

ÉVOLUTION DES DIFFÉRENTES STRATES DANS LE PEUPEMENT LIGNEUX DE LA RÉSERVE BIOLOGIQUE DE LA TILLAIE EN FORÊT DE FONTAINEBLEAU ENTRE 1968 ET 2000

MAX BÉDÉNEAU

La réserve biologique intégrale de la Tillaie se trouve en forêt de Fontainebleau (environ 50 km au sud-est de Paris). Cette parcelle de 36 ha est classée Réserve biologique intégrale depuis 1953. Elle s'étend sur un plateau calcaire, recouvert de sables éoliens d'une altitude moyenne de 130 m, recevant une pluviométrie annuelle de 715 mm. Le sol, d'une épaisseur variant de 0,5 à 2 m, comprend ce sable et la partie supérieure du gravier calcaire. Les deux types principaux de végétation sont le *Melico-Fagetum*, sur sols bruns calcaires, présentant un mélange Hêtre-Charme, et le *Quercu-Fagetum*, sur sols podzoliques acides, avec un mélange Hêtre-Chêne.

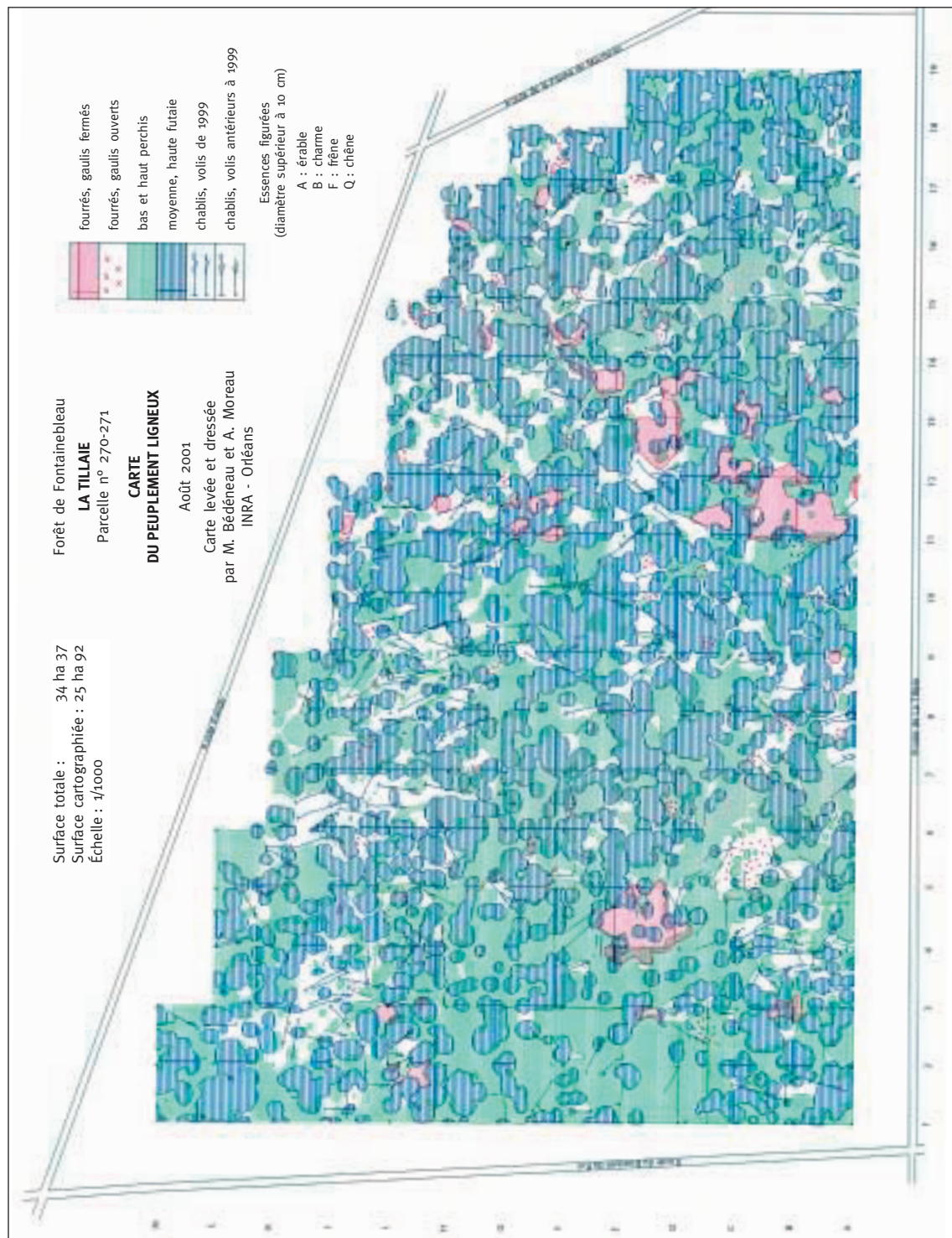
La dernière coupe à blanc remonterait à 1372 (Tendron, 1982), et toute pratique sylvicole aurait été absente ou très légère depuis lors, particulièrement du fait du classement en chasses royales sous Louis XIV, puis du statut de réserve artistique à la fin du XIX^e siècle (Pontailler *et al.*, 1997).

