

LE HÊTRE (*FAGUS SILVATICA* L.) ET SES PROBLÈMES EN FORÊT DE VILLERS-COTTERÊTS (AISNE)

CONTRIBUTION A LA MISE AU POINT D'UNE MÉTHODE DYNAMIQUE D'ÉTUDE ÉCOLOGIQUE
DU MILIEU FORESTIER

M. BECKER

*Laboratoire de Botanique forestière,
Centre national de Recherches forestières, 54 - Nancy
Institut national de la Recherche agronomique*

SOMMAIRE

Le but de cette étude est double : d'une part préciser les liaisons existant entre les difficultés de la régénération du Hêtre en forêt de Villers-Cotterêts, la fertilité des stations, l'écologie et la flore, d'autre part améliorer une méthode d'étude dynamique du milieu apte à résoudre ce type de problème forestier.

L'étude floristique est menée parallèlement à l'étude écologique (150 relevés mixtes). Deux méthodes d'interprétation des données sont utilisées et comparées : la méthode des groupes écologiques statistiques (GOUNOT, 1959) et une méthode purement mathématique faisant appel à l'analyse des composantes principales, la régression orthogonalisée et l'analyse discriminante.

INTRODUCTION

Le présent travail se fixe trois principaux objectifs :

— apporter sa contribution à l'étude d'un important problème forestier, celui de la régénération du Hêtre sur les terrains siliceux du domaine atlantique, et, de façon plus générale, celui de la définition d'une doctrine de la sylviculture du Hêtre s'appuyant sur des données scientifiques solides ;

— préciser ou découvrir l'écologie d'un certain nombre d'espèces herbacées ou arbustives dans ce type de milieu, et en particulier leur valeur indicatrice quant aux potentialités forestières des stations qu'elles caractérisent ;

— perfectionner une méthode dynamique d'étude écologique du milieu forestier qui tienne compte de ses caractéristiques propres et des objectifs du sylviculteur.

Naturellement ces trois aspects de l'étude sont dans la pratique étroitement imbriqués.

C'est sur l'initiative de l'Office national des Forêts que le CNRF a été amené à s'intéresser aux difficultés de régénération du Hêtre sur sols sableux en forêt de Villers-Cotterêts. Trois stations ou laboratoires coopèrent à cette étude et se succèdent dans le temps :

— *Laboratoire de Botanique forestière* : notre rôle est de faire une étude dynamique (1) de l'ensemble du massif en vue de définir un certain nombre de types de stations caractérisés par leurs conditions écologiques, leur peuplement et leur flore.

Les liaisons qui se dégagent entre flore, écologie et types de peuplement pourront se traduire ultérieurement par une cartographie du massif, dans laquelle les groupements végétaux caractériseront des zones à écologie homogène et potentialité forestière semblable.

— *Station de Sylviculture et de Production* : pour les stations ainsi définies, elle traduit quantitativement les données qualitatives précédemment obtenues relatives à la productivité. Par ailleurs Villers-Cotterêts compte parmi les forêts où elle s'est fixé pour but d'établir des « normes » indiquant la structure optimale du peuplement pour obtenir un Hêtre de déroulage de haute qualité. Enfin elle continue d'y suivre des placettes d'expérience mises en place en 1921 concernant essentiellement la rotation et l'intensité des éclaircies.

— *Station de Recherches sur les Sols forestiers et la Fertilisation* : l'étude écologique lui fournit un certain nombre de stations-types dont elle étudie minutieusement les conditions édaphiques. Elle confirme ou non les hypothèses de l'écologiste, en émet de nouvelles et passe à l'expérimentation, en vue, d'une part de les vérifier, d'autre part de tester les remèdes envisagés.

I. — GÉNÉRALITÉS

1.1. — *Présentation d'ensemble du massif*

La forêt domaniale de Retz est plus communément appelée forêt de Villers-Cotterêts (étymologie : « Ville à côté de Retz »).

D'une surface totale de 13 000 ha, elle s'étend en majeure partie sur le département de l'Aisne (12 600 ha) et un peu sur celui de l'Oise (400 ha). L'essentiel de la forêt a une altitude comprise entre 120 et 190 m.

Elle occupe les collines et plateaux autour de Villers-Cotterêts entre la vallée de l'Aisne (au nord) et la vallée de l'Ourcq (au sud).

Elle est composée d'un massif principal en forme de fer à cheval (concavité tournée vers l'ouest) et de trois massifs annexes (appelés « buissons ») au sud-est.

1.2. — *Géologie*

La forêt est assise sur des terrains tertiaires. L'étage de base est le Lutécien ou Calcaire grossier, qui affleure surtout à l'est. A sa partie supérieure se trouvent des alternances de marnes blanches et quelquefois verdâtres (elles ont été rencontrées au cours de l'étude), et de plaquettes d'un calcaire compact et siliceux (caillasses).

Cette assise est recouverte, sur plus des deux tiers de la forêt par les Sables et Grès de Beauchamp de l'Auvervien. Il s'agit d'une puissante formation de sable quartzeux blanc (elle atteint 40 m entre Crépy et Villers-Cotterêts), avec deux niveaux de grès distincts, l'un à la partie supérieure de l'étage, très irrégulier, l'autre un peu au-dessus de la partie moyenne, beaucoup plus constant.

Le Travertin de Saint-Ouen couvre une surface importante de la branche sud du fer à cheval

(1) Par étude écologique dynamique d'un massif, il faut entendre une étude à base d'observations écologiques et floristiques, faites sur un échantillonnage de relevés qui doit être représentatif de l'ensemble de ce massif et suffisamment dense pour obtenir des résultats statistiquement valables. Les points-relevés ne sont parcourus qu'une seule fois, et chaque arrêt ne dure pas plus de 30 à 45 minutes.

formé par le massif. Ce sont des alternances de marnes blanches et de calcaire tantôt pur, tantôt siliceux. Cette formation pourrait avoir un peu enrichi en argile le sable de l'étage inférieur. L'étude a montré en effet que les Sables de Beauchamp sont parfois plus ou moins argileux.

Vient ensuite toute une série d'étages qui forment la crête de la branche nord du fer à cheval ; ils ne couvrent au total qu'une faible surface de la forêt. Ce sont dans l'ordre les Marnes du Ludien, les Argiles vertes du Sannoisien, le Sable de Fontainebleau du Stampien et la Meulière de Beauce de l'Aquitainien.

Enfin, la carte géologique au 1/80 000 (Soissons. Flle 33, 1832, revue en 1852) n'indique que sur une très faible surface la présence de « Limon des plateaux », reposant sur Travertin de Saint-Ouen. Il faut signaler dès maintenant que ce limon est en réalité infiniment plus fréquent ; cette question sera largement reprise dans le chapitre concernant les résultats de l'étude, paragraphe Géomorphologie.

1.3. — Climat

Le climat forme une transition entre le climat parisien type, relativement sec, et le climat d'influence continentale.

Il n'existe pas de poste météorologique à Villers-Cotterêts et les données rassemblées dans le tableau I sont fournies par les postes les plus proches. Ce sont des valeurs normales calculées sur la période 1851 à 1900.

La pluviométrie est celle de Retz (alt. 108 m), à 14 km au sud-ouest de Villers. Les nombres moyens de jours de pluie sont ceux de la Ferté-Milon (alt. 69 m), à 7 km au sud de Villers. Les pluies sont assez fréquentes et bien échelonnées sur toute l'année. On décèle deux légers maxima, l'un en juillet (influence continentale), l'autre en octobre (influence atlantique) ; la moyenne annuelle (630 mm) n'est pas considérable.

