que sur la survie. Seule la survie des plantules Ciron (5) a été affectée positivement par l'augmentation des températures minimales et négativement par les températures maximales. C'est donc les extremums de température plus que la température elle-même qui a un effet négatif sur la survie, car des températures nocturnes élevées (T_{min}) sont favorables à la survie. Le résultat sur la croissance de ces mêmes plantules confirme cette hypothèse, car l'augmentation des températures moyennes est favorable à la croissance. Ce n'est donc pas la chaleur en tant que telle qui est défavorable, mais probablement davantage son effet sur l'évaporation de l'eau du sol et donc le stress hydrique. On voit aussi que l'augmentation du VDP minimal est favorable à la croissance des plantules, qui peut être lié au fait que lorsque le VPD est trop bas les plantes ouvrent complètement leurs stomates, empêchant une transpiration optimale et donc une assimilation de minéraux importants comme le calcium. Une augmentation du VPD minimal entraîne donc un métabolisme optimal favorable à la croissance des plantules. Sur les plantules plus jeunes issues de la germination en bac, aucun effet des variables climatiques n'est observé aussi bien sur la croissance que sur la survie, alors qu'un effet est observé sur la croissance des plus vieux individus. En effet, comme pour les plantules, les températures minimales élevées permettent une meilleure croissance alors que des températures maximales élevées la diminuent, tout comme le VPD maximal. Ce résultat semble logique, car plus le VPD maximal est élevé, plus l'air est chaud et sec et les plantes referment leurs stomates pour limiter la transpiration, ce qui ralentit alors leur croissance.

Au vu de l'ensemble de ces résultats, certains points semblent tout de même à discuter. Effectivement, on note dans l'ensemble un effet de l'humidité du sol sur les paramètres de croissance qui n'est pas différent selon le type de canopée forestière. Néanmoins il est important de rappeler que nous avons utilisé un sol standard pour l'ensemble de l'expérimentation et que des mesures d'humidité à l'intérieur des bacs montrent que les bacs ont un pourcentage d'humidité (sur les cinq premiers centimètres) plus de deux fois supérieur au sol situé à l'extérieur des bacs (figure 118). Cependant, cette différence reste la même selon le type de canopée.

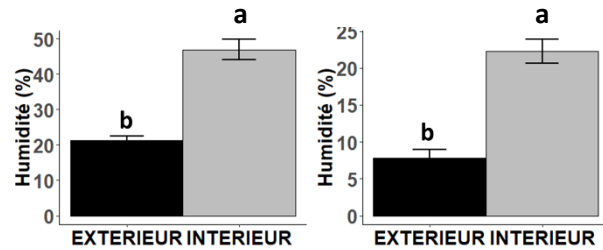


Figure 118 : Pourcentage d'humidité du sol à l'intérieur et à l'extérieur des bacs en mai et en juin 2018

Ce point est intéressant d'un point de vue pratique, car le protocole de conception des bacs avait été élaboré de sorte à garder l'humidité vu la faible profondeur de substrat. De plus, comme l'étude montre un effet de l'humidité du sol sur la survie, la plus faible humidité réelle sur les sites pourrait ainsi modifier un peu les résultats et les pourcentages de survie et de croissance. Néanmoins, en situation réelle, les racines peuvent explorer et puiser l'eau plus en profondeur. Mais attention, car même si les conditions sont plus favorables sous canopées de feuillus, la germination sous canopées trop denses n'est pas conseillée, car l'humidité du sol peut être plus faible du fait de la densité racinaire. Pour finir, on peut voir sur les résultats que certains individus en milieux ouverts ont une croissance très importante voire supérieure à des individus sous couvert forestier. En réalité plusieurs sites de milieux ouverts ont été envahis par la végétation herbacée (ronces et orties principalement) et ont permis une croissance importante des plants et plantules de hêtre. Cette observation met en avant le rôle très important et potentiellement facilitateur que peuvent jouer les strates herbacées sur la survie et la croissance du hêtre, même en l'absence d'un couvert forestier. Même si la canopée forestière n'est pas primordiale pour la germination du hêtre, la présence d'un couvert, qu'il soit arboré, arbustif ou herbacé, permet la survie et une meilleure croissance de l'espèce, si on fait abstraction de toute compétition racinaire.

Du point de vue de la conservation et de la distribution de l'espèce, cette étude met en avant une potentialité de régénération de l'espèce plus importante que la présence actuelle. Les conditions de la vallée du Ciron (hors situation particulièrement favorable dans les gorges) sont propices au développement du hêtre (germination, croissance et survie). Les actions de renforcement de la population peuvent ainsi être développées sous différentes conditions dès qu'un couvert forestier, quel qu'il soit, est présent. La germination de feuillus sous conifères est une méthode économique et

efficace pour convertir les pinèdes pures en mixtures si le sous-bois n'est pas trop dense (Ammer et al. 2002). Les canopées mixtes et feuillues, mêmes sans présence de hêtre sur les sites, sont particulièrement favorables au développement des jeunes individus et la dernière campagne de mesures permettra d'aller confirmer ce dernier point.

SYNTHESE ET DISCUSSION GÉNÉRALE

Ce travail nous a permis d'approfondir les recherches existantes sur la dynamique de distribution et de maintien du hêtre et de son cortège floristique en limite d'aire de distribution. Grâce à une combinaison d'approches spatiales et biologiques, nous avons pu :

- (1) proposer une nomenclature générale sur les aires de distribution,
- (2) délimiter plus distinctement les limites géographiques réelles de distribution du hêtre en France,
- (3) approfondir les connaissances sur les différents cortèges floristiques associés à l'espèce et voir selon quels facteurs ils se distinguent,
- (4) comprendre le fonctionnement des populations isolées de hêtre en périphérie de l'aire de distribution en termes de composition floristique et fonctionnement écologique,
- (5) comprendre le rôle des facteurs locaux pour le maintien de la population de la vallée du Ciron,
- (6) comprendre le rôle du climat général et local sur la régénération du hêtre en limite de répartition,
- (7) approfondir les connaissances sur le rôle du voisinage (canopée et litière) sur la persistance du hêtre en marge de répartition.

En effet, dans le premier chapitre, nous avons mis en avant un manque de précision sur le terme très souvent utilisé de « marge » d'aire de répartition d'une espèce. Nous proposons donc une nomenclature pour distinguer différentes parties dans l'aire de distribution en fonction de l'isolement et de la densité des populations. De ce fait, nous proposons pour rappel les termes de cœur de l'aire de distribution, marge de l'aire de distribution (marge interne + marge externe), périphérie de l'aire de distribution et extérieur de l'aire de distribution délimitée par une limite absolue, où l'espèce n'est plus retrouvée dans l'espace géographique. À partir de cette zonation, nous avons décidé de construire et de proposer une méthode de cartographie d'aire de distribution basée sur les données réelles de présence du hêtre avec les données de l'inventaire forestier national. L'utilité de cette carte est ainsi de pouvoir analyser plus finement les zones n'appartenant pas au cœur de l'aire de

distribution et de pouvoir connaître et comprendre la distribution des fragments des populations de hêtre n'appartenant pas au cœur. Par cette méthode, nous avons pu confirmer les limites sud-est et sud-ouest d'aire de distribution de hêtre en France décrites dans la bibliographie. Dans ces zones périphériques, il est intéressant de noter que le hêtre n'est pas remplacé par une autre espèce feuillue mais principalement par du vignoble et des forêts de conifères si l'on exclut le tissu urbain assez abondant dans ces zones. Outre les conditions climatiques extrêmes de la région méditerranéenne qui créent une délimitation très nette de la marge sud-est, cette observation met déjà assez bien en avant le potentiel rôle de l'activité humaine sur la fragmentation de l'aire de distribution et sur la raréfaction du hêtre dans la région. En effet, l'absence de hêtre dans la marge sud-ouest n'est pas très nette et il est assez difficile de tracer clairement la limite du cœur de l'aire de distribution. Étant donné la présence ponctuelle de populations isolées, il n'est pas absurde de se demander si l'activité anthropique et notamment la sylviculture intensive du pin n'accroissent pas l'effet du climat et donc la raréfaction du hêtre.

À l'échelle biogéographique, nous pouvons voir que les hêtraies d'altitude sont généralement plus riches que les hêtraies de plaine et que le hêtre peut structurer des sous-bois très divers en relation avec les variables climatiques globales et édaphiques. En effet, l'altitude structure en premier lieu les communautés du sous-bois par des conditions extrêmes liées aux faibles températures. Ensuite, c'est le déficit hydrique estival qui tend à expliquer les variations dans les cortèges floristiques puis les conditions édaphiques. Dans le chapitre 2, on met en avant une originalité floristique, des cortèges de limites d'aire de distribution, car ce sont les relevés des peuplements à hêtre du sud-est et du sud-est qui sont les plus originaux. Dans le sud-est, le hêtre est présent dans les massifs montagneux préalpins et l'originalité du cortège est expliquée par la combinaison de l'altitude et de la sécheresse. L'absence du hêtre en plaine méditerranéenne est donc bien liée à une marginalité écologique. Néanmoins, dans le sud-ouest, alors que le climat général pourrait expliquer une situation de marginalité écologique liée aux conditions climatiques globales, il semble y avoir un découplage entre la flore présente et le climat régional. Dans la vallée du Ciron, le cortège floristique est très particulier, suggérant là encore une forte marginalité floristique. Dans cette situation refuge assez particulière pour la région, on

observe une originalité floristique. Cette originalité est expliquée par la présence simultanée d'espèces thermophiles caractéristiques de milieux chauds et secs et d'espèces de milieux plus frais et ombragés du nord de la France. Au vu du caractère relictuel de la population du Ciron, on peut se demander si ce cortège végétal unique dans la région n'est pas en partie dû à la persistance du hêtre depuis des millénaires. Si l'on prend les cartes de recolonisation du hêtre après le dernier maximum glaciaire (Magri et al. 2006), on peut voir des populations sources à partir desquelles le hêtre a pu recoloniser le territoire (figure 119).

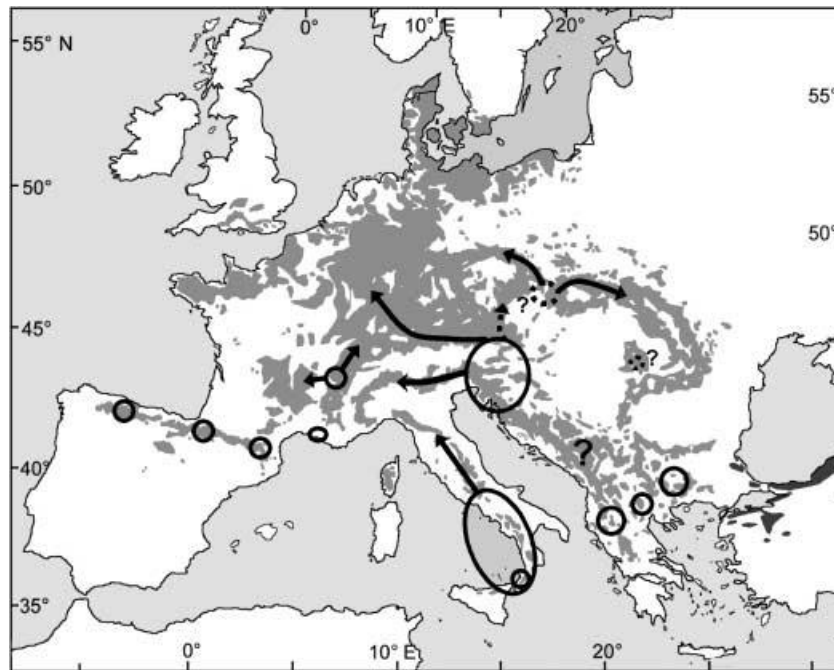


Figure 119 : Emplacement provisoire des zones de refuge pour *Fagus sylvatica* au cours du dernier maximum glaciaire et principales voies de colonisation au cours de la période postglaciaire selon Magri et al. (2006)

Venant majoritairement de massifs montagneux, il n'est donc pas impossible que les communautés associées se soient déplacées en même temps que l'espèce cible et structurante qu'est le hêtre. Malgré l'évolution du climat, la persistance du hêtre a pu permettre la persistance de ces cortèges qui ont ensuite été complétés ou modifiés par la présence de nouvelles espèces plus adaptées au climat actuel. Ce résultat peut être appuyé par l'étude de la structure et de la diversité génétique de la population de la vallée du Ciron, qui révèle qu'elle se compose de deux clusters génétiques avec différents niveaux de diversité qui peut s'expliquer par la présence d'une population locale ancienne qui a été successivement colonisée par des génotypes d'immigrés (Ouayjan 2017). De plus, si l'on prend en

compte la composition floristique des communautés en sous-bois du hêtre dans la vallée du Ciron, on se rend compte de par leurs exigences écologiques que le site n'est pas en situation de marginalité écologique, ce qui en confirme l'étude de McLaughlin et al. (2017), qui explique que les micro-refuges tels que les refuges hydrologiques peuvent abriter des assemblages d'espèces singuliers dans un climat régional relativement sec. C'est l'étude microclimatique de la vallée du Ciron qui vient appuyer ce résultat.