L'absence de traitements sylvicoles depuis de longues périodes fait de la Tillaie un milieu presque unique en France, dans laquelle la dynamique de la forêt s'approche d'une dynamique naturelle (Guinier, 1950 ; Faille *et al.*, 1984 ; Lemée, 1990). Pour cette raison, la réserve de la Tillaie a fait l'objet de nombreuses études, à la fois sur le peuplement forestier (Grand-Mesnil, 1982 ; Vivien, 1984 ; Lemée, 1987 ; Lemée, 1990) et sa dynamique (Faille *et al.*, 1984 ; Van Baren et Higen, 1984 ; Pontailler *et al.*, 1997 ; Zobi, 1997 ; Mountford, 2002), la flore et la faune (Guinier, 1950 ; Lemée, 1966).

En 1968, une première cartographie des peuplements ligneux de la Tillaie était réalisée, suivie de la carte des groupements végétaux et de la carte des sols (Bouchon *et al.*, 1973). Afin d'étudier l'évolution des différentes strates dans le peuplement ligneux de la réserve, nous avons réalisé une nouvelle cartographie similaire, 30 ans après (figure 1, p. 324). Cette cartographie répond en outre au besoin d'acquérir des données individuelles et spatialisées dans de tels peuplements (Goreaud, 2000), et facilitera les études futures et le suivi à plus long terme de ce peuplement unique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

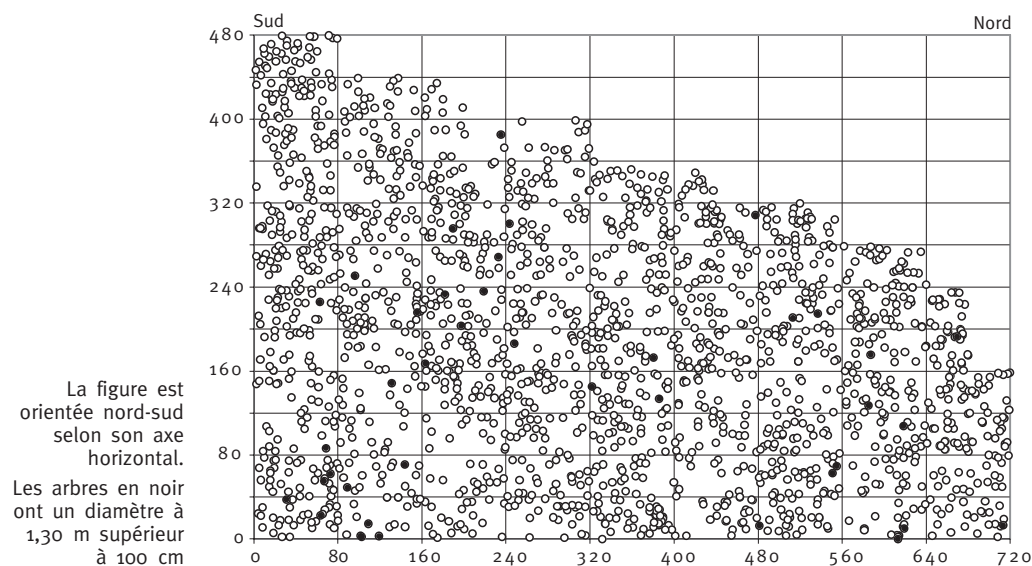
Un quadrillage de 40 m sur 40 m a été mis en place, en reprenant les mêmes origines qu'en 1968. On a éliminé une bande de 40 mètres à l'ouest et limité la zone cartographiée le long des axes routiers (ces parties sont trop visitées). Ceci réduit la surface cartographiée à 25 ha 92 a. La position des nœuds du réseau à maille carré a été déterminée à l'aide d'un théodolite Leica Wild TC 500, avec télémètre à réflectométrie infrarouge. La précision théorique du positionnement