Cette pluviosité un peu faible est en partie compensée par une nébulosité non négligeable. Le tableau I donne le nombre de jours de brouillard à Compiègne.

Les températures sont celles de la Ferté-Milon. Les grandes gelées sont rares (61 jours de gelée par an en moyenne). Celles qui sont le plus à craindre sont les gelées tardives de printemps, assez fréquentes, qui compromettent les fructifications.

A l'aide des données d'insolation à Compiègne et des températures moyennes à la Ferté-Milon, l'évapotranspiration potentielle a été évaluée, mois par mois, en appliquant la formule de TURC :

$$\text{ETP en mm/mois} = 0,40 \frac{t}{t+15} (I_g + 50)$$

$$\text{dans laquelle } I_g = I_{g,A} \left(0,18 + 0,62 \frac{h}{H} \right)$$

t = température moyenne du mois,

H = moyenne théorique en heures de la durée astronomique du jour,

h = moyenne observée de l'insolation en heures/jour,

$I_{g,A}$ = radiation solaire maximale théorique du mois (tables d'ANGOT) (en cal/cm²/jour).

Les résultats sont consignés dans le tableau I. Globalement la pluviosité (630 mm) semble, sur l'année, pouvoir répondre à la demande du climat (606,3 mm). Mais il est nécessaire de voir l'évolution mois par mois de ces deux valeurs.

Les mois humides, c'est-à-dire ceux où la pluviosité est supérieure à l'ETP, vont d'octobre à mars compris ; le total des excédents est de 179,3 mm. Or on estime qu'un sol à texture moyenne est capable de retenir l'équivalent de 100 mm, réserves qui pourront être utilisées pendant les mois secs. Environ 79,3 mm sont donc perdus par drainage.

Les mois secs, c'est-à-dire ceux où la pluviosité est inférieure à l'ETP, vont d'avril à septembre compris. En fait, compte tenu de la réserve estimée à 100 mm, ce n'est qu'au cours de la première quinzaine de juillet que l'ETR (Evapotranspiration réelle) devient inférieure à l'ETP, et ceci jusqu'à fin septembre.

En réalité, il ne faut pas perdre de vue que ce chiffre de 100 mm est une valeur moyenne, et que dans certaines stations à substrat très sableux, elle est bien inférieure ; le manque d'eau se fait alors sentir plus tôt (fin mai, début juin) et pourrait être critique les années où la pluviosité de printemps est inférieure à la moyenne. Ce point sera à nouveau évoqué dans le chapitre relatif à la discussion des résultats.

TABLEAU I
Données climatiques

	J	F	M	A	M	J	Jt	A	S	O	N	D	Année
Pluviosité à Retz	43	33	44	41	57	61	67	56	61	66	54	47	630
Nombre de jours de pluie à la Ferté-Milon	18	14	13	13	14	12	12	13	11	16	17	16	169
Nombre de jours de brouillard à Compiègne	6	7	5	3	3	2	1	4	6	7	7	8	60
Températures à la Ferté-Milon :													
Moyenne	2,0	3,6	6,1	10,2	13,3	16,7	18,6	18,1	15,3	10,5	6,8	2,5	10,2
Moyenne des Minima .	-0,9	-0,4	0,3	4,0	6,6	9,9	12,0	11,0	8,9	5,7	2,4	-0,1	5,0
Moyenne des Maxima	4,9	7,6	11,9	16,4	20,0	23,5	25,2	25,2	21,7	15,3	9,2	5,1	15,5
Heures d'ensoleillement à Compiègne .	48	81	129	143	176	183	199	193	158	106	49	43	1 508
ETP en mm (TURC) .	5,6	14,2	32,1	58,5	85,2	99,0	101,2	89,9	64,8	34,1	15,7	6,0	606,3

1.4. — *Situation actuelle du massif. Ses problèmes*

Il est remarquable de noter qu'au cours des siècles, malgré bien des vicissitudes dues à de nombreux changements de propriétaires (avant de devenir définitivement propriété de l'Etat), la forêt de Retz a presque toujours été traitée en futaie. C'est un atout non négligeable dans ce type d'étude phytosociologique.

L'aménagement actuel — qui arrive à expiration — fixe la révolution à 135 ans et la « possibilité » totale à 4,5 m³/ha/an dans les séries normales. En fait, sur la période 1957-1961, la production totale a été de 6,5 m³/ha/an.

L'essence dominante est le Hêtre (45 %). Viennent ensuite le Charme (30 %), le Chêne (20 %) — on y trouve le Pédonculé et surtout le Rouvre — et diverses essences secondaires (naturelles : Bouleau, Frêne, Saule, ou introduites : Pin laricio de Corse, Pin sylvestre, Pin Weymouth). Le Hêtre des bonnes stations est très élancé, dépasse souvent 40 m à maturité et donne 20 à 30 % de bois de déroulage.

Les archives signalent que les « réformateurs » de 1672 proclamaient que la forêt de Retz était « la plus noble et la mieux plantée du Royaume ». Aujourd'hui elle compte toujours parmi nos plus belles hêtraies. Pourtant cette futaie magnifique menace en maints endroits, à moins d'interventions énergiques, de passer à la lande au moment critique de la régénération. On pourrait croire que le problème est neuf, que certains sols arrivent à épuisement, puisque nos prédécesseurs ont su nous faire parvenir un massif en excellent état. Ce serait sans nul doute sous-estimer les efforts considérables faits dans le passé pour compenser par plantations les manques de régénération naturelle.

Mais les problèmes de main-d'œuvre sont tels aujourd'hui que cette régénération artificielle coûte fort cher et que le Forestier est tout naturellement tenté de substituer au Hêtre d'autres essences qui amortiront plus vite et plus sûrement les frais d'installation (résineux divers, peupliers...).

Notre but n'est pas de trouver une solution qui permette de garder à tout prix le Hêtre. Il est, en s'appuyant sur la végétation :

— d'abord de chercher les raisons pour lesquelles, sur stations siliceuses, la régénération naturelle est tantôt facile, tantôt quasiment impossible à réussir,

— ensuite d'imaginer et de tester des remèdes qui soient économiquement valables,

— enfin, si ces remèdes ne sont pas applicables, ou applicables seulement à certaines des stations en cause, de faire la part des stations où l'on pourra espérer une régénération naturelle satisfaisante, de celles où des interventions pourront être envisagées pour aider cette régénération, et de celles où l'on devra envisager autre chose qu'une futaie productive de Hêtre (cet autre chose pouvant être aussi bien une série artistique ou touristique qu'une plantation de résineux à croissance rapide).

II. — TRAVAIL DE TERRAIN

2.1. — *Préparation à l'étude de terrain*

Des expériences précédentes (AUSSENAC G., BECKER M., 1968) nous ont appris qu'il était nécessaire, au moment de l'exploitation des données, de diviser une étude

écologique en plusieurs sous-études distinctes lorsqu'un facteur important du milieu ne pouvait prendre qu'un nombre restreint de valeurs impossibles à hiérarchiser.

C'est le cas de la Géologie à Villers-Cotterêts, où l'on ne peut schématiquement avoir affaire qu'à des terrains calcaires ou des terrains sableux. Or le problème de régénération du Hêtre n'est aigu que sur terrains siliceux, qui dominent d'ailleurs nettement. A part quelques exceptions qui fourniront des points de comparaison mais qui seront exclues au moment de l'analyse, l'échantillonnage des points-relevés ne portera donc que sur les terrains dits « sableux ».

2.11. *Tournée préparatoire*

Une première tournée a permis d'avoir une vue d'ensemble du massif et de fournir d'utiles renseignements permettant de résoudre le délicat problème de l'échantillonnage.