En effet, on montre dans le chapitre 3 que la vallée du Ciron offre des conditions particulièrement favorables à la présence du hêtre. Premièrement, de façon assez inattendue, c'est le secteur géomorphologique qui entraîne les plus fortes différences microclimatiques de la vallée, en augmentant les températures minimales et en tamponnant les températures. Étant donné que la vernalisation a été accomplie dans l'ensemble de la vallée dans l'expérimentation en mésocosmes (chapitre 5), on peut penser que la partie amont ou « secteur graves » est favorable à la présence du hêtre en limitant de façon importante les gels tardifs. La faible présence du hêtre dans cette zone pourrait être en partie expliquée par la forte surface de vignobles dans le secteur. De plus, la situation de canyon retrouvée dans la partie « gorges » limite les fortes températures et le VPD. Ce secteur est bien tamponné, il est plus frais et plus humide, conditions qu'affectionne particulièrement l'espèce. Là encore, la thèse complémentaire d'Adib Ouayjan (2017) sur la population de la vallée du Ciron vient appuyer ce résultat, car elle révèle via l'étude sur les cernes annuels et la modélisation basée sur les projections climatiques, que la croissance du hêtre a été relativement peu affectée par des conditions climatiques de plus en plus sèches au cours du temps. Les analyses à des échelles fines, y compris les isotopes, ont montré une grande hétérogénéité de performance entre les arbres en termes de croissance et d'efficacité d'utilisation de l'eau. Pour l'auteur, cela est en partie expliqué par la topographie locale de la vallée refuge, et pourrait également être influencé, dans une faible mesure, par le génotype des arbres (Ouayjan 2017).

Néanmoins, hormis ces conditions particulièrement favorables à la présence du hêtre, on peut voir que la germination et la croissance du hêtre sont possibles en situation de plateau à partir du moment où il y a un couvert forestier. En effet, on a pu montrer dans le dernier chapitre l'importance

de la canopée et de son rôle facilitateur sur la survie et la croissance des plus jeunes stades de développement du hêtre. Ce résultat important met en avant le rôle essentiel des interactions biotiques comme la facilitation par la canopée dans la persistance du hêtre en marge arrière de répartition, tout comme suggéré par Hampe et Petit (2005). Dans la région, le développement intensif du pin maritime défavorise fortement la présence du hêtre dans des sites où le hêtre pourrait potentiellement persister. Les milieux mixtes et feuillus restent néanmoins les plus favorables à son développement et à sa croissance au vu des résultats sur les caractéristiques du feuillage. Les événements climatiques extrêmes sont défavorables au maintien du hêtre, néanmoins on a pu voir dans le quatrième chapitre que l'arrêt de la germination n'était pas irréversible. Le voisinage local tel que la compétition par interférence (allélopathie) peut lui aussi moduler l'effet du climat, ce qui met en avant ici encore le rôle important que peuvent jouer les interactions biotiques dans le maintien des espèces. Dans notre étude, c'est le lierre qui a l'effet le plus négatif. Cependant, étant une espèce sempervirente, même si son abondance peut être importante sur certains sites, l'effet allélopathique de sa litière reste probablement assez limité.

Pour conclure, cette thèse soulève le rôle bénéfique du climat local dans la distribution et la persistance du hêtre et de ses communautés en marge de répartition. Il apparaît très clairement que le climat local peut compenser le climat général et permettre le maintien des espèces. Dans la problématique des micro-refuges ou refuges climatiques, certains auteurs ont souligné l'importance probable des facteurs stationnels tels que les interactions biotiques, l'histoire du peuplement, les conditions édaphiques ou le microclimat (eg Hampe et Petit 2005, Ruiz-Labourette et al. 2011, Arshcroft et Gollan 2013, McLaughlin et al. 2017...). La présente thèse confirme le rôle des facteurs locaux tels que la topographie, la canopée forestière ou la structure du paysage dans l'atténuation de l'effet du climat régional ou global en marge de répartition. Ce résultat est très intéressant car on a pu voir précédemment les différences de prédictions des variations des aires de distribution face aux changements globaux en fonction des variables utilisées dans la construction des différents modèles (E Silva 2012, Cheaib et al. 2012). Il apparaît très clairement ici la nécessité de prendre en compte

les facteurs locaux dans la construction des modèles pour une meilleure prédiction des distributions des aires de distribution, qu'elles soient potentielles, actuelles ou futures.

De plus, hors conditions microclimatiques très particulières que l'on retrouve dans le secteur des gorges calcaires de la vallée du Ciron, on peut voir que la régénération du hêtre (vernalisation + germination + survie + croissance) est un succès. Ceci suggère une forte potentialité de présence de l'espèce dans la marge sud-ouest. L'absence du hêtre dans la région n'est donc pas forcément qu'une question de climat, mais probablement aussi une question anthropique liée à la très forte emprise humaine (vignobles et sylviculture du pin maritime) dans la région, aussi mis en avant par E Silva et al. (2012). La vallée du Ciron, de par ses conditions stationnelles très particulières, est un refuge aussi bien climatique qu'anthropique du fait de son inaccessibilité. L'isolement de la population couplée à la forte emprise humaine dans la région peut expliquer sa régression dans la vallée, mais également des autres populations isolées, du fait de filtres écologiques comme la présence de barrières de dispersion, entraînant une diminution de la viabilité, et donc une situation de marginalité géographique comme indiqué par Abeli et al. (2014).

D'un point de vue purement climatique, ce dernier point est très important pour les aspects de gestion et de conservation du peuplement de la vallée du Ciron menée par le Syndicat mixte d'aménagement du bassin versant du Ciron, et un espoir pour le maintien de cette merveilleuse et passionnante population relictuelle.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abeli, T., Gentili, R., Mondoni, A., Orsenigo, S. & Rossi, G. Effects of marginality on plant population performance. *Journal of Biogeography* **41**, 239–249 (2014).
- An, M., Johnson, I. R. & Lovett, J. V. Mathematical modelling of residue allelopathy: the effects of intrinsic and extrinsic factors. *Plant and Soil* **246**, 11–22 (2002).
- Anderson, B. *et al.* Dynamics of range margins for metapopulations under climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **276**, 1415–1420 (2009).
- Angert, A. L. & Schemske, D. W. The evolution of species' distributions: reciprocal transplants across the elevation ranges of *Mumulus cardinalis* and *Mumulus lewisii*. *Evolution* **59**, 1671–1684 (2005).
- Ashcroft, M. B. & Gollan, J. R. Moisture, thermal inertia, and the spatial distributions of near-surface soil and air temperatures: Understanding factors that promote microrefugia. *Agricultural and Forest Meteorology* **176**, 77–89 (2013).
- Becker, M., Dubois, F.-X., Le Tacon, F. Types de station, fructification et installation des semis de hêtre sur les plateaux calcaires du Nord-Est (Forêt de Haye, Meurthe-Et-Moselle). Interaction avec le travail du sol et l'élimination de la végétation concurrente. *Rev. For. Fr.* 29 pp. 363–374. (1977).
- Benavides, R. *et al.* Survival vs. growth trade-off in early recruitment challenges global warming impacts on Mediterranean mountain trees. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **17**, 369–378 (2015).
- Bertin, C., Yang, X., Weston, L.-A. The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere. *Plant and Soil*. 256, pp. 67–83 (2003).
- Bertrand R., Lenoir J., Piedallu C., Riofrio-Dillon G., de Ruffray P., Vidal C., Pierrat J-C., Gegout J-C. Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature*, 479, 517–520. (2012).
- Blanco, J. A. The representation of allelopathy in ecosystem-level forest models. *Ecological Modelling* **209**, 65–77 (2007).
- Bolte, A. *et al.* Desiccation and Mortality Dynamics in Seedlings of Different European Beech (*Fagus sylvatica* L.) Populations under Extreme Drought Conditions. *Frontiers in Plant Science* **7**, (2016).
- Bonanomi, G., Sicurezza, M. G., Caporaso, S., Esposito, A. & Mazzoleni, S. Phytotoxicity dynamics of decaying plant materials. *New Phytologist* **169**, 571–578 (2006).
- Bruno, J. F., Stachowicz, J. J. & Bertness, M. D. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution* **18**, 119–125 (2003).
- Caquet, B. *et al.* Hydraulic properties of naturally regenerated beech saplings respond to canopy opening. *Tree Physiology* **29**, 1395–1405 (2009).
- Caudullo, G., Welk, E. & San-Miguel-Ayanz, J. Chorological maps for the main European woody species. *Data in Brief* **12**, 662–666 (2017).
- Chardon, N. I., Cornwell, W. K., Flint, L. E., Flint, A. L. & Ackerly, D. D. Topographic, latitudinal and climatic distribution of *Pinus coulteri*: geographic range limits are not at the edge of the climate envelope. *Ecography* **38**, 590–601 (2015).
- Chebib, A. *et al.* Climate change impacts on tree ranges: model intercomparison facilitates understanding and quantification of uncertainty: Understanding and quantification of uncertainties of climate change impacts on tree range. *Ecology Letters* **15**, 533–544 (2012).

- Chen I-C., K. Hill J., Ohlemüller R., B. Roy D., D. Thomas C. Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science* 333, 1024. (2011)
- Chen, J. *et al.* Microclimatic Forest Ecosystem and Landscape Ecology. 10 (1999).
- Clark, J. S. *et al.* Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany* **86**, 1–16 (1999).
- Collet, C., Lanter, O. & Pardos, M. Effects of canopy opening on height and diameter growth in naturally regenerated beech seedlings. *Annals of Forest Science* **58**, 127–134 (2001).
- Collet, C., Lanter, O. & Pardos, M. Effects of canopy opening on the morphology and anatomy of naturally regenerated beech seedlings. *Trees* **16**, 291–298 (2002).
- Comps, B., Letouzey, J., & Timbal, J. Essai de synthèse phytosociologique sur les hêtraies collinéennes calcicoles du domaine atlantique français. *Doc. Phytosociol., NS (Lille)*, 5, 177–191. (1980).
- Comps, B. Essai de synthèse phytosociologique sur les hêtraies collinéennes du domaine atlantique français. *Documents Phytosociologiques, NS*, 5, 409–443. (1980).
- Fréjaville, T., & Benito Garzón, M. The EuMedClim Database: Yearly Climate Data (1901–2014) of 1 km Resolution Grids for Europe and the Mediterranean Basin. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6, 31. (2018).
- Harris, I., Jones, P. D., Osborn, T. J., and Lister, D. H. Updated high-resolution grids of monthly climatic observations – the CRU TS3.10 Dataset. *Int. J. Climatol.* 34, 623–642 (2014).
- De Parcevaux, S., & Huber, L. *Bioclimatologie: Concepts et applications*. Editions Quae. (2007).
- Da Lage, A. et Métaillé, G. Dictionnaire de Biogéographie végétale. (2000)
- Lacoste, A., & Salanon, R. *Éléments de biogéographie et d'écologie—Une compréhension de la biosphère par l'analyse des composantes majeures des écosystèmes*. Nathan, Paris. (1999).
- Guyot, G. *Climatologie de l'environnement*. (1999).
- Corcket E., Catalogue des types de stations forestières du Diois et Baronnies Dromoises. (2000).
- Coristine, L. E. & Kerr, J. T. Temperature-related geographical shifts among passerines: contrasting processes along poleward and equatorward range margins. *Ecology and Evolution* **5**, 5162–5176 (2015).
- Dassot, M. & Collet, C. Manipulating seed availability, plant competition and litter accumulation by soil preparation and canopy opening to ensure regeneration success in temperate low-mountain forest stands. *European Journal of Forest Research* **134**, 247–259 (2015).
- de Lafontaine, G., Amasifuen Guerra, C. A., Ducouso, A. & Petit, R. J. Cryptic no more: soil macrofossils uncover Pleistocene forest microrefugia within a periglacial desert. *New Phytologist* **204**, 715–729 (2014).
- Dobrowski, S. Z. A climatic basis for microrefugia: the influence of terrain on climate: A CLIMATIC BASIS FOR MICROREFUGIA. *Global Change Biology* **17**, 1022–1035 (2011).
- Drever, C. R. & Lertzman, K. P. Effects of a wide gradient of retained tree structure on understory light in coastal Douglas-fir forests. *Canadian Journal of Forest Research* **33**, 137–146 (2003).
- Dufour-Tremblay, G., De Vriendt, L., Levesque, E. & Boudreau, S. The importance of ecological constraints on the control of multi-species treeline dynamics in eastern Nunavik, Quebec. *American Journal of Botany* **99**, 1638–1646 (2012).
- Dukes J.S. Responses of Invasive Species to a Changing Climate and Atmosphere. Book :Fifty Years of Invasion Ecology: The Legacy of Charles Elton, Pages 345–357. (2011)