ment est de l'ordre du millimètre, cette précision est dégradée lors de l'installation du piquet marquant le point. Les nœuds du quadrillage ont été matérialisés par des balises métalliques enfouies, ce qui permettra d'utiliser le même quadrillage pour le suivi à long terme du peuplement. En se plaçant sur le point situé au centre de 4 carrés élémentaires, on a relevé la position des arbres de diamètre à 1,30 m supérieur à 30 cm (figure 2, ci-dessous). Le réflecteur est placé contre le tronc, face à l'appareil, sur l'axe apparent. La valeur retenue est celle qui a été lue : il n'y a pas de correction en fonction du diamètre (en effet, le réflecteur se situant à l'extérieur de l'arbre, il y aurait lieu de corriger la valeur lue par la moitié du diamètre de l'arbre concerné). Pour chaque carré, une carte avec la position de tous les arbres a été éditée.

FIGURE 2

RÉPARTITION DES ARBRES VIVANTS



Nous avons ensuite cartographié les surfaces occupées par trois strates, les mêmes qu'en 1973, définies par des seuils de grosseur de diamètre (Bouchon *et al.*, 1973) :

- fourrés et gaulis : arbres de diamètre inférieur à 7 cm (figure 3, p. 326) ;
- bas et haut perchis : arbres supérieurs à 7 cm et inférieur à 30 cm de diamètre à 1,30 m (figure 4, p. 326) ;
- moyenne et haute futaie : arbres dont le diamètre à 1,30 m est au moins égal à 30 cm (figure 5, p. 326).

Pour établir la limite de ces strates, on a tendu autour de chaque carré élémentaire une ficelle marquant son périmètre. À l'intérieur de cette surface, la futaie a été délimitée par la projection verticale des limites des couronnes des arbres figurant sur la carte du carré. La limite des couronnes des strates inférieures a été mesurée soit par rapport aux troncs cartographiés, soit par rapport aux limites des couronnes de la futaie. On a relevé la position de chaque chablis en différenciant ceux qui sont issus de la tempête de décembre 1999, et ceux, plus anciens, dont la longueur est encore mesurable (figure 6, p. 327). La précision des limites des strates et des longueurs des troncs abattus est de l'ordre du mètre.

Les cartes obtenues sur le terrain ont été numérisées individuellement, puis assemblées, pour obtenir la cartographie de l'ensemble de la parcelle.

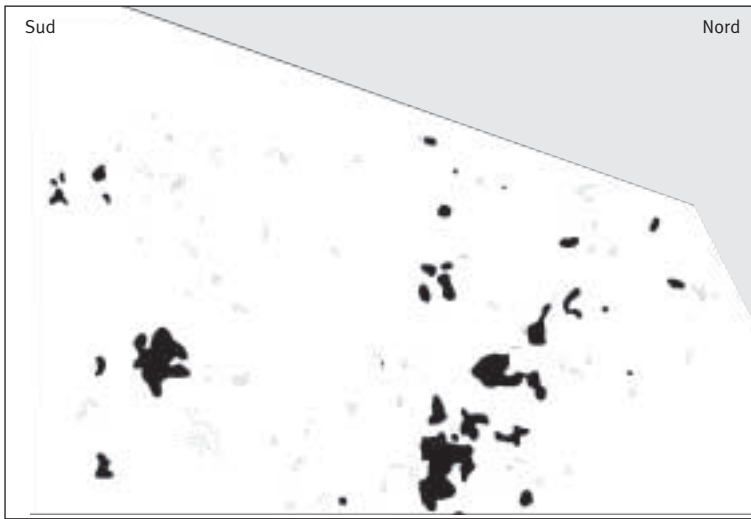


FIGURE 3
RÉPARTITION
DES FOURRÉS
ET DES GAULIS (en noir)

Le périmètre de la parcelle est indiqué par les lignes rectilignes du bas et de gauche de la figure et par les lignes obliques