Au vu des peuplements et de la flore, les zones à inventorier furent limitées aux parcelles très âgées (l'âge moyen des parcelles étudiées est de 135 ans). Les raisons de ce choix sont les suivantes :

— Un des objectifs fondamentaux de l'étude étant d'expliquer les grandes irrégularités de réussite dans la régénération, ce n'est que dans ces parcelles déjà bien ouvertes que l'on peut en apprécier la promesse.

— La flore herbacée des jeunes futaies de Hêtre est très pauvre, voire même absente. C'est donc dans ces mêmes parcelles âgées que, grâce à l'éclaircissement, le potentiel floristique maximum des stations peut s'exprimer. Si des espèces caractéristiques ou des groupes écologiques y sont définis, il est nécessaire de voir ensuite dans quelle mesure ils se retrouvent dans des parcelles moins âgées pour lesquelles le Forestier s'interroge sur les mesures optimales à prendre en vue d'une bonne régénération.

— On sait enfin qu'à partir de 140-150 ans, la hauteur dominante atteinte par le Hêtre acquiert son maximum et caractérise de façon très satisfaisante une station quant à sa fertilité. Pour les arbres plus jeunes, il est nécessaire de corriger la hauteur en fonction de l'âge. Or cet âge n'est souvent pas connu avec une précision supérieure à 20 ans. Cette imprécision serait critique dans de jeunes parcelles où la croissance est forte ; elle l'est beaucoup moins à partir d'une centaine d'années, car la courbe de la hauteur en fonction de l'âge tend alors nettement vers son asymptote horizontale.

2.12. *Utilisation de la couverture photographique aérienne*

L'échantillonnage des points-relevés a été fait sur photographies aériennes. La dernière mission de l'Institut Géographique National est celle du 20 juin 1961 (11 h), et les clichés sont d'excellente qualité, tant pour l'émulsion panchromatique que pour l'émulsion infrarouge.

La surface totale des zones retenues pour l'étude, au vu de ces photos, atteint environ 1 800 ha. A l'intérieur de cette surface de 1 800 ha, le choix des points relevés a été fait au hasard. La densité retenue est de un relevé pour 12 ha. Une grille à mailles carrées est posée au hasard sur les photographies et les sommets des carrés déterminent l'emplacement des relevés, distants les uns des autres de 350 m. 151 points ont donc ainsi été matérialisés.

Avec l'aide simultanée des photographies et des cartes de l'IGN au 1/25 000, le cheminement le plus économique pour atteindre chaque relevé a été établi au bureau, en indiquant les routes et les chemins à emprunter, les orientations à prendre et les distances à parcourir, mesurées sur la photo (après en avoir calculé l'échelle exacte).

2.2. — *Présentation du travail de terrain*

La détermination au bureau du cheminement le plus économique fait gagner un temps précieux sur le terrain. La densité tout à fait satisfaisante des routes et des chemins carrossables a d'autre part largement facilité l'approche des relevés. Leur détermination finale précise se fait au pas et à la boussole.

Le relevé comprend deux principaux aspects : floristique et écologique.

2.2.1. *Aspect floristique*

Sur une surface de 100 m², qui s'est avérée correspondre de façon satisfaisante à la notion d'aire minimum dans ce type de forêt, on procède à un inventaire floristique complet, strate par strate.

Pour la strate arborescente sont notés le nom et la proportion des différentes essences.

Pour les strates arbustive, herbacée et muscinale sont notés le nom des espèces, leur abondance-dominance en pourcentage de recouvrement, leur mode de répartition et leur état phénologique.

2.2.2. *Aspect écologique*

L'âge du peuplement est connu approximativement grâce à l'aménagement.

La pente est mesurée à l'aide d'un clysimètre. On note la position topographique, l'exposition ; le couvert angulaire est apprécié visuellement.

Pour chaque relevé la hauteur dominante du peuplement est appréciée par la mesure d'un arbre à l'aide d'un dendromètre Blume-Leiss. Le but de cette opération résidait dans l'espoir que l'imprécision de l'appréciation de la fertilité pour un relevé par la mesure d'un seul arbre serait compensée par le grand nombre de relevés effectués sur l'ensemble du massif. On verra que cette hypothèse s'est trouvée vérifiée de façon tout-à-fait satisfaisante.

Conditions édaphiques

C'est un des aspects essentiels de ce type d'étude. Une fosse sommaire d'une profondeur de 50 à 60 cm est ouverte pour chaque relevé. L'examen est complété à la sonde agrologique.

Sont notés :

- l'épaisseur et le type d'humus,
- la profondeur atteinte par chaque horizon,
- sa couleur ⁽¹⁾,
- sa texture appréciée au doigt,
- sa structure,
- sa réaction à l'acide chlorhydrique,
- son pH (pour 2 ou 3 des horizons seulement),
- la présence ou non et l'abondance des cailloux ; leur nature,
- la présence ou non de phénomènes d'hydromorphie, leur importance,
- la nature de la roche-mère.

Cet examen permet de donner un nom provisoire au type de sol étudié.

(1) D'après le code Munsell Soil Color Charts.

Dans chaque profil, à une profondeur de 25 à 30 cm, est effectué un prélèvement à l'aide d'un cylindre de volume connu (environ 240 cm³). Le contenu du cylindre est immédiatement transvasé dans un sachet en matière plastique que l'on ferme hermétiquement.

Ce prélèvement fournit deux indications très importantes :

- la densité apparente D' , par pesée après passage à l'étuve (24 h à 105°) ;

$$D' = \frac{P \text{ (en g)}}{240}$$

- une indication sur l'approvisionnement en eau en période estivale. La méthode décrite ci-dessous, que nous avons utilisée pour la première fois dans la présente étude, s'est avérée très fructueuse.

La teneur en « eau utile », plus couramment étudiée, est en liaison très étroite avec la texture du sol, mais à peu près avec elle seule. Il nous a semblé que la teneur effective en eau, à une date déterminée, caractérisait beaucoup mieux l'écologie d'une station quant à l'alimentation en eau, car elle est fonction non seulement de la texture, mais d'autres facteurs du milieu, en particulier de la position topographique. Ainsi le même sol sableux sera très favorable ou extrêmement sec, en été, selon qu'il sera dans un fond de vallon ou au sommet d'une butte.

La difficulté réside dans le fait qu'il semble nécessaire d'effectuer tous les prélèvements le même jour pour obtenir des résultats comparables. C'est tout à fait impossible dans ce type d'étude, dans lequel en fait le travail de terrain s'est échelonné entre le 31 mai et le 20 juillet.

Pour tourner en grande partie cette difficulté, un profil a été choisi comme étalon ; un prélèvement y a été effectué en début de chaque journée de travail, avant de repartir étudier de nouvelles stations. Après la campagne, la valeur de la teneur en eau effective de chaque échantillon à une date donnée a été corrigée en fonction de la teneur en eau de l'étalon le même jour. La teneur effective en eau « utilisable » par les plantes est évaluée par différence entre le poids au moment du prélèvement et le poids après séchage à l'air pendant dix jours dans un local aéré.

III. — MÉTHODES D'INTERPRÉTATION ÉCOLOGIQUE

A l'occasion d'une précédente étude du même style (écologique et dynamique) dans un massif forestier de l'est de la France (AUSSENAC G., BECKER M., 1968), deux méthodes d'interprétation des données avaient été utilisées conjointement :

- la méthode des groupes écologiques statistiques, mise au point par GOUNOT (1958),
- une méthode purement mathématique nécessitant l'utilisation d'un ordinateur.