- Durin L., Gehu J.-M., Noirfalise A., Sougnez N. Les hêtraies Atlantiques et leur essaim Climatique dans le nord-ouest et ouest de la France. *Bulletin de la société de botanique du nord de la France* (1968).
- E Silva, D. Ecologie du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) en marge sud-ouest de son aire de distribution. (Nancy 1, 2010).
- E Silva, D., Badeau, V., Legay, M., Corcket, E. & Dupouey, J.-L. Tracking human impact on current tree species distribution using plant communities. *Journal of Vegetation Science* **23**, 313–324 (2012).
- E Silva, D., Rezende Mazzella, P., Legay, M., Corcket, E. & Dupouey, J. L. Does natural regeneration determine the limit of European beech distribution under climatic stress? *Forest Ecology and Management* **266**, 263–272 (2012).
- Fotelli, M. N. *et al.* Seasonal and interannual ecophysiological responses of beech (*Fagus sylvatica*) at its south-eastern distribution limit in Europe. *Forest Ecology and Management* **257**, 1157–1164 (2009).
- Fotelli, M. N., Rienks, M., Rennenberg, H. & Geßler, A. Climate and forest management affect 15 N-uptake, N balance and biomass of European beech seedlings. *Trees - Structure and Function* **18**, 157–166 (2004).
- Fotelli, M. N., Rudolph, P., Rennenberg, H. & Geßler, A. Irradiance and temperature affect the competitive interference of blackberry on the physiology of European beech seedlings. *New Phytologist* **165**, 453–462 (2004).
- Gallet, C. & Pellissier, F. Phenolic compounds in natural solutions of a coniferous forest. *Journal of Chemical Ecology* **23**, 2401–2412 (1997).
- Gaston, K. J. Geographic range limits: achieving synthesis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **276**, 1395–1406 (2009).
- Gaudio, N., Gendre, X., Saudreau, M., Seigner, V. & Balandier, P. Impact of tree canopy on thermal and radiative microclimates in a mixed temperate forest: A new statistical method to analyse hourly temporal dynamics. *Agricultural and Forest Meteorology* **237–238**, 71–79 (2017).
- Gaudnik C., Corcket E., Clement B., E.L. Delmas C., Gombert-Courvoisier S., Muller S., J. Stevens C., Alard D. Detecting the footprint of changing atmospheric nitrogen deposition loads on acid grasslands in the context of climate change. *Global Change Biology* **17**, 3351–3365 (2011).
- Geiger R., Aron RH., Todhunter P. The climate near the ground. Rowman & Littlefield, Lanham, 584pp, (2003).
- Gendreau, E., Corbineau, F. & others. Physiological aspects of seed dormancy in woody ornamental plants. *Propagation of Ornamental Plants* **9**, 151–158 (2009).
- Geßler, A. *et al.* Potential risks for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate. *Trees* **21**, 1–11 (2006).
- Godsoe, W., Jankowski, J., Holt, R. D. & Gravel, D. Integrating Biogeography with Contemporary Niche Theory. *Trends in Ecology & Evolution* **32**, 488–499 (2017).
- Gottfried, M. *et al.* Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature Climate Change* **2**, 111–115 (2012).
- Grabherr G., Gottfried M., Pauli H. (1994) Climate effects on mountain plants. *Nature* **369**:448. (1994)
- GUINBERTEAU, J. Contribution à la connaissance de la mycoflore de la hêtraie relique du Ciron, sous climat landais. *Bull. mycol. bot. Dauphiné-Savoie* **203**, 23–38 (2011).
- Guinochet M. Logique et dynamique du peuplement vegetal: phytogéographie, phytosociologie, biosystématique, applications agronomiques. Ed. Masson: Collection evolution des sciences7. 143 pp. (1955).

- Halbritter, A. H., Billeter, R., Edwards, P. J. & Alexander, J. M. Local adaptation at range edges: comparing elevation and latitudinal gradients. *Journal of Evolutionary Biology* **28**, 1849–1860 (2015).
- Hampe, A. & Jump, A. S. Climate Relicts: Past, Present, Future. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **42**, 313–333 (2011).
- Hampe, A. & Petit, R. J. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters: Rear edges and climate change. *Ecology Letters* **8**, 461–467 (2005).
- Hampe, A., Rodríguez-Sánchez, F., Dobrowski, S., Hu, F. S. & Gavin, D. G. Climate refugia: from the Last Glacial Maximum to the twenty-first century. *New Phytologist* **197**, 16–18 (2013).
- Hansen, A. J. *et al.* Global change in forests: responses of species, communities, and biomes interactions between climate change and land use are projected to cause large shifts in biodiversity. *BioScience* **51**, 765–779 (2001).
- Huang, Z., Liao, L., Wang, S., Cao, G. Allelopathy of phenolics from decomposing stump-roots in replant Chinese fir woodland. *Journal of Chemical Ecology*. **26**(9), pp. 2211–2219 (2000).
- Institut national de l'information géographique et forestière, Memento 2017, pp.17 (2017).
- Jabiou, N., Brethes, A., Ponge, J.-F., Tourtain, F., Brun, J.-J. L'humus sous toutes ses formes, deuxième édition. ENGREF, pp.68 (2007).
- Jarčuška, B. Growth, survival, density, biomass partitioning and morphological adaptations of natural regeneration in *Fagus sylvatica*. A review. *Dendrobiology* **61**, 3–11 (2009).
- Jarčuška, B., Kucbel, S., Jaloviar, P. & others. Comparison of output results from two programmes for hemispherical image analysis: Gap Light Analyser and WinScanopy. *J. For. Sci* **56**, 147–153 (2010).
- Joly, D. Etude comparative de la température en forêt et en espace ouvert dans le parc naturel régional du Haut-Jura. *Climatologie* (2014).
- Jump, A. S. & Penuelas, J. Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters* **8**, 1010–1020 (2005).
- Jump, A. S., Hunt, J. M. & Peñuelas, J. Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biology* **12**, 2163–2174 (2006).
- Jump, A. S., Mátyás, C. & Peñuelas, J. The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. *Trends in Ecology & Evolution* **24**, 694–701 (2009).
- Keppel, G. *et al.* Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change: Identifying and understanding refugia. *Global Ecology and Biogeography* **21**, 393–404 (2012).
- Klein EK., Bontemps A., Oddou-Muratorio S. Seed dispersal kernels estimated from genotypes of established seedlings: does density-dependent mortality matter? *Methods Ecol Evol* **4**:1059–1069. (2013).
- Körner, C. *et al.* Where, why and how? Explaining the low-temperature range limits of temperate tree species. *Journal of Ecology* **104**, 1076–1088 (2016).
- Kreyling, J. *et al.* Late frost sensitivity of juvenile *Fagus sylvatica* L. differs between southern Germany and Bulgaria and depends on preceding air temperature. *European Journal of Forest Research* **131**, 717–725 (2012).
- Ladwig, L. M., Meiners, S. J., Pisula, N. L. & Lang, K. A. Conditional allelopathic potential of temperate lianas. *Plant Ecology* **213**, 1927–1935 (2012).
- le ROUX, P. C. & McGEACH, M. A. Rapid range expansion and community reorganization in response to warming. *Global Change Biology* **14**, 2950–2962 (2008).

- Le Tacon, F. & Malphettes, C. B. Germination et comportement de semis de hêtre sur six stations de la Forêt Domaniale de Villers-Cotterêts (Aisne). (1974).
- Lebourgeois, F., Bréda, N., Ulrich, E. & Granier, A. Climate-tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Trees* **19**, 385–401 (2005).
- Lee-Yaw, J. A., Fracassetti, M. & Willi, Y. Environmental marginality and geographic range limits: a case study with *Arabidopsis lyrata* ssp. *lyrata*. *Ecography* **41**, 622–634 (2018).
- Lenzion, J. & Leuschner, C. Growth of European beech (*Fagus sylvatica* L.) saplings is limited by elevated atmospheric vapour pressure deficits. *Forest Ecology and Management* **256**, 648–655 (2008).
- Lenoir, J., Gegout, J. C., Marquet, P. A., de Ruffray, P. & Brisse, H. A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. *Science* **320**, 1768–1771 (2008).
- Li, Z.-H., Wang, Q., Ruan, X., Pan, C.-D. & Jiang, D.-A. Phenolics and Plant Allelopathy. *Molecules* **15**, 8933–8952 (2010).
- Magri, D. *et al.* A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist* **171**, 199–221 (2006).
- McLaughlin, B. C. *et al.* Hydrologic refugia, plants, and climate change. *Global Change Biology* (2017).
- Muller S., Contribution à la synsystème des hêtraies d'Europe occidentale et centrale. *Thèse* (1978).
- Ouayjan, A. Dendroécologie et génétique d'une population de hêtre (*Fagus sylvatica*) en marge chaude de l'aire de répartition de l'espèce. 183 (2018).
- Ozenda P. Végétation du continent européen Delachaux et Niestlé (1994)
- Ozenda, P. La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen, Masson, (1985).
- Packham, J. R., Thomas, P. A., Atkinson, M. D. & Degen, T. Biological Flora of the British Isles: *Fagus sylvatica*. *Journal of Ecology* **100**, 1557–1608 (2012).
- Peet Robert K., Christensen Norman L., Competition and tree death. *Bioscience*, Vol. 37, 586–595 (1987)
- Piedallu, C., Perez, V., Gégout, J.-C., Lebourgeois, F. & Bertrand, R. Impact potentiel du changement climatique sur la distribution de l'Épicéa, du Sapin, du Hêtre et du Chêne sessile en France. *Revue forestière française* **61**, 567–593 (2009).
- Plaquette Dualex Scientific+TM -Poplyphénol et chlorophylle-mètre (2013).
- Rambo, T. R. & North, M. P. Spatial and temporal variability of canopy microclimate in a Sierra Nevada riparian forest. *Northwest Science* **82**, 259–268 (2008).
- Rameau, J.C., Mansion, D. & Dumé, G. Flore forestière française - guide écologique illustré - tome 1 : plaines et collines. *Institut pour le Développement Forestier*, Paris, FR. (1989).
- Reigosa, M. J. & González, L. Forest ecosystems and allelopathy. in *Allelopathy* 451–463 (Springer, 2006).
- Renaud, V., Innes, J. L., Dobbertin, M. & Rebetez, M. Comparison between open-site and below-canopy climatic conditions in Switzerland for different types of forests over 10 years (1998–2007). *Theoretical and Applied Climatology* **105**, 119–127 (2011).
- Renwick, K. M., Rocca, M. E. & Stohlgren, T. J. Biotic disturbance facilitates range shift at the trailing but not the leading edge of lodgepole pine's altitudinal distribution. *Journal of Vegetation Science* **27**, 780–788 (2016).

Roisin P. Le domaine phytogéographique atlantique d'Europe. Les presses agronomiques de Gembloux, A.S.B.L. Editions J. DUCULOT (1969)

Rol R. Flore des arbres, arbustes et arbrisseaux – 1. Plaines et collines. La maison Rustique, Paris, 95 p., (1962).

Ruiz-Labourdette D., Martinez F., Martiin-Lopez B., Montes C. & Pineda F.D Equilibrium of vegetation and climate at the European rear edge. A reference for climate change planning in mountainous Mediterranean regions. *International Journal of Biometeorology*, 55, 285–301 (2011).

Saccone, P., Delzon, S., Brun, J.-J. & Michalet, R. The role of biotic interactions in altering tree seedling responses to an extreme climatic event. *Journal of Vegetation Science* 20, 403–414 (2009).

SAVOIE, J.-M., Une chenaie-hêtraie d'aquitaine. La forêt de Laveyron (Landes) : Facteurs stationnels, phénologie, régénération du hêtre. Thèse de doctorat (1982).

Seabrook, L. *et al.* Determining range edges: habitat quality, climate or climate extremes? *Diversity and Distributions* 20, 95–106 (2014).

Sexton, J. P., McIntyre, P. J., Angert, A. L. & Rice, K. J. Evolution and Ecology of Species Range Limits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40, 415–436 (2009).

Seynave, I., Gégout, J.-C., Hervé, J.-C. & Dhôte, J.-F. Is the spatial distribution of European beech (*Fagus sylvatica* L.) limited by its potential height growth? *Journal of Biogeography* 35, 1851–1862 (2008).

Slaton, M. R. The roles of disturbance, topography and climate in determining the leading and rear edges of population range limits. *Journal of Biogeography* 42, 255–266 (2015).

Souto, X.-C., Gonzalez, L., Reigosa, M.-J. Comparative analysis of allelopathic effects produced by four forestry species during decomposition process in their soils in Galicia (NW Spain), *Journal of Chemical Ecology*, Vol. 20, No. 11 pp. 3005–3013. (1994).

Stewart, J. R. & Lister, A. M. Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology & Evolution* 16, 608–613 (2001).

Suszka B., Dormancy, storage and germination of *Fagus sylvatica* L., *Arbor. Kornickie* 11 221–240. (1966)

Timbal, J. & Ducouso, A. Le hêtre (*Fagus sylvatica* L.) dans les landes de Gascogne et à leur périphérie. *Bulletin de la Société Linnéenne de Bordeaux* 145, 127–137 (2010).

Topoliantz, S. & Ponge, J.-F. Influence of site conditions on the survival of *Fagus sylvatica* seedlings in an old-growth beech forest. *Journal of Vegetation Science* 11, 369–374 (2000).