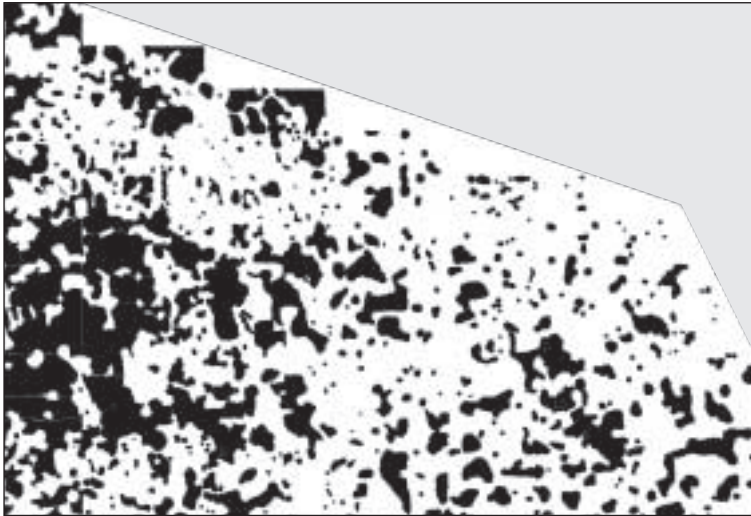


FIGURE 4
RÉPARTITION
DES PERCHIS (en noir)

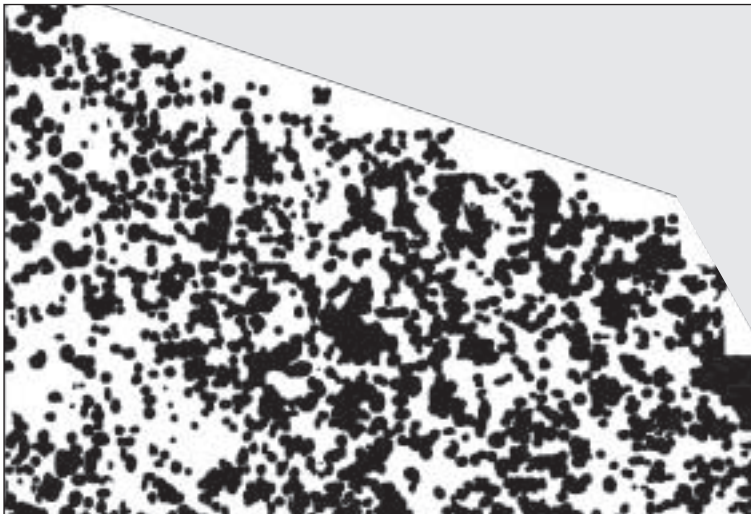


FIGURE 5
RÉPARTITION
DE LA FUTAIE (en noir)

L'inventaire complet des tiges de diamètre supérieur à 30 cm à 1,30 m a été effectué durant l'hiver 2000-2001, en utilisant un compas forestier gradué en classes de 1 cm.

Pour l'analyse de la structure spatiale, nous avons utilisé la fonction $L(r)$ (Besag, 1977) dérivée de la fonction de Ripley (1977), calculée en tenant compte des effets de bord et de la forme spécifique de la parcelle (Goreaud et Pélissier, 1999). Les calculs ont été effectués avec le module "Ripley" du logiciel gratuit ADE4 (Thioulouse *et al.*, 1997).

FIGURE 6

RÉPARTITION DES CHABLIS

Les troncs figurés en bleu et vert sont tombés en 1999 ; le diamètre des troncs en bleu à 1,30 m de longueur est supérieur à 30 cm, celui des troncs en vert est inférieur à 30 cm ; les troncs figurés en noir ont tous un diamètre supérieur à 30 cm, ils sont antérieurs à 1999



RÉSULTATS

Composition

Le peuplement ligneux est constitué par :

- le Hêtre, qui est de loin l'essence dominante ; le plus gros hêtre a un diamètre à 1,30 m de 165 cm. La régénération peut être abondante sur les quelques taches où elle a lieu, au sud, et selon un axe ouest-est sur la partie de sol podzolique. Ailleurs, elle se réduit à quelques bouquets épars de faible importance ;
- le Chêne, représenté par de vieux individus, compte encore 29 arbres de futaie, à la cime endommagée, majoritairement localisés dans la partie nord-ouest. Il n'y a aucun semis. Le plus gros arbre de la parcelle est un chêne de diamètre à 1,30 m égal à 166 cm ;

- l'Érable champêtre, sous forme épars, dans le gaulis perchis, un seul arbre de futaie est présent à l'est;
- le Charme est également présent dans l'étage du perchis en mélange avec le Hêtre, on compte néanmoins 7 individus dans la futaie, situés au sud;
- le Frêne, on relève 19 arbres de futaie, tous situés dans la bordure sud de la parcelle. Il existe quelques sujets épars dans les perchis.