Les avantages de la méthode mathématique, bien qu'incontestables (voir plus loin), n'étaient pas tels qu'il fût possible, au vu de cette première confrontation, d'opter définitivement pour l'une ou l'autre méthode.

C'est la raison pour laquelle les données recueillies ici lors de l'étude de terrain ont été traitées par les deux méthodes. Celles-ci seront à nouveau confrontées en fin du paragraphe relatif aux résultats.

3.1. — Présentation des données

L'une et l'autre méthode supposent la mise des données sur cartes perforées. Afin de limiter le travail de perforation manuelle, leur présentation a été conçue de façon à convenir au traitement

par l'une ou l'autre méthode. Le lot de cartes obtenu est reproduit automatiquement et sans risque d'erreurs grâce à une duplicatrice.

De plus, en vue de restreindre le lot de cartes à manipuler (9 000 lors de la précédente étude), il a été établi une carte par relevé. Pour ce faire, seules les espèces présentes dans plus de 4 relevés (sur 151) ont été prises en compte, soit 61. Sur les 80 colonnes disponibles d'une carte, chaque espèce possède sa colonne propre, entre 20 et 80, où est notée son absence dans le relevé correspondant (0), ou son abondance-dominance (de 1 à 5).

Il reste donc 19 colonnes pour la partie écologique du relevé.

L'analyse mathématique, beaucoup plus strictement que la méthode des groupes écologiques, exige que les valeurs de chaque facteur à prendre en compte, à défaut de former une échelle continue, puissent être hiérarchisées de façon logique.

Cela ne pose pas de problème pour des facteurs tels que la pente, le couvert angulaire, la teneur en eau de l'échantillon prélevé, la densité apparente, etc. qui s'expriment automatiquement par des données chiffrées. D'autres facteurs, tels que la nature géologique du substrat, le type génétique de sol, la structure du peuplement, sont beaucoup plus délicats à utiliser. C'est ainsi que deux colonnes ont dû être réservées pour le type de sol, l'une pour la série hydromorphe, l'autre pour la série lessivée.

Voici les codes retenus pour les facteurs écologiques qui sont dans ce cas :

Nature du substrat :

- 0 Sable de Beauchamp pur,
- 1 Sable un peu argileux ou sable limoneux,
- 2 Sable sur couche d'argile à plus de 80 cm,
- 3 Limon sur sable à plus de 80 cm et à moins de 1,20 m,
- 4 Limon profond.

Type génétique de sol :

Série hydromorphe :

- 0 Pas de phénomènes d'oxydo-réduction
- 1 Quelques phénomènes d'oxydo-réduction
- 2 Présence d'un horizon B_0 profond
- 3 Horizon B_0 superficiel

Série lessivée :

- 0 Sol brun lessivé
- 1 Sol lessivé
- 2 Sol lessivé ; début de podzolisation
- 3 Sol ocre podzolique
- 4 Sol podzolique
- 5 Podzol vrai

Texture à 20 cm :

- 0 L
- 1 Ls
- 2 LS
- 3 Sl
- 4 S

Épaisseur de l'horizon A_0 :

- 0 1 cm de litière non décomposée
- 1 2-3 cm de litière
- 2 plus de 3 cm de litière
- 3 2-3 cm de litière + 1 cm fibreux
- 4 idem + 2-3 cm fibreux
- 5 idem + plus de 3 cm fibreux.

Structure du peuplement :

- 0 Chêne sessile + Hêtre
- 1 Hêtre + Chêne sessile
- 2 Hêtraie pure
- 3 Hêtre + Chêne (surtout pédonculé) + Charme
- 4 (Chêne pédonculé) + Charme + Hêtre.

Les autres facteurs directement mesurables gardés pour l'analyse sont : la pente, le couvert angulaire, la teneur en eau de l'échantillon prélevé à 25 cm, sa densité apparente, la profondeur atteinte par l'horizon A_2 , le nombre d'espèces présentes dans le relevé, l'abondance-dominance du Hêtre (strate arbustive + strate herbacée) et la hauteur corrigée de l'arbre mesuré.

La hauteur brute mesurée a été en effet corrigée en fonction de l'âge présumé de l'arbre. Pour la gamme d'âges présente (90 à 175 ans), un ajustement linéaire de la hauteur en fonction de l'âge est très satisfaisant. L'équation de régression a été calculée (Y : hauteur en mètres ; X : âge en années) : $Y = 0,055 X + 29,9$. La pente de cette droite est très faible : l'arbre ne pousse que très lentement au-delà d'une centaine d'années.

L'âge moyen des placettes étudiées est de 135 ans. La hauteur mesurée Y a été corrigée d'une quantité $D(Y)$:

$$Y' = Y + D(Y) = Y + 0,065(135 - X).$$

3.2. — Méthode des groupes écologiques statistiques

La méthode a été mise au point par GOUNOT (1958). Rappelons qu'un groupe écologique statistique est défini comme un groupe d'espèces à écologie semblable, très rares dans les relevés qui ne présentent pas les caractéristiques écologiques du groupe et qui sont statistiquement indépendantes les unes des autres si l'on considère uniquement les relevés effectués dans les stations favorables à l'installation du groupe considéré.

Les données sur cartes perforées ont été traitées à l'aide du matériel mécanographique de l'Inventaire forestier national. Facteur par facteur, des histogrammes sont établis, qui caractérisent la réponse de chaque espèce. Ces histogrammes utilisent les fréquences relatives des espèces, de façon à accorder un poids identique à chaque classe du facteur étudié.

Puis les espèces dont les histogrammes ont une « allure » semblable pour l'ensemble des facteurs pris en compte sont rapprochées en groupes provisoires, qu'il convient de tester afin de vérifier l'indépendance des espèces qui les constituent. Le test utilisé est un χ^2 un peu modifié, après établissement de tables de contingence 2×2 .

Pour plus de détails, on se reportera à la méthode décrite par GOUNOT.

3.3. — Analyse mathématique

3.3.1. Introduction

Par rapport à la méthode classique des tableaux phytosociologiques, la méthode des groupes écologiques statistiques est un progrès considérable dans l'effort des écologistes pour ordonner et interpréter leur perception du monde végétal. Elle permet en effet d'entreprendre des études comportant de nombreux relevés, beaucoup de plantes, et en liaison avec un nombre appréciable de facteurs écologiques.

Il est cependant possible de formuler certaines objections :

— une fois les tris mécanographiques terminés, le travail de bureau relatif à la formation des groupes et aux tests statistiques reste encore considérable. (Plus de 700 profils de fréquences relatives ont été construits et interprétés au cours de cette étude).

— étant donné qu'il existe toujours des liaisons plus ou moins étroites entre un certain nombre des facteurs écologiques mesurés, il peut sembler qu'une partie de ce travail est superflue.

— enfin la méthode comporte encore une part importante de subjectivité, qui se manifeste essentiellement au moment où l'on rapproche les espèces, en comparant visuellement l'« allure » de leurs profils, pour en faire des groupes provisoires.

La méthode purement mathématique décrite ci-après répond à ces objections ; elle est de plus susceptible de développements ultérieurs intéressants.

Il ne nous appartient pas d'exposer dans le détail les analyses mathématiques mises en œuvre par la station de Biométrie. Voir pour cela les auteurs cités en bibliographie. Nous nous efforcerons seulement d'indiquer la démarche concrète suivie.

3.32. *Elaboration de groupements écologiques*

3.321. *Analyse des composantes principales*

Le point de départ de cette phase du traitement mathématique est une analyse des composantes principales effectuée sur les facteurs écologiques étudiés, qui sont censés traduire au mieux l'écologie de chacun des relevés.