Trute, A., Nahrstedt, A. Identification and quantitative analysis of phenolic compounds of the dry extract obtained from *Hedera helix* L. *Planta Medica* 63, pp. 177–179. (1997).

Vaupel, A. & Matthies, D. Abundance, reproduction, and seed predation of an alpine plant decrease from the center toward the range limit. *Ecology* 93, 2253–2262 (2012).

von Arx, G., Dobbertin, M. & Rebetez, M. Spatio-temporal effects of forest canopy on understory microclimate in a long-term experiment in Switzerland. *Agricultural and Forest Meteorology* 166–167, 144–155 (2012).

Wilson J. Bastow. Species presence/absence sometimes represents a plant community as well as species abundances do, or better. *Journal of Vegetation Science* 23 : 1013–1023. (2012).

Sites :

<https://www.tela-botanica.org/>

<https://www.syndicatduciron.com/>

<http://www.lagaronne.com/>

<http://www.euforgen.org/species/>



Contents lists available at ScienceDirect

Comptes Rendus Biologies

www.sciencedirect.com



Écologie / Ecology

Germination et croissance des plantules de hêtre (*Fagus sylvatica*) sous contraintes climatiques et allélopathiques

Beech (Fagus sylvatica) germination and seedling growth under climatic and allelopathic constraints

Marion Walbott^a, Christiane Gallet^b, Emmanuel Corcket^{a,*}

^aBioGeCo, université de Bordeaux, Inra, 33615 Pessac, France

^bCNRS, IECA, université Grenoble Alpes, université Savoie-Mont-Blanc, 38000 Grenoble, France

INFO ARTICLE

Historique de l'article :

Reçu le 21 novembre 2017

Accepté après révision le 17 septembre 2018

Disponible sur internet le xxx

Mots clés :

Allélopathie
Disponibilité en eau
Germination
Plantule
Température

Keywords:

Allelopathy
Germination
Seedling
Temperature
Water availability

RÉSUMÉ

La régénération forestière est un processus clé de persistance des forêts, particulièrement en marge chaude d'aire de répartition. L'influence du contexte thermique (tempéré ou chaud), de la disponibilité en eau du sol et des interactions chimiques par allélopathie de différentes espèces ont été testées sur la germination de *Fagus sylvatica* en conditions climatiques contrôlées. Le taux de germination de faînes de *Fagus vernalisées* est amélioré par des températures relativement chaudes (20 °C), mais bloqué de manière réversible sous contrainte thermique (27 °C). Le taux de croissance relatif des plantules de *Fagus* est plus important en conditions tempérées que chaudes. Les extraits foliaires de *Hedera helix* montrent d'importants impacts allélopathiques sur la régénération de *Fagus*, surtout en conditions tempérées. Nos résultats suggèrent une limitation de régénération de *Fagus* en marge chaude de son aire de répartition, et une modulation des succès de régénération selon le type de voisinage végétal.

© 2018 Publié par Elsevier Masson SAS au nom de Académie des sciences. Cet article est publié en Open Access sous licence CC BY-NC-ND (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

ABSTRACT

Recruitment is a key process for forest sustainability, especially in warm margin of distribution area. The influence of climate (temperate or warm), of soil water availability, and of allelopathic interactions from different forest species have been tested on the germination of *Fagus sylvatica* in controlled climatic conditions. Germination rates of non-dormant *Fagus* seeds were improved by relatively warm temperatures (20 °C), but reversibly stopped under heat constraint (27 °C). The relative growth rate of *Fagus* seedlings was better under temperate climatic conditions. Foliar extracts of *Hedera helix* showed the highest allelopathic effect on *Fagus* recruitment, especially in temperate

* Auteur correspondant. UMR1202 BioGeCo, bâtiment B2, université de Bordeaux, allée Geoffroy-St.-Hilaire, 33615 Pessac, France.
Adresse e-mail : emmanuel.corcket@u-bordeaux.fr (E. Corcket).

<https://doi.org/10.1016/j.crvi.2018.09.003>

1631-0691/© 2018 Publié par Elsevier Masson SAS au nom de Académie des sciences. Cet article est publié en Open Access sous licence CC BY-NC-ND (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

Please cite this article in press as: M. Walbott, et al., Germination et croissance des plantules de hêtre (*Fagus sylvatica*) sous contraintes climatiques et allélopathiques, C. R. Biologies (2018), <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2018.09.003>

conditions. Our results suggest a limitation of *Fagus* recruitment in warm margin of its distribution area, and a modulation of recruitment success according to the identity of plant neighbourhood.

© 2018 Published by Elsevier Masson SAS on behalf of Académie des sciences. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

Abridged version

In a context of global atmospheric changes, the knowledge of plant responses to climate-dependent factors such as temperature or water availability gains a new interest. Besides regional factors such as temperature and rainfall, local variables such as topography or soil properties may alter temperature and water availability at a finest scale and then drive species responses and distribution. At that local scale, plant community composition locally matters due to the biotic interactions occurring between a focal species and the vegetation that cover the most area in this community. Dominant vegetation can cause microclimatic improvement or water resource variation, increasing or buffering heat waves effects for subordinate species, and can release allelopathic compounds in the surrounding environment from above and below the ground parts.

Although modelling investigations have shown a strong decrease of the distribution area for mesophilous tree species such as *Fagus sylvatica* at the global scale, the impacts of local-dependant factors on *Fagus* are still questionable. The stage of plant recruitment is of primary importance to warrant the persistence of trees over decades in ecosystems. This dynamic of germination success and of seedling growth may have strong consequences at the warm margin of species distribution area, where changes in climate may induce various species responses. Our objectives were to test the effects of climate-driven factors on germination and seedling growth of *Fagus*, and to assess whether the dominant vegetation around may alter recruitment processes through chemical interaction. To our knowledge, allelopathic effects in interaction with climate change have poorly been investigated, whereas it has been shown that a plant in stressful environments may be more susceptible to chemical compounds.

In a controlled experiment, we tested the influence of temperature constraint (temperate or warm), of soil water availability, and of allelopathic chemical interactions from different forest species on the germination and early growth of *Fagus sylvatica*.

One hundred and twenty-eight *Fagus* vernalized seeds were sown in 432 pots (four seeds per pot) filled with a substrate constituted from 50% natural sandy soil from Ciron Valley (Gironde, Nouvelle-Aquitaine, France) where *Fagus* trees can be found, and 50% from commercial river sand. Three experimental treatments with 18 replications for each modality were applied to the pots. Two contexts of temperature were simulated: one temperate (T_{pr}) experiencing a daily maximal temperature of 15 to 20 °C, and one warm (“chaud”, Chd) experiencing a daily maximal temperature of 20 to 27 °C during a simulation of an

extreme event. Two levels of watering were applied twice a week, to simulate a drought effect (simple watering = 20 mL) or a wet condition (double watering = 40 mL). Six modalities of foliar extract were done: five with foliar extracts from different forest species (*Fagus sylvatica*, *Hedera helix*, *Pinus pinaster*, *Quercus robur*, *Ruscus aculeatus*) and one control with water only. Extracts were prepared from a 48-h maceration of leaves from each of the different species and were applied twice a week on the pots.

During a period of 3–19 days after hydration of the *Fagus* seeds, the germination rates were first improved by relatively warm temperatures (T_{Chd} ; $T_{max} = 20$ °C). When temperatures became hot ($T_{max} = 27$ °C) in that temperature context (T_{Chd}), germinations were inhibited during this period of 13 days. This inhibition was reversible since germination rates increased again when temperature returns to a T_{max} of 20 °C and was comparable to germination rates in temperate conditions of germination (T_{Pr}). Overall, the cumulated germination rates were more important in temperate conditions (T_{Pr}), where the temperature was more stable and moderate than in warm conditions (T_{Chd}). Inhibition of germination occurred in warm conditions only. Germinations rates of *Fagus* seeds watered by *Hedera helix* foliar extracts were always lower than those of the control or of the ones watered by *Quercus robur* extracts.

Fagus seedling survival decreases under warm and dry climatic constraints. For seedlings growth, a complex three-way interaction occurred between the ecological factors tested. In temperate conditions, seedlings were slightly affected by foliar extracts: the foliar extract of *Hedera helix* in double-watering conditions increased significantly the growth of *Fagus* seedling growth, compared to the foliar extract of *Quercus robur* provided in dry conditions (simple watering). Under heat constraint, the positive effect of double-watering conditions on *Fagus* seedling growth exposed to foliar extract of *Hedera helix* disappeared; the foliar extract of *Pinus pinaster* in double-watering conditions increased significantly the growth of *Fagus* seedlings compared to the foliar extract of *Quercus robur* and *Ruscus aculeatus* experiencing water shortage (simple watering).

Our results suggest that both climatic and chemical interactions act on *Fagus* recruitment, but not at the same age of development. The identity of plant extract matters, suggesting the importance of local plant community types in the early stage recruitment dynamic of *Fagus*. Temperature and allelopathy are important at the germination stage (germination and growth of seedlings), whereas temperature and water availability regulated *Fagus sylvatica* seedling survival and growth. Allelopathy does not induce mortality, conversely to the conjunction of

warm temperature and drought conditions. The foliar extract of *Hedera helix* showed the highest allelopathic effect on *Fagus* recruitment. Climate-driven factors interplay with chemical interactions when plants are stressed by abiotic factors.

1. Introduction

La compréhension de l'impact des changements climatiques sur la régénération des essences forestières est un enjeu majeur pour appréhender la dynamique des écosystèmes forestiers peu anthropisés. À l'échelle biogéographique, l'effet des changements climatiques se traduit à large échelle, notamment par une « thermophilisation » de la végétation en montagne qui favorise les plantes des milieux les plus bas en altitude [1]. Des variables plus locales telles que la sécheresse édaphique et les interactions biotiques restent insuffisamment prises en compte, malgré leur importance bien identifiée pour prédire la distribution fine des espèces végétales [2]. À l'échelle biogéographique, la sécheresse édaphique et les interactions biotiques peuvent même expliquer une grande part de la persistance des plantes pérennes en marge arrière d'aire de distribution [3]. Un défi important dans la compréhension du rôle des changements climatiques réside donc dans une meilleure intégration des facteurs locaux (à l'échelle des communautés végétales) par rapport à des processus globaux tels que les gradients thermiques aux échelles latitudinales ou altitudinales. La confrontation de l'effet de ces différents facteurs et de leurs interactions est particulièrement pertinente pour les essences forestières qui structurent l'habitat pour de nombreuses espèces associées.

Les interactions entre végétaux par modification de l'habitat ou de la disponibilité en eau sont susceptibles, par exemple, d'augmenter les effets des vagues extrêmes de chaleur ou de les tamponner [4]. Bien que moins étudiées, les interactions par libération de substances biochimiques dans l'environnement (allélopathie) peuvent également jouer un rôle important, notamment dans les écosystèmes forestiers [5], où des quantités importantes de composés phénoliques issus du feuillage et de la décomposition de la litière peuvent être libérées [5,6]. Ainsi, des composés libérés par des espèces arborées ou du sous-bois peuvent modifier la germination et l'installation des espèces ligneuses, et orienter la régénération forestière de manière différente des réponses attendues au réchauffement climatique [6].

Parmi les essences forestières européennes, le hêtre (*Fagus sylvatica*) occupe 11 % du volume du parc forestier français, derrière les chênes [7]. En France, il est présent dans les zones montagneuses jusqu'à 1700 m d'altitude, où il caractérise notamment l'étage montagnard [8]. En basse altitude (< 350 m), il se trouve essentiellement dans le Nord et l'Est de la France, montrant ainsi deux marges d'aires de répartition : le Sud-Est méditerranéen, d'une part, et une frange sud-ouest correspondant au Bassin aquitain et au piémont méridional du Massif central [9].

Fagus sylvatica est particulièrement sensible à la température [10,11] et aux ressources en eau [11]. Essence mésophile, son optimum climatique se situe alors au milieu d'un gradient sécheresse-humidité et sa sensibilité

à la sécheresse est le facteur limitant son aire de répartition dans le Sud-Ouest et le Sud-Est de l'Europe [12]. Par conséquent, il serait l'une des essences forestières les plus touchées par le réchauffement climatique [10] et par la réduction des précipitations attendues, bien que les différents types de modèles soient relativement peu concordants dans leur prédiction [2].

En ce qui concerne la température, une température annuelle de 4,5–6 °C est idéale pour le bon développement de l'espèce avec une moyenne du mois le plus chaud qui peut être de l'ordre de 13 à 20 °C [13]. Selon Rameau et al. [14], cette essence nécessite des précipitations annuelles supérieures à 750 mm et est favorisée par une humidité atmosphérique élevée. D'autres auteurs donnent des valeurs similaires et définissent des précipitations de l'ordre de 600–1000 mm comme minimales pour cette espèce [13]. En termes de croissance, une réduction de l'humidité relative de 40 % a entraîné une réduction de la croissance de la biomasse de 60 % des jeunes plantules en chambre climatique [12]. Aussi, lors de leur expérimentation *in situ*, Lendzion et Leuschner [12] ont mesuré une diminution de 30 % de la croissance en biomasse des jeunes plants âgés de deux mois pour une réduction de l'humidité de l'air de 15 %. Topoliantz et al. [15] ont confirmé l'importance de la sécheresse comme facteur important dans la mortalité des plantules lors de la régénération du hêtre. En revanche, même si très peu d'études montrent un effet direct des températures sur la germination et la croissance des plantules de hêtre, l'augmentation des températures prédites devraient amplifier la sécheresse notamment lorsqu'elles ne seront pas accompagnées par une augmentation des précipitations [16].