Structure

La structure du peuplement ligneux est celle d'une forêt non exploitée ; les différentes strates sont représentées comme un assemblage de surfaces disjointes. Cependant, on peut trouver de larges zones d'une seule strate. Les clairières deviennent peu nombreuses, et seule la chute de nouveaux arbres en agrandit la taille (figure 7, ci-dessous). On en distingue 7 grandes, orientées est-ouest, d'une surface d'environ 4 000 mètres carrés. Les autres, de taille plus modeste, se répartissent plutôt dans la partie Nord de la parcelle.

Les strates sont réparties ainsi :

- fourré et gaulis (figure 3, p. 326) : 1,1 ha, soit 4 % de la surface cartographiée,
- perchis (figure 4, p. 326) : 8,9 ha, soit 34 % de la surface cartographiée,
- futaie (figure 5, p. 326) : 13,4 ha, soit 52 % de la surface cartographiée,
- clairières (figure 7, ci-dessous) : 5,7 ha, soit 22 % de la surface cartographiée.

Le total des surfaces est supérieur à 100 %, car il y a recouvrement des strates.

TABEAU I Pourcentage de la surface occupée par les différentes strates lors des deux cartographies

Strate	1968	2001	Différence 2001-1968
Fourré et gaulis	28%	4%	-24%
Perchis	28%	34%	6%
Futaie	46%	52%	6%
Clairières	non déterminé	22%	non déterminé



FIGURE 7
RÉPARTITION
DES CLAIRIÈRES
(en blanc)

Les chablis sont répartis dans les clairières selon un axe ouest-est. Les arbres abattus par la tempête de 1999 sont au nombre de 127, dont 17 arbres de perchis entraînés par la chute d'arbres de futaie. Il en avait été dénombré 154 en 1968, et 148 en 1990. Les chablis de 1999 représentent environ 6 % du nombre de tiges de futaie.

La position précise des arbres nous a permis d'étudier l'organisation de ceux-ci dans l'espace. Elle n'est pas le résultat de fluctuations aléatoires et indépendantes. Les arbres ne sont pas répartis au hasard ; ils présentent une certaine organisation, une structure, une agrégation en bouquets qui détermine aussi l'environnement local de chaque sujet. La structure spatiale des arbres de futaie (figure 8, ci-dessous) montre l'existence dans la réserve de zones d'agrégation assez grandes (de 12 à 80 m de rayon).

FIGURE 8 **STRUCTURE SPATIALE DES ARBRES VIVANTS**
Valeur de la fonction L(r), qui mesure l'agrégation spatiale d'un peuplement,
pour différentes distances d'analyse r (de 2 à 100 m)

Les courbes pointillées correspondent à l'hypothèse nulle de structure complètement aléatoire, calculée par la méthode de Monte Carlo (avec 10 000 simulations d'un peuplement de structure aléatoire). Pour les distances d'analyse comprises entre 12 et 80 m, la fonction L(r) calculée sur les arbres de futaie de la Tillaie est supérieure à l'intervalle de confiance, ce qui signifie que le peuplement présente une agrégation à ces distances.