La méthode consiste à remplacer ces facteurs écologiques, plus ou moins liés entre eux, par un nombre moindre de nouvelles variables indépendantes entre elles (les composantes principales), qui sont des combinaisons linéaires des facteurs initiaux (ce qui permet de leur donner un sens). De plus, et c'est là le but essentiel de la méthode, ces combinaisons sont celles qui permettent ensuite d'observer les différences entre les relevés étudiés sous un « éclairage » optimum.

Enfin, ces composantes sont ordonnées, chacune absorbant un certain pourcentage de la variation écologique totale. Dans la pratique on peut se limiter à l'étude des quelques premières composantes, les autres n'absorbant qu'une part de plus en plus minime de la variation.

3.322. *Distribution des plantes dans le nouvel espace écologique*

Chaque relevé, initialement caractérisé par l'ensemble des facteurs écologiques mesurés, est désormais défini par de nouvelles coordonnées et peut être placé dans l'espace multidimensionnel des composantes principales. De même chaque plante, étant présente dans un certain nombre de relevés, y est représentée par un nuage de points plus ou moins diffus, dont il est possible de calculer le centre de gravité comme meilleure caractéristique de position.

Valeur indicatrice des espèces :

A ce stade, il est possible de se faire une première idée sur la valeur indicatrice des espèces. Les nuages de points correspondant aux espèces peuvent être projetés sur chacune des composantes. Les points moyens de chaque projection permettent de classer les espèces quant à leurs réactions à ces composantes, et par suite, aux facteurs écologiques initiaux. Il est au préalable nécessaire d'éliminer les projections dont la variance est trop forte (c'est-à-dire les espèces à large amplitude écologique) et à centre de gravité (c'est-à-dire à optimum écologique) proche de la moyenne. On n'a retenu ici que les espèces dont le centre de gravité s'éloignait de la moyenne d'au moins deux écarts-types.

3.323. *Elaboration des groupements écologiques*

La mise en évidence d'espèces indicatrices est un des buts essentiels de ce type d'étude. Mais, lorsqu'elles s'avèrent être nombreuses, il est intéressant de tenter de les regrouper, de façon à synthétiser les résultats.

On définit alors des *groupements écologiques* d'espèces ayant une réponse semblable vis-à-vis de l'ensemble des facteurs étudiés.

Pour les détails du traitement mathématique, voir R. VAN DEN DRIESSCHE, 1965.

A partir du tableau des distances généralisées des espèces dans le nouvel espace écologique, celles-ci sont regroupées, de proche en proche, en unités d'ordres de plus en plus élevés. A chaque niveau de la classification, un tableau indique les distances des groupements élaborés entre eux. Un dendrogramme résume de façon démonstrative l'ensemble du processus (fig. 5).

3.33. *Analyse purement floristique*

Une analyse a de plus été effectuée en n'utilisant que les données floristiques.

On peut imaginer que les 61 plantes retenues pour l'interprétation définissent un espace abstrait à 61 dimensions où viennent se répartir les relevés. La même méthode d'analyse des composantes principales peut être utilisée : ces 61 plantes sont plus ou moins liées entre elles (puisque'il est acquis qu'elles ne se distribuent pas au hasard dans la nature), et l'analyse consiste à remplacer ces 61 axes par des combinaisons linéaires des 61 plantes correspondantes, combinaisons qui seront indépendantes entre elles.

Chacune des plantes participe plus ou moins fortement à l'élaboration des composantes. Seules les composantes auxquelles il est possible de donner une signification écologique (au vu des plantes qui les caractérisent le mieux) sont gardées pour la suite de l'analyse. La première composante, qui ne fait qu'exprimer la sociabilité des espèces, est éliminée.

La deuxième phase de l'analyse consiste à déterminer, pour chaque composante, les espèces qui participent de façon nette et significative à leur élaboration, positivement ou négativement. Le moyen qui a été utilisé est une analyse factorielle, effectuée sur les coefficients qui affectent chaque plante dans les combinaisons linéaires correspondant aux composantes retenues.

Les résultats seront comparés avec ceux de l'analyse ayant pour base les données écologiques.

3.34. *Les problèmes particuliers de la régénération du Hêtre et de la fertilité des stations*

Il s'agit d'une part d'expliquer les notes attribuées, pour chaque relevé, à l'abondance de la régénération et à la fertilité en fonction des facteurs écologiques mesurés, d'autre part de déterminer les plantes qui caractérisent le mieux les stations correspondantes.

La même méthode d'analyse a été utilisée pour l'un et l'autre aspect, la *régression orthogonalisée* (voir R. TOMASSONE, 1967). Cette méthode encore peu connue fait appel à la fois à l'analyse des composantes principales et à l'analyse de régression.

Explication écologique du problème posé

La régression se fait sur les composantes écologiques telles qu'elles ont été déjà

définies au § 3.321. Elle indique les composantes expliquant le mieux la note donnée, avec les tests de signification correspondants.

Valeur indicatrice de la flore

La régression se fait sur les composantes floristiques telles qu'elles ont été définies au § 3.33. Elle indique les groupes de plantes expliquant le mieux la note donnée. Il est également possible de revenir à la valeur indicatrice des plantes prises une à une, en dehors de leur contexte floristique.

3.35. *Auto-écologie des espèces*

C'est également un des objectifs de ces études de préciser finement l'auto-écologie d'un certain nombre d'espèces forestières (herbacées ou petits ligneux).

La méthode exposée dans le § 3.322 permet une première approche du problème. Elle a été complétée ici par une série de régressions orthogonalisées faites sur un certain nombre de plantes importantes. Ces régressions ont pour but d'expliquer les notes d'abondance-dominance données à ces espèces en fonction des valeurs correspondantes prises par les facteurs écologiques.

L'expérience a montré qu'il était nécessaire de les compléter par des analyses discriminantes, portant sur les mêmes plantes, mais ne faisant intervenir que leur présence-absence. Nous allons tenter d'en expliquer les raisons :

— D'une part la régression orthogonalisée ne peut guère être valablement utilisée lorsqu'une espèce n'est jamais abondante.

Or sa seule présence peut avoir une signification écologique ; l'analyse discriminante est la méthode la mieux adaptée pour la mettre en évidence.

— D'autre part il faut être conscient que les calculs se font sur des coefficients de corrélation, c'est-à-dire que l'on assimile à une droite la distribution des abondances-dominances d'une espèce en fonction des valeurs prises par un facteur écologique. Soit un facteur F (par exemple l'éclairement) et une espèce ayant une distribution curvilinéaire telle que celle de la figure 1 *a* (espèce héliophile). L'ajustement de cette courbe à une droite conduit à une conclusion correcte. Par contre, si l'on imagine la distribution correspondant à une espèce dite sciaphile, on admet qu'elle puisse être beaucoup plus symétrique que la précédente : l'espèce exige un minimum de lumière pour végéter, atteint son maximum de développement pour un certain éclairement, puis disparaît lorsqu'il devient trop fort (fig. 1 *b*). Dans ce cas la droite de régression est presque horizontale et l'analyse de régression conclut à l'indifférence de l'espèce vis-à-vis de ce facteur. Par contre l'analyse discriminante, qui compare les moyennes des valeurs de F lorsque l'espèce est présente ou absente, peut conclure à son caractère sciaphile.

En conclusion, l'analyse de régression orthogonalisée ne sera utilisée que pour les espèces pouvant avoir une large gamme d'abondance-dominance, et l'analyse discriminante devra être employée systématiquement comme complément, pour toutes les espèces étudiées.