À l'échelle des communautés végétales, les forêts planitiaires à hêtre de la frange sud-ouest se rattachent, notamment aux hêtraies-chênaies atlantiques acidiphiles à houx, ainsi qu'aux hêtraies-chênaies atlantiques à mélisse uniflore et aspérule odorante [14]. Plus localement, des peuplements à hêtres isolés jouxtent l'immense forêt à pin maritime (*Pinus pinaster*) du plateau landais [17]. Au niveau floristique, ces forêts sont notamment caractérisées et dominées par le hêtre, le chêne pédonculé (*Quercus robur*), et en sous-bois par le fragon petit-houx (*Ruscus aculeatus*) et le lierre grimpant (*Hedera helix*). Les températures hivernales relativement douces, le déficit hydrique et les températures élevées estivales qui prévalent dans le Sud-Ouest atlantique ne semblent pas optimales pour le hêtre et sont susceptibles d'engendrer sa régression.

L'objectif de cette étude est de tester en conditions contrôlées l'effet de deux facteurs climatiques (température, précipitations) et des interactions allélopathiques des espèces forestières ligneuses principales (*Fagus sylvatica*, *Pinus pinaster*, *Quercus robur*, *Hedera helix* et *Ruscus aculeatus*) sur la régénération précoce du hêtre, aux stades de germination et de croissance post-germinative à 40 jours. Plus particulièrement, l'étude consiste à évaluer (a) dans quelle mesure les contraintes physiques liées au stress hydrique et aux températures extrêmes altèrent la germination et la croissance des plantules de hêtre et (b) si le potentiel allélopathique de certaines plantes dominantes dans les écosystèmes peut modifier la réponse du hêtre à ces contraintes climatiques.

Please cite this article in press as: M. Walbott, et al., Germination et croissance des plantules de hêtre (*Fagus sylvatica*) sous contraintes climatiques et allélopathiques, C. R. Biologies (2018), <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2018.09.003>

2. Matériel et méthodes

2.1. Système d'étude

2.1.1. Matériel biologique

Les faînes de hêtre (*Fagus sylvatica* L.) proviennent d'un lot de graines récoltées en octobre 2014 par l'Office national des forêts (ONF) dans la forêt de Faye (Jura), c'est-à-dire en cœur d'aire de répartition biogéographique du hêtre. La levée de dominance a été accomplie par la sécherie de la Joux (Jura) et les faînes ont été stockées à -5°C . La viabilité du lot a été estimée à 74 % par un test au tétrazolium. Avant le début de la manipulation, le substrat de culture a été saturé en eau par capillarité pour permettre l'imbibition des faînes nécessaire au démarrage de la germination. La réhydratation a été effectuée à température ambiante pendant trois jours, et a conduit à un début précoce de germination avant l'application des différentes modalités expérimentales sur 39 % des faînes.

Le potentiel allélopathique de quatre espèces structurantes des forêts de marge arrière de distribution du hêtre a été testé sur la germination des faînes de hêtre, de même que la toxicité du hêtre sur sa propre germination. Des feuilles de cinq espèces : hêtre (*Fagus sylvatica* [Fs]), pin maritime (*Pinus pinaster* [Pp]), chêne pédonculé (*Quercus robur* [Qr]), lierre grimpant (*Hedera helix* [Hh]) et fragon petit-houx (*Ruscus aculeatus* [Ra]) ont été récoltées en mars 2015 dans un peuplement à hêtre de la vallée du Ciron et sa pinède maritime adjacente (site de « Cazeneuve sud », département de la Gironde ; $44,381006^{\circ}/-0,3092291^{\circ}$; altitude = 60 m). L'abondance relative (coefficient d'abondance-dominance de Braun-Blanquet) de ces espèces dans le site « donneur » est la suivante : Fs = 4 ; Pp = 4, Qr = 1 ; Hh = 2 ; Ra = +. Ces espèces ont été testées du fait de leurs types biologiques contrastés, de leur fréquence d'association et de leur abondance potentielle dans les forêts à hêtre de marge arrière de distribution (observations personnelles et analyse de groupement réalisée sur 43 relevés phytosociologiques du sud-ouest de la France ; Tableau 1). Les extraits foliaires des espèces caducifoliées (Fs, Qr) ont été réalisés à partir de feuilles faiblement dégradées issues de la litière nouvelle (horizon OLn, [18]), prélevées sur au moins trois microsites différents distant d'au moins 20 m. Pour les espèces sempervirentes (Hh, Pp, Ra), les extraits ont été préparés à partir de feuilles échantillonnées sur au moins trois individus différents distants d'au moins 20 m puis séchées pendant 7 jours à 60°C . Les extraits ont été préparés par macération de 50 g de matière biologique sèche dans 500 mL d'eau distillée,

(et renouvelés tous les 15 jours au maximum à partir de la même source de matériel végétal). La solution obtenue après macération pendant 48 h à l'obscurité et à température ambiante a été filtrée par un entonnoir muni d'un filtre de maille 1 mm, puis stockée à 4°C entre chaque utilisation.

2.1.2. Traitements expérimentaux

Les contraintes climatiques testées ont été thermiques (augmentation de température en enceinte dimatique) et hydriques (sécheresse par déficit d'arrosage).

Deux situations dimatiques ont été recréées dans des enceintes thermostatées (Snijders LABS, Microclimat-Series) pour lesquelles températures, hygrométrie, photopériode et intensité lumineuse ont été contrôlées. Les paramètres thermiques ont été définis sur la base des données de Météo France des mois de mars et avril 2000–2010 à Besançon (cœur de l'aire de distribution du hêtre) et Bordeaux (marge d'aire de distribution du hêtre), de manière à simuler, d'une part, une situation d'optimum dimatique avec augmentation progressive de la température de $10,4$ à 18°C diurne (contexte thermique tempérée) et, d'autre part, une situation plus chaude de $12,4^{\circ}\text{C}$ à 21°C combinée à une montée importante et temporaire de température à 27°C pendant 3 jours (contexte thermique chaud). Les durées quotidiennes d'éclairage ont été fixées à 12 h en mars et 13 h en avril de façon à correspondre aux photopériodes moyennes des deux mois d'expérimentation. Le degré d'hygrométrie des enceintes climatiques était de 60 %.

L'influence de la pluviométrie a été testée au sein de chaque condition climatique en utilisant deux modalités d'arrosage appliquées deux fois par semaine. Une modalité « double », correspondant à un niveau relativement important d'arrosage, et une modalité « simple » qui vise à simuler une situation de stress hydrique. Les quantités d'eau initialement fixées à 20 et 10 mL ont ensuite été ajustées au cours de la manipulation en fonction de l'humidité du sol observée afin de conserver la différence hydrique souhaitée. Cette proportion d'arrosage du simple au double est cohérente avec la variation de pluviométrie annuelle observées dans les hêtraies du dispositif de suivi national forestier « Renécofor », entre la zone biogéographique la plus sèche (Nord de la France, 662 mm/an) et la plus humide (Sud-Ouest de la France, 1242 mm/an ; [19]).

Les effets allélopathiques comportent six modalités expérimentales, correspondant aux cinq extraits foliaires préparés (Fs, Hh, Pp, Qr, Ra) ainsi qu'une modalité témoin (TE) contenant de l'eau distillée. Un millilitre

Tableau 1

Principales caractéristiques des espèces testées pour leurs interactions allélopathiques avec les faînes de hêtre (*Fagus sylvatica*) : nomenclature et types biologiques des espèces (Tela Botanica 2018).

	<i>Hedera helix</i> Hh	<i>Fagus sylvatica</i> Fs	<i>Pinus pinaster</i> Pp	<i>Quercus robur</i> Qr	<i>Ruscus aculeatus</i> Ra
Famille	Araliaceae	Fagaceae	Pinaceae	Fagaceae	Asparagaceae
Type biologique	Liane	Arbre	Arbre	Arbre	Sous-arbrisseau
Type de canopée	Sempervirent	Caducifolié	Sempervirent	Caducifolié	Sempervirent
Fréquence d'association avec <i>Fagus sylvatica</i>	0,98	1,00	0,00	0,35	0,83
Caractéristiques biogéographiques	Collinéen, subméditerranéen et subatlantique	Collinéen subatlantique et montagnard	Méditerranéo-atlantique	Collinéen subatlantique	Méditerranéo-atlantique

Fréquence d'association avec le hêtre calculée sur la base de 230 relevés phytosociologiques nationaux ; caractéristiques biogéographiques modifiée selon la Flore forestière de France de Rameau [16] et Tela Botanica 2018.

Please cite this article in press as: M. Walbott, et al., Germination et croissance des plantules de hêtre (*Fagus sylvatica*) sous contraintes climatiques et allélopathiques, C. R. Biologies (2018), <https://doi.org/10.1016/j.crv.2018.09.003>

d'extrait a été appliqué sur chaque faîne deux fois après le traitement d'arrosage.

2.2. Dispositif expérimental

Les faînes ($n = 1728$) ont été numérotées, pesées puis disposées par quatre dans des pots de $769,5 \text{ cm}^3$ ($n = 432$ unités expérimentales). Les 432 pots ont été remplis d'un même mélange de 50 % de sable de rivière et de 50 % de sol non autoclavé pour conserver mycorrhizes et micro-organismes du sol, prélevé dans le site de Cazeneuve sud.

Une modalité pour chaque traitement (climat, arrosage, extrait) a été attribuée aléatoirement à chacun des pots (18 répétitions pour chaque modalité). Pour chaque situation climatique, nous avons conditionné trois plateaux de douze pots par extrait, dont six pots pour chaque modalité d'arrosage.

L'observation de chaque faîne ainsi que l'arrosage suivi de l'application de l'extrait ont été réalisés deux fois par semaine. Quarante jours après l'observation de la percée du germe (\pm deux jours en cas de week-end), faînes et plantules ont été prélevées, séchées (3 jours à 60°C), puis pesées. La manipulation s'est déroulée du 30 mars [jour julien 89] au 30 juin [jour julien 181], soit une durée totale de 92 jours.

2.3. Variables et traitements statistiques

2.3.1. Variables

Avant la disposition des pots dans les enceintes climatiques, 143 faînes ont germé pendant la réhydratation. Ces faînes ont été retirées du calcul du taux de germination (1), mais ont été utilisées pour le calcul du taux relatif de croissance (2), car le stade de germination observé n'induisait pas encore de croissance de la plantule, mais seulement la percée du tégument de la faîne.

Le taux de germination par pot a été calculé :

$$\tau = \frac{\text{nombre de germination}}{\text{nombre de graines germées après } J_0} \times 100 \quad (1)$$

Le calcul du taux de croissance relatif (RGR) à 40 jours est réalisé pour chaque faîne ayant germé :

$$\text{RGR} = \frac{\text{Biomasse finale(g)} - \text{Biomasse initiale(g)}}{\text{Biomasse initiale(g)}} \quad (2)$$

Toutes les faînes ayant germé ont été utilisées pour le calcul du taux de survie. Les graines ont été considérées comme survivantes lorsqu'elles avaient un RGR positif. Les tests statistiques sur la croissance ont été effectués uniquement sur les graines survivantes.

2.3.2. Analyse des données

L'intégralité des analyses statistiques a été effectuée à l'aide du logiciel R version 3.2.2.

Les valeurs de taux de germination étant exprimées par des pourcentages, les conditions de normalité et d'homoscédasticité ne pouvaient être respectées, une régression linéaire généralisée (fonction glm) de la loi de Poisson a donc été utilisée pour tester l'effet de chaque facteur (température, arrosage et extrait) et leurs interactions.

Afin de vérifier si la masse initiale contrôle la capacité germinative, une analyse de variance (Anova) à un facteur

a été réalisée sur la masse initiale entre les graines ayant germé et les graines n'ayant pas germé. On observe un effet de la masse initiale sur la germination (moyennes graines germé et non germé respectives totales : 224,0 mg et 212,9 mg, $P < 0,001$). Une Anova a été réalisée pour vérifier l'absence de différence de masse initiale entre les différentes modalités expérimentales ($p = 0,136$).

Le taux de survie des individus a été analysé à l'aide de régressions linéaires généralisées de loi binomiale (0 pour les individus morts et 1 pour les individus survivants).

Puis, afin de hiérarchiser l'importance relative de chacun des facteurs responsables de la masse finale du matériel végétal (faînes ayant germé mais sans croissance, ou plantules), des régressions linéaires ont été réalisées pour chaque facteur et leurs interactions en complément de l'application du meilleur modèle par la fonction AIC. Les valeurs de RGR ont été analysées à l'aide de régressions linéaires généralisées de loi gaussienne.