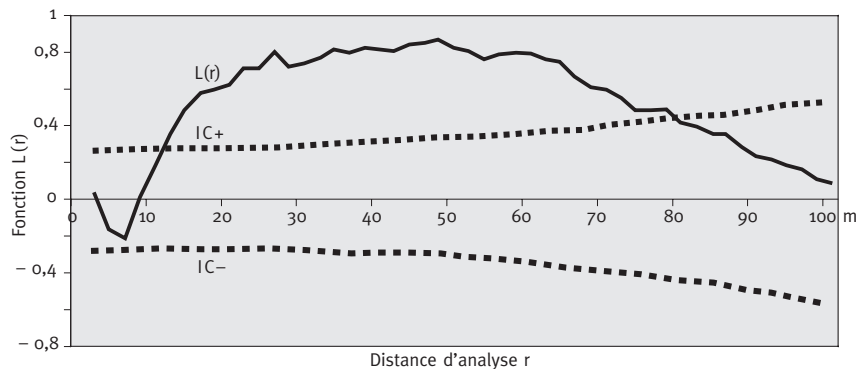
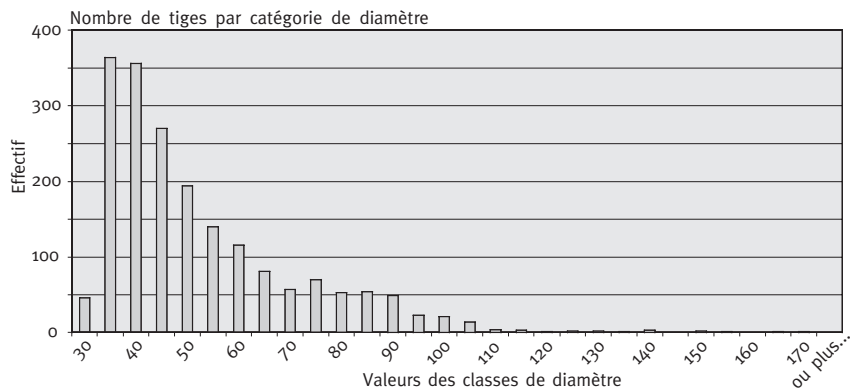


FIGURE 9 **INVENTAIRE DES ARBRES DE FUTAIE**



Ces résultats complètent les analyses effectuées sur la Tillaie à petite échelle par Zobi (1998), ainsi que les analyses sur la structure spatiale des chablis de 1967 et 1990 détaillés dans Goreaud (2000). Une étude plus poussée permettra de préciser le rôle des tempêtes dans la mise en place de cette structure.

Inventaire

Les résultats de l'inventaire sont présentés sur la figure 9 (p. 329). Sachant que les arbres de diamètre inférieur à 30 cm ne sont pas représentés, cette distribution est assez proche d'une distribution de peuplement jardiné. La majorité de la population de futaie correspond à des arbres de diamètre compris entre 30 et 45 cm. On note toutefois la présence d'un pic secondaire d'effectif pour des arbres plus gros, autour de 85 cm de diamètre.

DISCUSSION

Les principaux faits marquants qui se dégagent de cette cartographie sont :

- la régression du domaine de la régénération (semis, fourrés et gaulis),
- l'extension du domaine des perchis et futaie,
- l'ouverture de clairières plus vastes que celles qui existaient avant la tempête de 1999.

Les semis et fourrés sont situés dans le *Melico-Fagetum*, en lisière de la partie podzolique, pour la partie la plus importante. Çà et là, des taches diffuses de semis malingres et abrutis occupent quelque espace en bordure des clairières. La surface de régénération est passée de 28 % (Bachacou *et al.*, 1978) à 4 % en 30 ans. On peut tenter d'expliquer ce phénomène par la croissance des grands espaces de régénération de 1968, situés au sud et au centre de la parcelle, qui sont passés dans l'étage du perchis. En revanche, les semis n'ont que peu colonisé les espaces disponibles, sans doute gênés par les plantes héliophiles (Brachypode et Calamagrostis).

Depuis 1968, la vieille futaie s'est étendue d'une surface de 1,43 ha, soit 5,5 % de la surface cartographiée. Ce gain de surface est vraisemblablement dû au fait que d'anciens perchis sont passés en jeune futaie. Cet étage de futaie perd cependant à chaque tempête ses plus hauts sujets, qui entraînent dans leur chute des branches d'arbres voisins, ou même les déracinent aussi. C'est ainsi qu'une dizaine d'individus du perchis sont à terre, sous des sujets de la haute futaie. Le nombre d'arbres abattus par chaque incident climatique est de l'ordre de 150, ce qui, en 2001, représente environ 6 % du nombre total d'arbres de diamètre à 1,30 m supérieur à 30 cm.

Le perchis a également conquis de nouveaux espaces, principalement les anciens lieux de régénération. En 30 ans, sa surface a augmenté de 1,63 ha, soit 6,29 % de la surface cartographiée.

La taille des clairières est plus grande qu'en 1968, et ceci depuis la tempête de décembre 1999. En effet, les arbres qui sont tombés étaient situés près des anciennes clairières, et ont agrandi la taille de ces dernières. Il n'est donc pas rare de trouver en un même lieu des anciens et de nouveaux chablis.