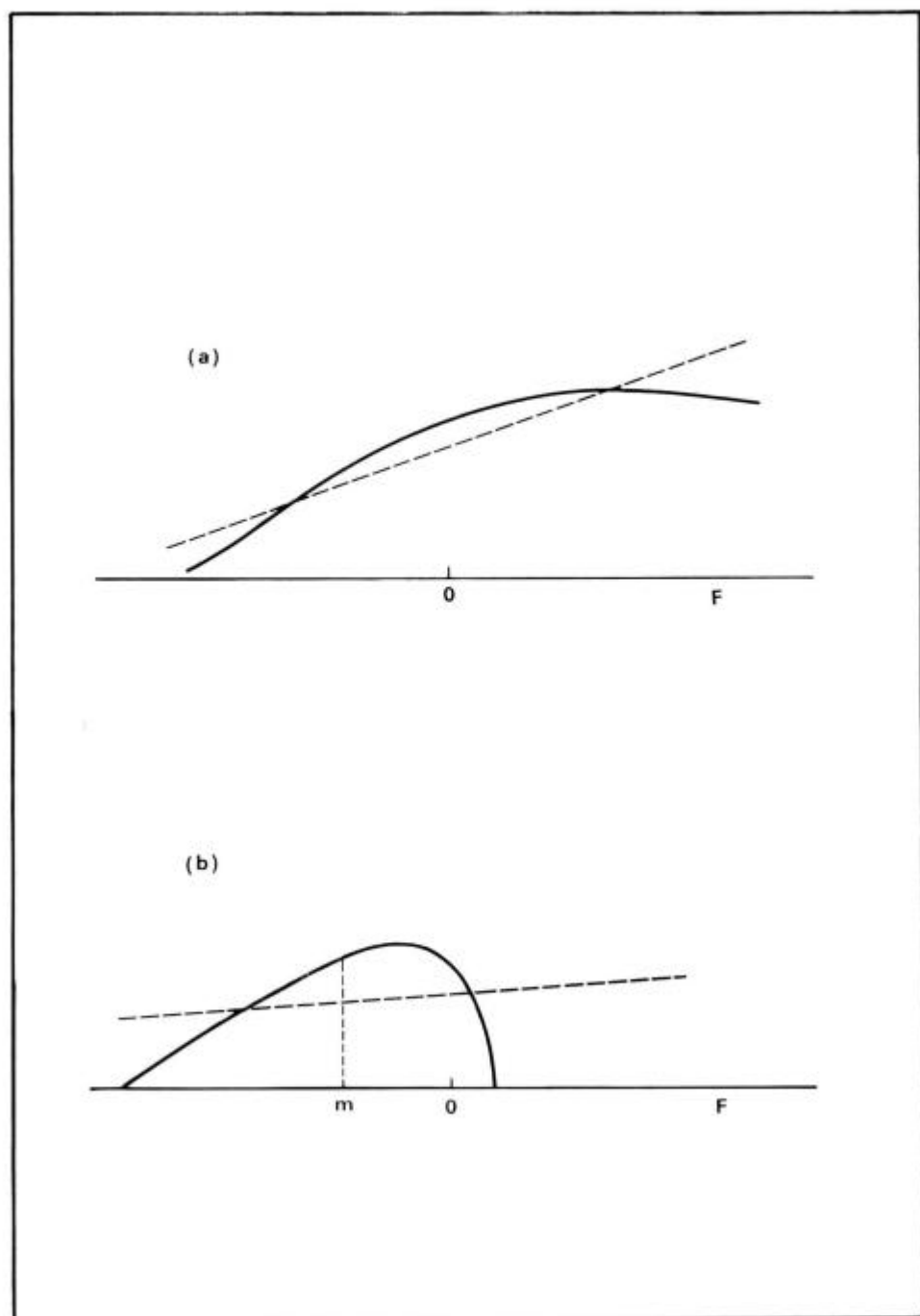


FIG. 1. — Exemples d'espèces nécessitant (b) ou non (a) l'utilisation de l'analyse discriminante

IV. — RESULTATS

4.1. — *Géomorphologie et types de peuplements*

L'échantillonnage des points de relevés ne portant que sur des parcelles assises sur les sables de Beauchamp (au vu de la carte géologique), on pouvait escompter une grande homogénéité dans les types de substrats rencontrés. En fait, dès les premières journées de travail, il est devenu évident que les rares placages de « Limon des plateaux » indiqués sur le Calcaire de Saint-Ouen étaient beaucoup plus abondants, même sur les terrains siliceux.

Au total, environ 50 % des relevés ont révélé la présence d'une couche de limon éolien plus ou moins épais. Les principaux types de substrats rencontrés ont été énumérés dans le § 3.1. La gamme des textures rencontrées dans les horizons superficiels est donc vaste et continue (gradient bien constitué).

La topographie est liée à la nature superficielle du substrat. Les zones très sableuses sont en général accidentées et forment des buttes ; le limon éolien, s'il a pu les recouvrir autrefois, a été entraîné en contrebas (colluvionnement). Les zones à couche limoneuse bien différenciée sont très souvent plates, et à altitude plus faible (130 m contre 170 m pour les buttes sableuses par exemple).

Anticipant sur des résultats exposés dans les paragraphes suivants, la figure 2 indique la distribution des essences arborescentes en fonction de la géomorphologie. Les sommets des buttes sableuses sont occupés par le Chêne sessile et parfois des plantations de résineux (Pins sylvestres ou Pins laricio de Corse, d'ailleurs très beaux en général). Plus bas apparaît peu à peu le Hêtre en mélange avec le Chêne sessile. Dans les fonds de vallons, entre les buttes sableuses, plus riches en limon en place ou colluvionné, le Hêtre domine, parfois accompagné du Charme, qui peut y atteindre de grandes tailles.

En bas de pente, avant d'arriver sur le plateau limoneux, la forêt peut prendre l'aspect d'une hêtraie pure ; les sols sont en bon état, développés sur limon sableux (colluvium) ou limon bien drainé.

Puis, sur les zones limoneuses plates, le Charme apparaît abondamment en sous-étage, le Hêtre restant l'essence très dominante ; les sols sont plus humides et présentent même parfois des caractères hydromorphes.

Dans les vallons situés sur limon le Chêne pédonculé vient se mélanger au Hêtre, et, dans les bas-fonds, peut devenir exclusif, accompagné parfois de charmes de grandes tailles.

4.2. — *Les types de sols rencontrés*

La gamme des sols rencontrés au cours de l'étude est très vaste, depuis le sol brun lessivé, sain ou plus ou moins hydromorphe, jusqu'au podzol typique. Il est utile d'en présenter quelques-uns, accompagnés des relevés floristiques correspondants et des conditions générales de station.