Des tests de comparaisons multiples ont été réalisés pour identifier les différences entre modalités des facteurs lorsqu'un effet était significatif. Lorsque l'interaction à trois voies était significative, les tests de comparaisons multiples ont été réalisés sur une nouvelle variable de type facteur (24 modalités) correspondant à chaque modalité de la triple interaction.

3. Résultats

3.1. Germination

L'observation des pourcentages cumulés de germination des graines de hêtre en fonction des jours indiquent des cinétiques de germination différentes selon le contexte thermique (Fig. 1). Entre le premier et le troisième jour, la

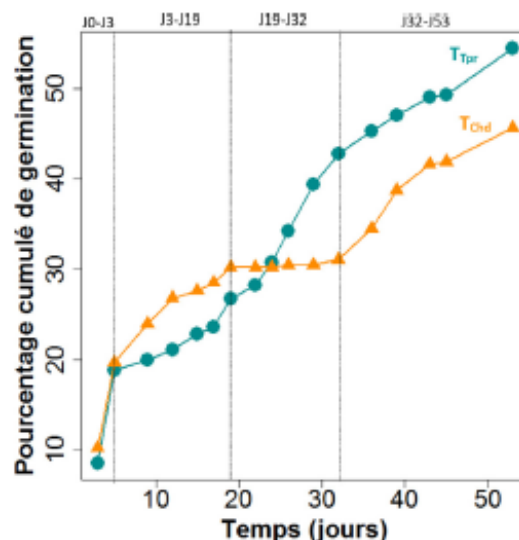


Fig. 1. Cinétique de germination cumulée de faînes de hêtre en fonction de la température (T) en laboratoire. Ronds bleus : conditions tempérées (T_{Tpr} ; $n = 864$ faînes). Triangles orange : conditions chaudes (T_{Chd} ; $n = 864$ faînes). Jours 0-3 : $T = 20^\circ\text{C}$ pour les deux lots. Jours 3-19 : $T_{Tpr} = 14,6^\circ\text{C}$ max ; $T_{Chd} = 20,4^\circ\text{C}$ max. Jours 19-32 : $T_{Tpr} = 15,5^\circ\text{C}$ max ; $T_{Chd} = 27^\circ\text{C}$ max. Jours 32-53 : $T_{Tpr} = T_{Chd} = 20^\circ\text{C}$.

germination est très rapide, les deux pentes sont très prononcées et les courbes sont superposées. La diminution de températures opérée dans la chambre tempérée se traduit par un plus faible taux de germination de hêtre alors que la chambre chaude permet un nombre de germinations assez régulier, avec un pourcentage cumulé supérieur (respectivement 21,1 % contre 26,8 % à J12, (Fig. 1)). Entre le 19^e et 32^e jour, la germination est nulle dans la chambre chaude qui a connu un pic de température, puis de nouvelles germinations sont observées au retour des conditions de départ. Pour la chambre tempérée, la cinétique de germination est homogène durant l'ensemble de l'expérimentation. Au total, 226 germinations, soit 45,6 % dans la chambre chaude contre 268 germinations soit 54,4 % dans la chambre tempérée, ont été dénombrées (Fig. 1). Des températures modérées sont donc significativement plus favorables à la germination que des températures chaudes ($p = 0,046$; Fig. 2 et Tableau 2).

L'application des extraits foliaires influence le taux de germination ($p < 0,001$; Tableau 2) du hêtre, mais seul un extrait le diminue significativement par rapport au témoin (TE). L'extrait d'*Hedera helix* est le plus inhibiteur avec une

réduction de moitié du taux de germination. Un taux similaire à celui du témoin est obtenu avec la préparation de *Quercus robur* (Qr), taux significativement plus élevé que ceux obtenus avec le lierre (Hh) et le pin maritime (Pp ; Fig. 2).

3.2. Mortalité

La mortalité des faînes augmente significativement avec la température ($p < 0,001$; Tableaux 2 et 3). À arrosage similaire normal (arrosage double), le taux de survie des faînes ayant germé est deux fois plus important en chambre tempérée (82,0 %) qu'en chambre chaude (42,0%). En outre, on observe une action négative conjointe de la chaleur et de la sécheresse ($p = 0,028$; Tableaux 2 et 3) : le taux de survie des graines après germination est largement supérieur en chambre tempérée avec un arrosage double (82,0 %) comparé à la chambre chaude en situation de stress hydrique (29,0 %). En proportions totales, 38,3% (arrosage double) et 36,2% (arrosage simple) des faînes survivent en conditions tempérées contre 16,1% (arrosage double) et 9,4% (arrosage simple) en conditions chaudes (Tableau 3).

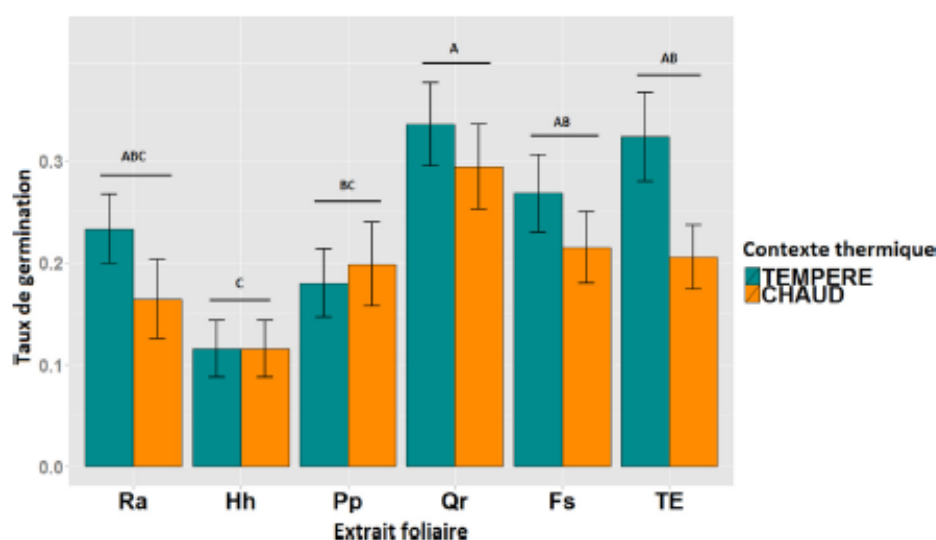


Fig. 2. Moyenne et écart-type du taux de germination des graines de hêtre pour deux conditions thermiques et soumis à des extraits foliaires de cinq espèces : (Ra : *Ruscus aculeatus*, Hh : *Hedera helix*, Pp : *Pinus pinaster*, Qr : *Quercus robur*, Fs : *Fagus sylvatica* et TE : témoin). Des lettres différentes indiquent des moyennes significativement différentes ($p < 0,05$) entre les modalités du facteur « extrait foliaire ».

Tableau 2
Résultats des analyses de variances à trois voies (« température », « arrosage », « extrait foliaire »).

	Taux de germination			Mortalité			Croissance		
	dL	Chisq	p value	dL	Chisq	p value	dL	Chisq	p value
Anovas trois voies									
Température	1	3,98	0,046*	1	58,03	< 0,001*	1	0,01	0,216
Arrosage	1	1,45	0,229	1	0,36	0,547	1	12,31	0,005*
Extrait foliaire	5	30,95	< 0,001***	5	4,75	0,447	5	2,05	< 0,001*
Température × Arrosage	1	1,82	0,111	1	4,78	0,028*	1	0,84	0,897
Température × Extrait foliaire	5	3,61	0,608	5	4,63	0,463	5	7,72	< 0,001***
Arrosage × Extrait foliaire	5	8,96	0,178	5	5,67	0,339	5	1,38	0,304
Température × Arrosage × Extrait foliaire	5	1,53	0,909	5	3,65	0,600	5	1,13	0,005**

***, **, *, **, *, **, * : significativités aux seuils respectifs de $p < 0,001$, $p < 0,01$, $p < 0,05$ et $p < 0,10$.

Tableau 3
Effet de l'interaction entre « température » et « arrosage » sur les effectifs (N) et les taux de survie des graines ayant germé.

Température	Température × Arrosage						
	Tempérée			Chaude			
	Double (× 1)		Simple (× 0,5)	Double (× 1)		Simple (× 0,5)	
	Effectif	Taux de survie	Effectif	Taux de survie	Effectif	Taux de survie	
Survie	114/139 ($N_{survie}/N_{germées}$)	82,0 %	108/125 ($N_{survie}/N_{germées}$)	86,0 %	($N_{survie}/N_{germées}$)	28/98 ($N_{survie}/N_{germées}$)	29,0 %
	114/298 ($N_{survie}/N_{survie\ tot}$)	38,3 %	108/298 ($N_{survie}/N_{survie\ tot}$)	36,2 %	($N_{survie}/N_{survie\ tot}$)	28/298 ($N_{survie}/N_{survie\ tot}$)	9,4 %

N_{survie} : nombre de plantules ayant survécu dans la modalité expérimentale, $N_{germées}$: nombre de graines ayant germé dans la modalité expérimentale, $N_{survie\ tot}$: nombre de plantules totales ayant survécu dans tout le dispositif.

3.3. Croissance

La régression linéaire sur l'ensemble des facteurs et leurs interactions avec choix du meilleur modèle (AIC) nous permet de confirmer que la disponibilité en eau accroît significativement la croissance et explique la masse finale en plus de la masse initiale ($p < 0,001$, $R^2 = 0,95$).

En ce qui concerne les taux de croissance relatifs des plantules, un effet interactif à trois voies température × arrosage × extrait foliaire est significatif ($p = 0,005$, Tableau 2). Sans addition d'extrait foliaire, l'augmentation de la température n'a pas d'effet sur la croissance, car aucune différence de croissance n'est observée entre les situations témoin (TE ; Fig. 3). En conditions chaudes, l'effet positif de l'exposition à l'extrait de pin maritime (Pp) n'est cependant pas significatif, en comparaison des témoins (TE), à cause de la très forte variabilité de la réponse.

En chambre tempérée, le taux de croissance relatif des plantules de hêtre est significativement supérieur pour un arrosage double et un extrait de *Hedera helix* (Hh, $RGR_{moyen} = 0,08$) par rapport à un arrosage simple et un extrait de *Quercus robur* (Qr, $RGR_{moyen} = 0,04$; Fig. 3).

En chambre chaude, le taux de croissance relatif des plantules de hêtre pour un arrosage simple et un extrait de *Quercus robur* (Qr) est toujours significativement inférieur à un arrosage double, mais cette fois-ci par rapport à l'extrait de *Pinus pinaster* (Pp ; Fig. 3). On retrouve le même résultat pour une conjugaison d'un arrosage simple et d'un extrait de *Ruscus aculeatus* (Ra) par rapport à un arrosage double et l'extrait de *Pinus pinaster* (Pp ; Fig. 3). Les taux de croissances relatifs des plantules de hêtre arrosées par des extraits de *Hedera helix* (Hh), quel que soit le niveau d'arrosage, restent particulièrement faibles (Fig. 3).

4. Discussion

4.1. Prééminence des facteurs d'ordre climatique sur la germination et la croissance du hêtre

Les facteurs d'ordre climatique restent une composante majeure du succès de la régénération (germination, survie et croissance) pour le hêtre : limité par des températures peu élevées, le succès de la régénération est également

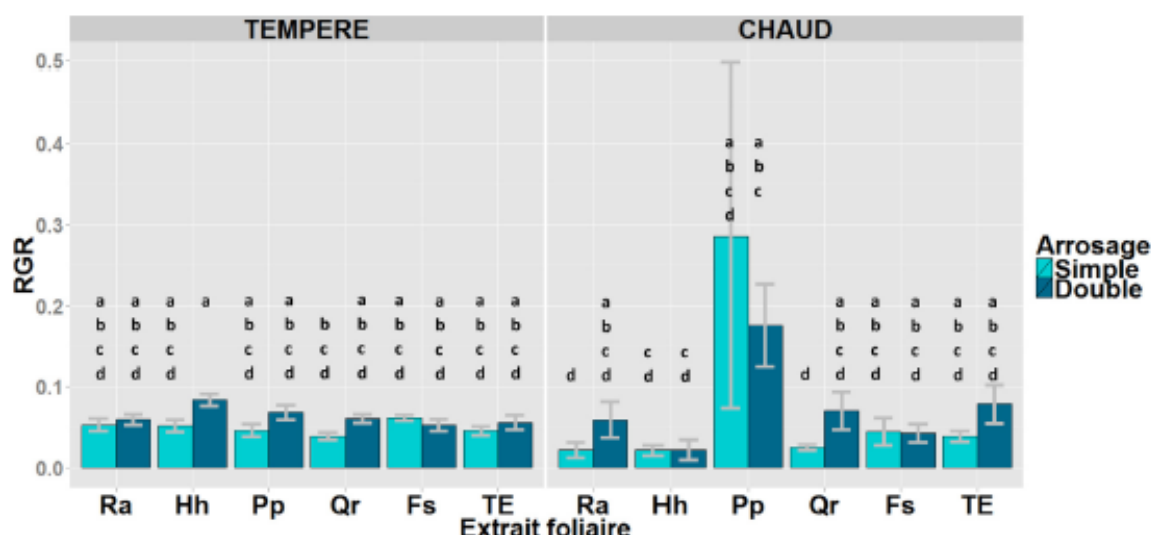


Fig. 3. Moyenne et écart-type du taux relatif de croissance (RGR) des plantules de hêtre pour deux conditions thermiques et soumis aux extraits foliaires de cinq espèces (Ra : *Ruscus aculeatus*, Hh : *Hedera helix*, Pp : *Pinus pinaster*, Qr : *Quercus robur*, Fs : *Fagus sylvatica* et TE : témoin) et « arrosage ». Des lettres différentes indiquent des moyennes significativement différentes ($p < 0,05$) entre les modalités du facteur « extrait foliaire ».