Les aspects de clairières et de régénération posent le problème du maintien des strates boisées à la Tillaie. En effet, s'il n'y a pas de jeunes sujets pour prendre la place des anciens arbres, on va se trouver face à une forêt composée essentiellement de vieux sujets. Or, la fréquence des accidents climatiques allant augmentant, la parcelle pourrait perdre à chaque tempête de l'ordre de 6 % de ses gros bois.

Le Chêne est clairement appelé à disparaître, il n'est présent qu'en deux taches, et aucune régénération n'existe.

CONCLUSIONS

La cartographie du peuplement ligneux trente années après une première réalisation (Bouchon *et al.*, 1973) s'avère intéressante. Elle a permis d'étudier les évolutions du peuplement, et montre en particulier la tendance de la Tillaie à avoir un taux de recouvrement élevé par la futaie. En revanche, elle met en évidence un fort déclin des zones de semis, et une plus large ouverture des clairières. Tandis que la disparition du Chêne semble inéluctable, on peut s'interroger sur la résistance de cette réserve naturelle face aux tempêtes, dont la fréquence pourrait augmenter sensiblement (Pontailler *et al.*, 1997). Cette nouvelle cartographie permettra, dans l'avenir, d'effectuer des suivis individuels, donc plus précis, des arbres de ce peuplement.

Max BÉDÉNEAU

Unité Amélioration, Génétique et Physiologie forestières
INRA

F-45160 ARDON

(Max.Bedeneau@orleans.inra.fr)

Remerciements

Nous remercions l'Office national des Forêts de Fontainebleau pour l'aide et les facilités qu'il a bien voulu nous apporter tout au long de cette étude.

François Goreaud a rédigé la partie concernant la structure spatiale des arbres de futaie.

Alain Moreau s'est occupé de la partie technique de cette étude, Catherine Pasquier a apporté ses conseils pour les aspects topographiques.

Les données individuelles des arbres (position, espèce, diamètre) et la cartographie sont disponibles sur CD. Les données individuelles sont au format Excel®, la cartographie est au format PDF (Acrobat®).

BIBLIOGRAPHIE

- BACHACOU (J.), BOUCHON (J.), MARBEAU (J.-P.). — Étude structurale d'une régénération naturelle en forêt. *In* : Biométrie et Écologie / J.-M. Legay, R. Tomassone, n° 1. — Société française de Biométrie, 1978. — pp. 1-16.
- BESAG (J.). — Contribution to the discussion of Dr Ripley's paper. — *Journal of the Royal Statistical Society*, B 39, 1977, pp. 193-195.
- BOUCHON (J.), FAILLE (A.), LEMÉE (G.), ROBIN (A.-M.), SCHMITT (A.). — Cartes et notices des sols, du peuplement forestier et des groupements végétaux de la réserve biologique de la Tillaie en forêt de Fontainebleau. — Laboratoire d'Écologie végétale. Université Paris-Sud, Orsay, 1973. — 10 p. et 3 cartes.
- FAILLE (A.), LEMÉE (G.), PONTAILLER (J.-Y.). — Dynamique des clairières d'une forêt inexploitée (réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau). I : Origine et état actuel des ouvertures. — *Acta Oecologica, Oecologia Generalis*, vol. 5, n° 1, 1984, pp. 35-51.
- GOREAUD (F.). — Apports de l'analyse de la structure spatiale en forêt tempérée à l'étude et la modélisation des peuplements complexes. — ENGREF, 2000. — 361 p. (Thèse Docteur).
- GOREAUD (F.), PÉLISSIER (R.). — On explicit formulas of edge effect correction for Ripley's K-function. — *Journal of Vegetation Science*, vol. 10, n° 3, 1999, pp. 433-438.
- GRAND-MESNIL (H.N.). — À propos des réserves biologiques : questions d'histoire. — *La voix de la forêt*, n° 1, 1982, pp. 5-13.
- GUINIER (Ph.). — Foresterie et protection de la nature. L'exemple de Fontainebleau. — *Revue forestière française*, vol. II, 1950, pp. 703-717.