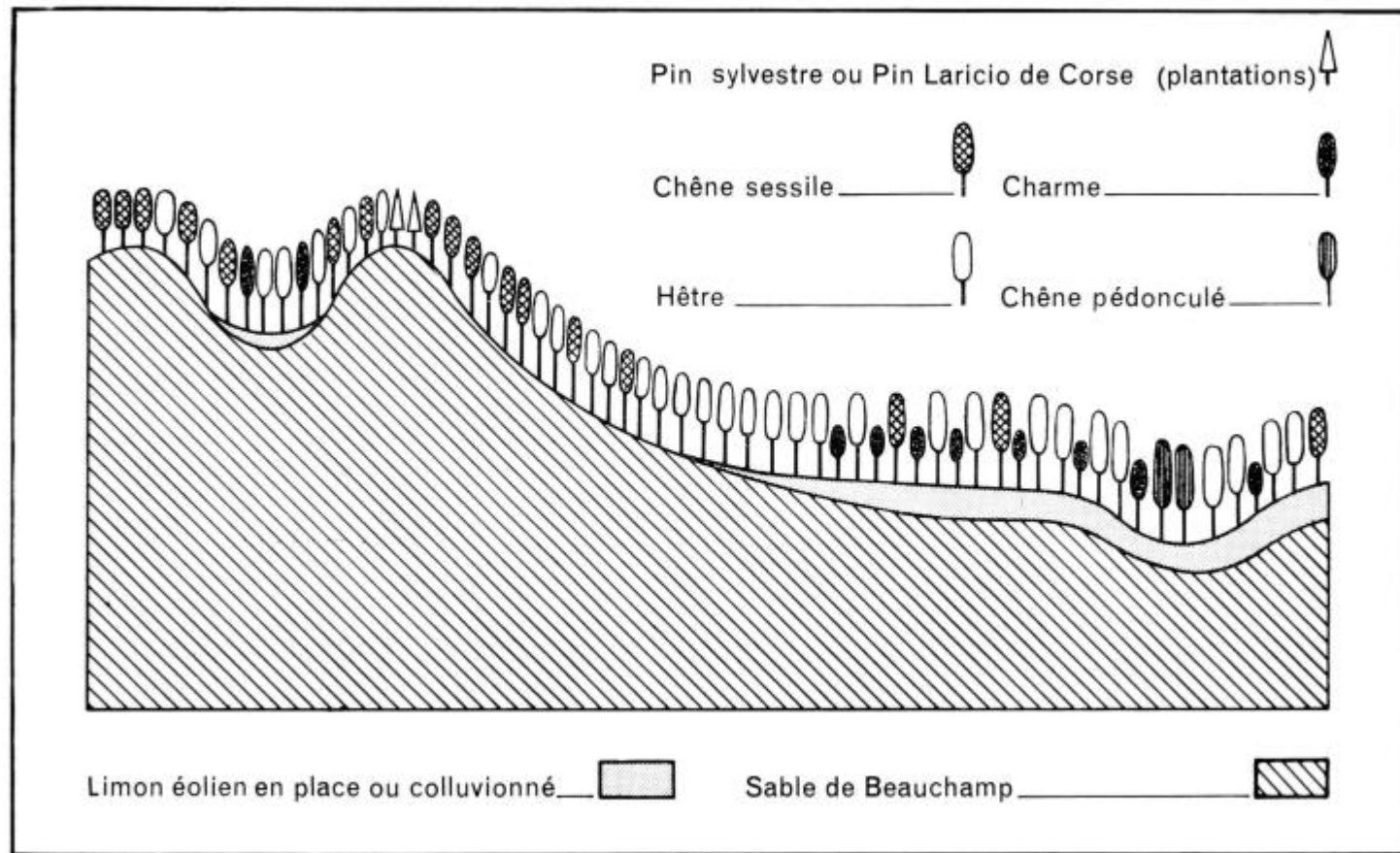


FIG. 2. — *Distribution schématique des essences en fonction de la géomorphologie*

4.21. *Sol brun lessivé* (peu différencié)

Développé sur limon profond.

— *situation* : série 11, parcelle 15, 155 ans

Pente : 6° ; couvert angulaire : 85 %.

Accroissement moyen annuel maximum : 9,8 m³/ha (Hêtre) et 5,7 m³/ha (Chêne).

— *profil pédologique* :

- A₀ 0-2 cm : litière de feuilles mortes ; mull.
 A₁ 2-10 cm : brun noir 10YR 2/2 (1), texture limoneuse, structure grumelleuse, pH 5,5.
 A₂ 10-65 cm : brun jaunâtre 10YR 5/6, texture limoneuse, structure à tendance massive, pH 4,7.
 B à partir de 65 cm : brun fort 7,5 YR 5/6, texture limoneuse un peu argileuse, structure massive, pH 4,6.

Le sol a été sondé jusqu'à 145 cm.

Teneur corrigée en eau du prélèvement : 140 g/dm³.

— *végétation* :

Les chiffres entre parenthèses sont les dominances, en % de la surface du relevé.

strate arborescente : *Fagus sylvatica* L., *Quercus petraea* (M.) Liebl.

strate arbustive : *Fagus sylvatica* L. (10 %), *Carpinus betulus* L. (10 %).

strate herbacée : *Rubus* sp. (20 %), *Asperula odorata* L. (15 %), *Circaea lutetiana* L. (10 %), *Lamium galeobdolon* (L.) Crantz. (10 %), *Euphorbia amygdaloides* L. (2 %), *Carex sylvatica* Huds. (2 %), *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) R. et S. (2 %), *Milium effusum* L. (2 %), *Polystichum filix mas* (L.) Roth. (2 %), *Melica uniflora* Retz. (2 %), *Hedera helix* L. (2 %), *Polygonatum multiflorum* (L.) All. (1 %), *Geranium robertianum* L. (1 %), *Viola silvestris* (Lmk.) Rchb. (1 %), *Ribes rubrum* L. (1 %), *Ilex aquifolium* L. (1 %), *Oxalis acetosella* L. (1 %).

4.22. *Pseudogley*

Développé sur sable argileux.

— *situation* : série 12, parcelle 11, 160 ans.

Pente nulle ; couvert angulaire : 80 %.

Accroissement moyen annuel maximum : 8,4 m³/ha (Hêtre) et 5,4 m³/ha (Chêne).

— *profil pédologique* :

- A₀ 0-4 cm : hydromoder
 A₁ 4-15 cm : gris 2,5 Y 5/1, texture sablo-limoneuse, structure grumelleuse à tendance massive, pH 4,5.
 A_{2g} 15-45 cm : gris clair 2,5 Y 6/1 + taches ocres, texture sablo-limoneuse, structure massive, pH 4,5.
 B_g à partir de 45 cm : marmorisé, texture sablo-argileuse, structure massive, pH 4,7, présence de concrétions ferro-magnésiennes.

Le sol a été sondé jusqu'à 85 cm.

Teneur corrigée en eau du prélèvement : 140 g/dm³.

— *végétation* :

strate arborescente : *Quercus petraea* (M.) Liebl., *Fagus sylvatica* L.

strate arbustive : *Fagus sylvatica* L. (15), *Quercus petraea* (M.) Liebl. (5), *Carpinus betulus* L. (5).

strate herbacée : *Rubus* sp. (30), *Athyrium filix-femina* (L.) Roth. (15), *Juncus effusus* L. (5), *Deschampsia coespitosa* (L.) P.B. (5), *Lonicera periclymenum* L. (5), *Carex polyrrhiza* Wallr. (5), *Quercus petraea* (M.) Liebl. *Carex pallescens* L. (3), *Polystichum spinulosum* Lmk. et D.C. (2), *Carex sylvatica* Huds. (1), *Carex flava* L. (1).

4.23. *Sol lessivé*

Développé sur limon plus ou moins sableux, puis sable.

(1) D'après le code Munsell Soil Color Charts.

— *situation* : série 9, parcelle 22, 140 ans.

Pente : 7° ; couvert angulaire : 95 %.

Accroissement moyen annuel maximum : 9,3 m³/ha (Hêtre).

— *profil pédologique* :

- A₀ 0-2 cm : litière ; mull acide.
 A₁ 2-10 cm : brun noir 10YR 2/2, texture limono-sableuse, structure grumeleuse, pH 4,5.
 A₂ 10-75 cm : jaune brun 10YR 6/6, texture limono-sableuse, structure polyédrique à tendance particulaire, pH 4,5.
 B 75-120 cm : brun fort 7,5 YR 5/6, texture limono-argilo-sableuse, structure massive, pH 4,5.
 C à partir de 120 cm : roche-mère sableuse (jaunâtre).
 Teneur corrigée en eau du prélèvement : 124 g/dm³.