Please cite this article in press as: M. Walbott, et al., Germination et croissance des plantules de hêtre (*Fagus sylvatica*) sous contraintes climatiques et allélopathiques, C. R. Biologies (2018), <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2018.09.003>

particulièrement sensible aux fortes températures pouvant induire des épisodes de sécheresse intense.

Des températures relativement chaudes (de l'ordre de 20 °C) améliorent sensiblement la régénération du hêtre, et notamment sa germination, par rapport à des températures inférieures de 2 à 3 °C seulement. Ceci est cohérent avec les résultats obtenus par E Silva et al. [11], qui montrent une augmentation de la régénération du hêtre le long de gradients de températures croissantes dans le Sud-Ouest de la France. L'impact de températures caniculaires, de l'ordre de 30 °C et plus, reste peu documenté. Dans notre étude, la température élevée (27 °C) a entraîné un assèchement rapide du substrat, ce qui confirme le lien indissociable entre température extrême et sécheresse. Le blocage de la germination pendant cette période extrême est cependant réversible et ne semble pas altérer la capacité germinative, puisque de nouvelles germinations ont été observées dans la chambre chaude après le retour à des températures plus modérées. Les faînes de hêtre montrent donc une capacité de résistance aux fortes températures, au moins à court terme, même si la capacité de germination se dégrade sensiblement à partir de 30 °C [20].

De nombreuses germinations ont été observées à température ambiante sur un substrat saturé en eau lors de la réhydratation, suivies d'un ralentissement progressif lors de la mise en chambre à une température inférieure. Lorsque l'humidité du sol est convenable, c'est la condition chaude qui est la plus favorable, avec un temps moyen de germination plus court. Il semble que ce soit davantage la disponibilité en eau que la température qui impacte négativement l'initiation de la germination pour des graines déjà vernalisées. Cependant, une exposition préliminaire des faînes de hêtre au froid (5 à 10 °C) pendant 45 à 90 jours en conditions humides reste nécessaire pour lever la dormance embryonnaire physiologique [20].

Il est possible que les augmentations de température prévues dans les années à venir n'affectent que peu la germination si les précipitations du printemps demeurent suffisantes [21]. Néanmoins, la diminution prévue des précipitations en été après la germination des faînes risque d'avoir un fort impact sur les juvéniles, très sensibles à une trop forte sécheresse [22]. Cette disparition pourrait être principalement causée par une sécheresse importante ou des gelées tardives ainsi que par des prédateurs de différents taxons, pouvant causer de lourds dégâts aussi bien sur les graines qu'à tous les stades de développement [13,23].

L'effet des facteurs climatiques (température et arrosage) est différent selon le stade de développement du hêtre. La température affecte le taux de germination et la survie des faînes, et son influence sur la croissance est modulée par l'arrosage et la nature de l'extrait foliaire. La disponibilité en eau n'influence pas directement le taux final de germination, et la réduction observée de la germination aux hautes températures pourrait donc s'expliquer par l'aridité édaphique et atmosphérique induite et/ou accentuée par ces fortes températures. Ensuite, la plus forte mortalité des juvéniles est observée pour les graines soumises à une température élevée et un déficit hydrique. Des limitations en eau inhibent toute germination en situation très chaude uniquement et augmentent fortement la mortalité des plantules de hêtre.

Les analyses sur la masse initiale permettent de mettre en évidence le rôle de celle-ci sur la réussite de la germination. Les faînes qui ont germé avaient une masse initiale significativement plus importante que les faînes n'ayant pas germé. Plus une faîne est grosse, plus elle possède de réserves nécessaires à son métabolisme lui permettant de résister aux stress. À la fin de la manipulation, la croissance des plantules, sensible aux températures élevées et aux sécheresses prolongées [22,24] est très souvent nulle ou négative dans la chambre chaude, toutes les réserves ont été utilisées et les plantules n'ayant pas réussi à se développer. En effet, la percée de la radicule observée pour de nombreuses faînes n'a pas été suivie par le développement d'un plant, car ces graines se sont, pour la plupart, desséchées. Au contraire, une meilleure croissance des plantules est observée en chambre froide, probablement liée à une disponibilité en eau satisfaisante. La disponibilité en eau est donc le facteur le plus déterminant dans la croissance des jeunes plantules de hêtre, et va également interagir avec la température et la présence de composés allélopathiques à ce stade de développement.

4.2. L'allélopathie, facteur local additif ?

Des facteurs locaux tels que les interactions chimiques avec les espèces dominantes des communautés végétales peuvent moduler de manière significative la germination et la croissance des plantules, mais, dans aucun des cas étudiés, ici ne provoquent leur mortalité. Des espèces comme le lierre (*Hedera helix*) ont un impact très négatif sur la régénération du hêtre, alors que d'autres, comme le chêne pédonculé (*Quercus robur*), tendent à la favoriser.

Le pH des solutions a été régulièrement mesuré tout au long de l'expérimentation ; le pH de la solution obtenue avec le lierre présente une valeur intermédiaire entre le plus acide (pH= 3,93 pour les aiguilles de pin) et le moins acide (pH= 5,91 pour les feuilles de hêtre). Il paraît donc peu probable que le pH participe aux effets inhibiteurs observés.

Le taux de germination des faînes arrosées avec des extraits de feuilles de lierre et de pin, inférieur à celui constaté sur les graines arrosées avec des extraits de feuilles de chêne ou avec le témoin, met en évidence un effet négatif des composés allélopathiques sur la germination du hêtre. L'effet allélopathique dépend de l'espèce. Alors que les deux espèces à feuilles caduques (chêne et hêtre) ne modifient pas la germination par rapport aux témoins, les deux espèces sempervirentes (lierre et pin) la diminuent. Dans notre expérimentation, le chêne et le hêtre espèces dominantes de la canopée forestière de nos peuplements ne libèrent pas de composés allélopathiques hydrosolubles. En particulier, pour le chêne, ce résultat est contradictoire avec d'autres études mettant en évidence sa capacité à exercer un effet négatif sur la germination du fait de sa richesse en polyphénols et notamment en tanins [25]. Néanmoins, Souto et al. [25] ne montre pas non plus d'effet négatif du chêne pédonculé sur la germination d'une autre espèce, *Lactuca sativa*. En revanche, l'effet négatif du pin est en accord avec les observations de Gallet et Pellissier [26], qui identifient les conifères comme

libérateurs de certains polyphénols inhibiteurs de la germination et de l'élongation racinaire, potentiellement par un mécanisme d'augmentation de la perméabilité membranaire [27].

Il est intéressant de noter que l'effet allélopathique ne se manifeste pas par la mortalité des jeunes plants. Il est possible que la disponibilité en eau soit tellement limitante pour la survie des juvéniles que l'effet phytotoxique demeure bien moindre en comparaison du stress climatique trop intense pour ce stade de développement. Alors que nous ne mettons pas en évidence d'effet allélopathique marqué sur la survie des plantules, l'impact phytotoxique du voisinage n'est tout de même pas à négliger en milieu naturel, car la régénération naturelle du hêtre peut être inhibée par les espèces du sous-bois, surtout en période de sécheresse [28,29]. En effet, Fotelli [28,29] a montré que, sous irrigation régulière, la ronce (*Rubus fruticosus*) ne provoquait pas de réduction de la croissance des plantules, alors que sous stress hydrique leur croissance était inhibée. Ainsi, les interactions avec la végétation voisine intensifient les effets de la sécheresse sur les plantules de hêtre.

Alors que la disponibilité en eau joue un rôle important dans la croissance, l'interaction entre la température, l'exposition à des composés phytotoxiques et l'arrosage souligne que le potentiel allélopathique peut être modulé par les facteurs climatiques, notamment en conditions stressantes. En effet, certains auteurs mettent en évidence une plus grande libération de composés allélopathiques en cas de stress, notamment de stress hydrique [30].

L'effet du chêne pédonculé dépend fortement du stade de régénération du hêtre. L'extrait de chêne favorise la germination du hêtre par rapport au pin maritime et au lierre. En revanche, lorsque la germination a eu lieu, l'extrait de chêne diminue significativement la croissance des plantules de hêtre en condition de contrainte climatique (arrosage simple, conditions chaudes) par rapport à l'extrait de pin maritime appliqué en conditions humides (arrosage double) qui stimule cette croissance. Le contraste d'effet des deux essences forestières (chêne et pin) sur la croissance des germinations de hêtre est ainsi accentué par la dilution des composés allélopathiques. Dans notre expérimentation, le lierre présente le plus fort effet allélopathique, et ses feuilles contiennent, entre autres, 12 composés phénoliques toxiques [31] ; le potentiel allélopathique de sa litière a déjà été documenté [32]. Ici, cet effet varie en fonction du stade de développement de la plante cible (graine, plantule), mais également en fonction du contexte thermique.

La plasticité en réponse aux environnements locaux peut générer une variabilité dans les interactions allélopathiques [33]. Différents facteurs peuvent influencer la production et la toxicité des composés allélopathiques comme la disponibilité en nutriments, l'humidité du sol, la texture, la radiation lumineuse et la température. Certaines espèces peuvent également générer plus d'exsudats racinaires sous stress hydrique, et des concentrations en composés allélopathiques plus élevées ont été observées dans les feuilles d'arbustes méditerranéens en été. Compte tenu du fait que le stress est une condition environnementale qui limite la disponibilité des ressources, une relation positive entre l'intensité du stress et la production

allélochimique semble logique [30]. En outre, la température du sol joue un rôle important dans la dégradation des composés allélopathiques issus de la décomposition de la litière [34]. La forte croissance des plantules en présence d'extraits d'aiguilles du pin maritime n'est pas significativement différente des autres traitements (hors Ra et Qr) probablement en raison de la très forte mortalité pour cette espèce. Les effectifs sont fortement réduits et l'hétérogénéité des réponses est très importante. On s'attendait plutôt à avoir une croissance diminuée par la présence d'extrait de pin maritime, comme l'ont montré Bolte et al. [35]. Ils expliquent la diminution de la croissance par l'allélopathie ou l'acidification du sol. En outre, dans leur expérimentation, la sécheresse a minoré l'importance des interactions négatives entre les plantules, et une interaction positive a eu lieu entre le hêtre et le chêne. Avec le changement climatique, le hêtre serait favorisé lorsqu'il est en mélange avec du chêne et désavantagé en mélange avec du pin [35].

Dans le Sud-Ouest de la France, la grande diversité des peuplements à hêtre générée par le mélange d'essences pourrait favoriser la dilution des composés allélopathiques du pin ou du chêne, par exemple, et en diminuer leurs effets. Souto et al. [25] ont montré que la diversité végétale et la richesse spécifique trouvées sous des arbres à potentiel allélopathique avéré sont significativement plus faibles que dans des parcelles adjacentes sans canopée forestière. Néanmoins, l'allélopathie pourrait aussi avoir un effet positif et expliquer en partie la persistance de certaines espèces, particulièrement en marge de distribution, où des assemblages particuliers sont observés et où un compromis entre une moins bonne survie, mais une meilleure croissance des juvéniles, peut potentiellement contrebalancer l'effet négatif du changement climatique [36]. Nous pouvons, en outre, considérer dans notre étude que les effets potentiels allélopathiques ont été sous-estimés, puisque seuls les composés hydrosolubles libérés par le feuillage ont été pris en compte. Or, les exsudats racinaires représentent l'un des plus importants apports directs de composés chimiques, et donc, probablement, la plus grande source d'intrants allélochimiques dans le sol. Par exemple, la quantité des composés allélopathiques issus des racines peut être considérée comme la plus élevée parmi toutes les parties de *Juglans nigra* [37]. Ces composés racinaires peuvent avoir une influence directe sur la germination des graines et la croissance des semis [37-39]. Dans notre étude, *Hedera helix* présente la plus forte influence allélochimique sur le hêtre, mais sa biomasse aérienne et surtout racinaire étant relativement peu importante, son impact sur le hêtre en conditions naturelles restera probablement limité, comparé aux influences du pin maritime et du chêne pédonculé, caractérisés par d'importantes biomasses aériennes et souterraines.

5. Conclusion

Dans un contexte de changements climatiques, des épisodes de canicules couplés à de fortes sécheresses sont donc susceptibles d'altérer fortement la régénération du hêtre en provoquant un blocage des germinations et une

mortalité importante. Cependant, les facteurs locaux à l'échelle des communautés végétales sont à même de moduler fortement la réponse de la régénération en hêtre aux facteurs d'ordre climatique, notamment via les interactions chimiques avec les espèces voisines dominantes.