- LEMÉE (G.). — Sur l'intérêt écologique des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. — *Bulletin de la Société botanique de France*, vol. 113, n° 5-6, 1987, pp. 305-323.
- LEMÉE (G.). — Les Populations de Chêne (*Quercus petraea* Liebl.) des réserves biologiques de la Tillaie et du Gros Fouteau en forêt de Fontainebleau : structure, démographie, évolution. — *La Terre et la Vie* (revue écologie), 42, 1987, pp. 329-355.
- LEMÉE (G.). — Les Réserves biologiques de la Tillaie et du Gros Fouteau en forêt de Fontainebleau, écosystèmes climatiques. — *Bulletin de la Société botanique de France, Lettres botaniques*, n° 1, 137, 1990, pp. 47-62.
- MOUNTFORD (E.P.). — Fallen dead wood levels in the near-natural beech forest at La Tillaie reserve, Fontainebleau, France. — *Forestry*, vol. 75, n° 2, 2002, pp. 203-208.
- PONTAILLER (J.-Y.), FAILLE (A.), LEMÉE (G.). — Storms drive successional dynamics in natural forests : a case study in Fontainebleau forest (France). — *Forest Ecology and Management*, vol. 98, 1997, pp. 1-15.
- RIPLEY (B.D.). — Modelling spatial patterns. — *Journal of the Royal Statistical Society, B* 39, 1977, pp. 172-212.
- TENDRON (G.). — La Forêt de Fontainebleau : de l'écologie à la sylviculture. — Fontainebleau : ONF, 1982. — 78 p.
- THIOULOUSE (J.), CHESSEL (D.), DOLÉDEC (S.), OLIVIER (J.-M.). — ADE 4 : a multivariate analysis and graphical display software. — *Statistics and Computing*, 7, 1997, pp. 75-83.
- VAN BAREN (B.), HILGEN (P.). — Structuur en Dynamiek in La Tillaie, een ongrstoord beukenbos in het bosgebied van Fontainebleau. — Rijkinstituut voor Natuurbeheer Leersum, 1984. — 120 p. (Rapport).
- VIVIEN (J.). — Les vieilles écorces de la Tillaie. — *La voix de la forêt*, n° 2, 1984, pp. 21-23.
- ZOBI (I.C.). — Analyse de la répartition spatiale des arbres dans la réserve biologique intégrale de la Tillaie (forêt de Fontainebleau). — ENGREF, 1997. — 26 p. (Rapport de stage).

ÉVOLUTION DES DIFFÉRENTES STRATES DANS LE PEUPEMENT LIGNEUX DE LA RÉSERVE BIOLOGIQUE DE LA TILLAIE EN FORÊT DE FONTAINEBLEAU ENTRE 1968 ET 2000 [Résumé]

Nous avons effectué, en 2000 et 2001, une nouvelle cartographie du peuplement ligneux de la réserve biologique de la Tillaie, en forêt de Fontainebleau, qui vient compléter la première cartographie réalisée pendant l'été 1968, et apporte donc des précisions sur la dynamique du peuplement.

Cette cartographie prend en compte les trois étages définis en 1968 (fourrés et gaulis, perchis, moyenne et haute futaie) et les chablis, en distinguant les dégâts dus à la tempête de 1999 et les arbres tombés précédemment. Pour l'étage de la futaie, tous les arbres de diamètre à 1,30 m supérieur à 30 cm ont en outre été localisés précisément, puis inventoriés.

La confrontation avec la cartographie de 1968 montre une nette diminution de la surface des régénérations au profit de l'extension du domaine de la futaie. Du fait de la tempête de 1999, la taille des clairières a augmenté ; le nombre de chablis est équivalent à celui de 1968. Le Chêne décline inéluctablement en restant cantonné dans les deux sites décrits en 1968, au nord-ouest et à l'est de la parcelle.

CHANGES IN THE WOODY STOREYS OF THE TILLAIE BIOLOGICAL RESERVE IN THE FONTAINEBLEAU FOREST BETWEEN 1968 AND 2000 [Abstract]

In 2000 and 2001, we mapped the woody population of the *Tillaie* biological reserve in the *Fontainebleau* forest to follow up the initial map that was established in the summer of 1968 and produce information on population dynamics.

The survey covers the three storeys defined in 1968 (thickets and saplings, pole wood, medium high and high forest) and windthrows with a distinction made between damage caused by the 1999 storms and trees that had fallen previous to that. For the medium high and high forest storey, all trees whose girth at 1.30 m was over 30 cm were precisely located and entered on record.

A comparison with the 1968 map shows a sharp decrease in the regeneration area that has given way to an extended high forest area. The effect of the 1999 storms has been to increase clearing size. Windfalls are equivalent to 1968 levels. Oak is declining relentlessly and has remained restricted to the two sites described in 1968, in the north western and eastern sectors of the plot.