Remerciements

Les auteurs remercient Édith Reuzeau et Raphaël Kubatt pour leur travail technique indispensable à la réalisation de ces expérimentations. Ce travail a été réalisé avec le soutien financier de la région Aquitaine (programme CLIMBEECH), de l'université de Bordeaux et du Labex COTE dans le cadre des Investissements d'avenir, convention attributive d'aide EquipEx Xyloforest ANR-10-EQPX-16-01.

Références

[1] M. Gottfried, H. Pauli, A. Futschik, M. Akhalkatsi, P. Barančok, J.L. Benito Alonso, G. Coldea, J. Dick, B. Erschbamer, M.R. Fernández Calzado, G. Kazakis, J. Krajčič, P. Larsson, M. Mallaun, O. Michelsen, D. Moiseev, P. Moiseev, U. Molau, A. Merzouki, L. Nagy, G. Nakhutsrishvili, B. Pedersen, G.M. Pelino, G. Puscas, A. Rossi, J.-P. Stanišić, M. Theurillat, L. Tomaselli, P. Villar, I. Vittoz, G. Vogiatzakis, Grabherr, Continent-wide response of mountain vegetation to climate change, *Nat. Clim. Change* 2 (2012) 111–115.

[2] A. Cheah, V. Badaeu, J. Boe, I. Chuine, C. Delire, E. Dufrene, C. François, E.S. Gritti, M. Legay, C. Pagé, W. Thuiller, N. Viovy, P.P. Leadley, Climate change impacts on tree ranges: model intercomparison facilitates understanding and quantification of uncertainty, *Ecol. Lett.* 15 (2012) 533–544.

[3] A. Hampe, R.J. Petit, Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters, *Ecol. Lett.* 8 (2005) 461–467.

[4] P. Saccone, S. Delzon, J.-J. Brun, R.R. Michalet, The role of biotic interactions in altering tree seedling responses to an extreme climatic event, *J. Veget. Sci.* 20 (2009) 403–414.

[5] C. Gallet, F. Pellissier, Interactions allélopathiques en milieu forestier, *Rev. For. Fr.* 6 (2002) 567–576.

[6] G. Dufour-Tremblay, L. De Vriendt, E. Levesque, S. Boudreau, The importance of ecological constraints on the control of multi-species treeline dynamics in eastern Nunavik, Quebec, *Am. J. Bot.* 99 (2012) 1638–1646.

[7] Institut national de l'information géographique et forestière, Memento 2017, 2017, p. 17.

[8] P. Ozenda, La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen, Masson, Paris, 1985.

[9] D.E. Silva, V. Badaeu, M. Legay, E. Corcket, J.-L. Dupouey, Tracking human impact on current tree species distribution using plant communities, *J. Veget. Sci.* 23 (2012) 313–324.

[10] C. Piedault, V. Perez, J.-C. Gégout, F. Lebourgeois, R. Bertrand, Impact potentiel du changement climatique sur la distribution de l'Épicéa, du Sapin, du Hêtre et du Chêne sessile en France, *Rev. For. Fr.* 61 (2009) 567–593.

[11] D.E. Silva, P. Rezende Mazzella, M. Legay, E. Corcket, J.-L. Dupouey, Does natural regeneration determine the limit of European beech distribution under climatic stress? *For. Ecol. Manage.* 266 (2012) 263–272.

[12] J. Lenzion, C. Leuschner, Growth of European beech (*Fagus sylvatica* L.) saplings is limited by elevated atmospheric vapour pressure deficits, *For. Ecol. Manage.* 256 (2008) 648–655.

[13] J.-R. Packham, P.-A. Thomas, M.-D. Atkinson, T. Degen, Biological Flora of the British Isles: *Fagus sylvatica*, *J. Ecol.* 100 (2012) 1557–1608.

[14] J.-C. Rameau, D. Mansion, G. Dumé, J. Timbal, A. Lecointe, R. Dupont, R. Keller, Flore forestière française. Guide écologique illustré, in : Tome 1 Plaines et collines, Institut pour le développement forestier, France, 1989.

[15] S. Topoliantz, J.-F. Ponge, Influence of site conditions on the survival of *Fagus sylvatica* seedlings in an old-growth beech forest, *J. Veget. Sci.* 11 (2000) 369–374.

[16] A.S. Jump, J. Penuelas, Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change, *Ecol. Lett.* 8 (2005) 1010–1020.

[17] J. Timbal, A. Ducousso, Le hêtre (*Fagus sylvatica* L.) dans les landes de Gascogne et à leur périphérie, *Bull. Soc. linn. Bordeaux* 145 (2010) 127–137.

[18] N. Jabiol, A. Brethes, J.-F. Ponge, F. Tourtain, J.-J. Brun, L'humus sous toutes ses formes, Deuxième édition, ENGREF, 2007 pp. 68.

[19] F. Lebourgeois, N. Bréda, E. Ulrich, A. Granier, Climate-tree growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR), *Trees* 19 (2005) 385–401.

[20] E. Gendreau, F. Corbineau, Physiological aspects of seed dormancy in woody ornamental plants, *Prop. Ornament. Plants* 9 (2009) 151–158.

[21] A. Geßler, C. Keitel, J. Kreuzwieser, R. Matyssek, W. Seiler, H. Rennenberg, Potential risks for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate, *Trees* 21 (2006) 1–11.

[22] M. Becker, F.-X. Dubois, F. Le Tacon, Types de station, fructification et installation des semis de hêtre sur les plateaux calcaires du Nord-Est (forêt de Haye, Meurthe-et-Moselle). Interaction avec le travail du sol et l'élimination de la végétation concurrente, *Rev. For. Fr.* 29 (1977) 363–374.

[23] F. Le Tacon, C.-B. Malphettes, Germination et comportement de semis de hêtre sur six stations de la forêt domaniale de Villers-Cotterêts (Aisne), 1974.

[24] I. Seynave, J.-C. Gégout, J.-C. Hervé, J.-F. Dhôte, Is the spatial distribution of European beech (*Fagus sylvatica* L.) limited by its potential height growth? *J. Biogeogr.* 35 (2008) 1851–1862.

[25] X.-C. Souto, L. Gonzalez, M.-J. Reigosa, Comparative analysis of allelopathic effects produced by four forestry species during decomposition process in their soils in Galicia (NWSpain), *J. Chem. Ecol.* 20 (11) (1994) 3005–3013.

[26] C. Gallet, F. Pellissier, Phenolic compounds in natural solutions of a coniferous forest, *J. Chem. Ecol.* 23 (1997) 2401–2412.

[27] Z.-H. Li, Q. Wang, X. Ruan, C.-D. Pan, D.-A. Jiang, Phenolics and plant allelopathy, *Molecules* 15 (2010) 8933–8952.

[28] M.-N. Fotelli, M. Rienks, H. Rennenberg, A. Geßler, Climate and forest management affect 15 N-uptake, N balance and biomass of European beech seedlings, *Trees-Struct. Funct.* 18 (2004) 157–166.

[29] M.-N. Fotelli, P. Rudolph, H. Rennenberg, A. Geßler, Irradiance and temperature affect the competitive interference of blackberry on the physiology of European beech seedlings, *New Phytol.* 165 (2004) 453–462.

[30] J.-A. Blanco, The representation of allelopathy in ecosystem-level forest models, *Ecol. Model.* 209 (2007) 65–77.

[31] A. Trute, A. Nahrstedt, Identification and quantitative analysis of phenolic compounds of the dry extract obtained from *Hedera helix* L., *Planta Med.* 63 (1997) 177–179.

[32] G. Bonanomi, M.-G. Sicurezza, S. Caporaso, A. Esposito, S. Mazzoleni, Phytotoxicity dynamics of decaying plant materials, *New Phytol.* 169 (2006) 571–578.

[33] L.-M. Ludwig, S.-J. Meiners, N.-L. Pisula, K.-A. Lang, Conditional allelopathic potential of temperate lianas, *Plant Ecol.* 213 (2012) 1927–1935.

[34] M. An, I.-R. Johnson, J.-V. Lovett, Mathematical modelling of residue allelopathy: the effects of intrinsic and extrinsic factors, *Plant Soil* 246 (2002) 11–22.

[35] A. Bolte, T. Czajkowski, C. Cocozza, R. Tognetti, M. de Miguel, E. Pšidová, I. Ditmarová, L. Dinca, S. Delzon, H. Cochard, A. Rašid, M. de Luis, B. Cvjetkovic, C. Heiri, J. Müller, Desiccation and mortality dynamics in seedlings of different European beech (*Fagus sylvatica* L.) populations under extreme drought conditions, *Front. Plant Sci.* 7 (2006) 751.

[36] R. Benavides, A. Escudero, L. Coll, P. Ferrandis, F. Gouriveau, J.-A. Hódar, R. Ogaya, S.-G. Rabasa, E. Grandá, B.-P. Santamaría, Survival vs. growth trade-off in early recruitment challenges global warming impacts on Mediterranean mountain trees, *Perspect. Plant Ecol. Syst.* 17 (2015) 369–378.

[37] C. Bertin, X. Yang, L.-A. Weston, The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere, *Plant Soil* 256 (2003) 67–83.

[38] Z. Huang, L. Liao, S. Wang, G. Cao, Allelopathy of phenolics from decomposing stump-roots in replant Chinese fir woodland, *J. Chem. Ecol.* 26 (9) (2000) 2211–2219.

[39] M.-J. Reigosa, L. González, Forest ecosystems and allelopathy, in : M.J. Reigosa, N. Pedrol, L. Nuria, González (Eds.), *Allelopathy—A Physiological Process with Ecological Implications*, Springer, 2003, pp. 451–463.

Titre : Rôles des facteurs locaux dans la distribution et la persistance des communautés à hêtre (*Fagus sylvatica*) en marge d'aire de répartition

Résumé :

En marge arrière d'aire de répartition, les espèces persistent ou disparaissent en réponse aux changements climatiques et autres facteurs globaux. Les refuges climatiques ont joué un rôle majeur dans la persistance de la biodiversité au cours des périodes de transitions climatiques majeures et une compréhension mécaniste claire de leur fonctionnement est primordiale pour la conservation des populations de marge arrière. En limite géographique sud-ouest de son aire de distribution, des fragments de hêtre (*Fagus sylvatica*) persistent dans des micro-refuges en raison de facteurs locaux. Connue pour sa biodiversité remarquable, la vallée du Ciron offre un laboratoire naturel idéal pour l'étude des refuges climatiques et la prédiction de leur évolution dans un climat régional de plus en plus chaud et sec. Cette thèse interdisciplinaire est centrée sur l'étude des populations de hêtres et des communautés associées par des approches *in situ* et *ex situ* combinant écologie des communautés et physique de l'environnement. Nos résultats mettent en évidence une forte originalité floristique des communautés du sous-bois des populations à hêtre de marge chaude, ainsi que l'existence de variations microclimatiques à fine échelle, fonction notamment de la topographie, de la présence de la rivière et de la localisation dans le paysage. Nous montrons que la régénération du hêtre dépend du microclimat et qu'elle est modulée par des interactions allélopathiques. De plus, notre étude met en avant le rôle facilitateur de la canopée forestière ainsi que l'importance du rayonnement solaire, au moins dans des conditions où ce dernier impacte peu la disponibilité en eau. L'ensemble des résultats suggèrent la persistance probable du hêtre dans la vallée du Ciron ainsi qu'une potentialité de présence plus importante dans le Bassin aquitain.

Mots clés : marge de distribution ; microclimat ; régénération ; écologie forestière ; communautés végétales

Title: Role of local factors in the distribution and the persistence of the European beech communities (*Fagus sylvatica*) at the margin of the distribution range

Abstract:

In the margin of their distribution range, species can persist or disappear in response to climate change and global factors. Climate refugia have played a major part in the persistence of biodiversity during periods of fundamental climatic transitions, and a clear mechanistic understanding of their functioning is essential for the conservation of marginal populations. In the southwestern geographical limit, fragments of beech populations (*Fagus sylvatica*) persist in micro-refugia due to the importance of local factors. Known for its remarkable biodiversity, the Ciron valley provides an ideal natural laboratory for studying climate refugia and predicting their evolution in an increasingly hot and dry regional climate. This interdisciplinary thesis involves the study of beech populations and associated communities through *in-situ* and *ex-situ* approaches combining community ecology and environmental physics. Our results underline the strong floristic originality of the undergrowth communities of warm-margin beech populations, and reveal the existence of fine-scale microclimatic variations caused, in particular, by the local topography, the presence of the river, and location in the landscape. We show that beech regeneration depends on microclimate and that it is modulated by allelopathic interactions. Moreover, our research highlights the facilitating role of the forest canopy and the importance of solar radiation, in conditions where it has low impact on water availability. The overall results suggest the likely persistence of beech in the Ciron Valley and a greater potential presence of beech in the Aquitanian Basin.

Keywords: distribution range; microclimate; regeneration; forest ecology; communities

UMR BIOGECO

[INRA-UNIVERSITE DE BORDEAUX, UMR 1202, 69 route d'Arcachon 33612 Cestas]