— *végétation* :

strate arborescente : *Fagus sylvatica* L., *Carpinus betulus* L.

strate arbustive : *Fagus sylvatica* L. (20), *Carpinus betulus* L. (10), *Sorbus aucuparia* L. (?).

- strate herbacée : *Rubus* sp. (80), *Milium effusum* L. (3), *Carex pilulifera* L. (3), *Holcus mollis* L. (2), *Ilex aquifolium* L. (2), *Sorbus aucuparia* L. (2), *Luzula forsteri* (L.) D.C. (1), *Melica uniflora* Retz. (1), *Polystichum spinulosum* Lmk. et D.C. (1).

4.24. Sol ocre podzolique

Développé sur sable un peu limoneux en surface.

— *situation* : série 12, parcelle 5, 120 ans.

Pente : 2,5° ; couvert angulaire : 98 % ; fond de vallon.

Accroissement moyen annuel maximum : 8,7 m³/ha (Hêtre) et 7,3 m³/ha (Chêne).

— *profil pédologique* :

- A₀ 0-2 cm : litière ; moder.
 A₁ 2-13 cm : gris 10 YR 6/1 ; grains de sable blanc visibles ; texture sableuse ; structure grumeleuse à tendance particulaire ; pH 4,6.
 B 13 à 120 cm : brun clair 10 YR 7/6 ; texture sableuse un peu limoneuse ; structure particulaire ; pH 4,9.
 C à partir de 120 cm : roche-mère sableuse jaunâtre.
 Teneur corrigée en eau du prélèvement : 55 g/dm³.

— *végétation* :

strate arborescente : *Fagus sylvatica* L., *Quercus robur* L., *Carpinus betulus* L.

strate arbustive : *Carpinus betulus* L. (40), *Fagus sylvatica* L. (20).

- strate herbacée : *Rubus* sp. (30), *Endymion non scriptum* L. Garcke (15), *Hedera helix* (15), *Lonicera periclymenum* L. (10), *Melica uniflora* Retz. (3), *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. (3), *Polystichum filix mas* (L.) Roth. (2), *Lamium galeobdolon* (L.) Crantz. (2), *Asperula odorata* L. (2), *Euphorbia amygdaloides* L. (2), *Viola silvestris* (Lmk.) Rehb. (2), *Convallaria majalis* L. (2), *Anemone nemorosa* L. (2), *Sorbus aucuparia* L. (1), *Oxalis acetosella* L. (1), *Milium effusum* L. (1).

4.25. Sol podzolique

Développé sur sable pur.

— *situation* : série 12, parcelle 21, 95 ans.

Pente : 12° ; couvert angulaire : 85 % ; flanc de butte sableuse.

Accroissement moyen annuel maximum : 4,3 m³/ha (Chêne).

— *profil pédologique* :

- A₀ 0-6 cm : Mor fibreux épais.
 A₁ 6-25 cm : gris foncé 10 YR 3/1, texture sableuse, grains de sable blanc visibles, structure particulaire, pH 4,3.
 A₂ 25-65 cm : gris rosé 5 YR 6/2, texture sableuse, structure particulaire, pH 4,2.
 B 65-90 cm : brun clair 10 YR 7/6 ; texture sableuse, structure particulaire.
 C à partir de 90 cm : roche-mère sableuse jaunâtre.
 Teneur corrigée en eau du prélèvement : 75 g/dm³.

— *végétation* :

strate arborescente : *Quercus petraea* (M.) Liebl., *Fagus sylvatica* L. (très rare).

strate arbustive : *Sorbus aucuparia* L. (2).

strate herbacée : *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. (90), *Rubus* sp. (50), *Convallaria majalis* L. (2).

4.26. Podzol humo-ferrugineux

Sol développé sur sable.

— *situation* : série 12, parcelle 14, 150 ans.

Pente : 4° ; couvert angulaire : 98 %.

Accroissement moyen annuel maximum : 7,6 m³/ha.

— *profil pédologique* :

A₀ 0-5 cm : Mor.

A₁ 5-15 cm : gris foncé 10 YR 3/1, texture sableuse, structure particulière.

A₂ 15-60 cm : horizon cendré 10 YR 7/1, texture sableuse, structure particulière.

B₁ 60-70 cm : brun ocre foncé 7,5 YR 4/4, horizon humique, texture sableuse.

B₂ 70-90 cm : jaune rougeâtre 7,5 YR 6/8, horizon ferrique, texture sableuse.

C à partir de 90 cm : roche-mère sableuse jaunâtre.

Teneur corrigée en eau du prélèvement : 70 g/dm³.

— *végétation* :

strate arborescente : *Fagus sylvatica* L., *Quercus petraea* (M.) Liebl.

strate arbustive : *Ilex aquifolium* L. (1), *Sorbus aucuparia* L. (1).

strate herbacée : *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn., (15), *Rubus* sp. (5), *Polytrichum formosum* Hedw. (1).

Tous les intermédiaires entre ces types de sol ont été rencontrés. En particulier il a été trouvé de nombreux exemples de sols polyphasés ; il s'agissait le plus souvent de micro-podzolisations typiques « récentes », (avec horizon cendré, ou horizon couleur lie de vin, ou les deux à la fois) se développant dans des horizons B de sols ocres podzoliques, ou même dans des horizons A₂ de sols lessivés.

4.3. — Résultats de la méthode des groupes écologiques statistiques

4.31. Présentation des résultats obtenus

La mise en œuvre de la méthode s'est déroulée normalement jusqu'au stade de l'élaboration des profils de fréquences relatives. Ceux-ci sont d'ailleurs souvent extrêmement démonstratifs ; la figure 3 donne quelques exemples parmi les quelque 700 profils construits.

Mais, chose surprenante au premier abord, il n'a pas été possible de constituer des groupes qui résistent aux tests χ^2 imposés par la méthode. Chaque groupe provisoire devait être éclaté de proche en proche jusqu'à ne laisser le plus souvent que des espèces isolées. On est alors tout naturellement conduit à la notion de « continuum » dans la végétation, de CURTIS et McINTOSH.

C'est pourquoi, à défaut d'une classification « *sensu stricto* », ce n'est qu'un classement qui a pu être élaboré, un classement des espèces selon plusieurs gradients écologiques (tabl. 2).

TABLEAU 2

Classification des espèces en fonction de leurs profils écologiques

ÉCOLOGIE	f	PENTE	LUM.	SUBST.	TYPE de SOL		TEXT.	EAU	DENS.	HUMUS	Az	PEUPLI	FERT.	REGE.	
					HYDR.	LESS.									
					0 1 2	0 1 2									
ESPÈCES		0 1 2	H S	SSa L	0 1 2	0 1 2	S S L L	2 1 0	-+	0 1 2 3	0 1 2 3	0 1 2 3	2 1 0	2 1 0	
<i>Ribes rubrum</i>	4,5	+			+	+		+		+			(+)	+	
<i>Galeopsis tetrahit</i>	4				+	+		+		+			+		+
<i>Stachys silvaticus</i>	4,5	+			+	+		+		+			+	(+)	
<i>Urtica dioica</i>	6				+	+		+		+		+	+	+	
<i>Scrofularia nodosa</i>	4				+	+		+		+			+		
<i>Fraxinus excelsior</i>	10	+			+	+		+	(+)	+		+	+	+	
<i>Carex remota</i>	11	+			+	(+)		+		+		+	+	+	
<i>Geranium robertianum</i>	8	(+)			+	+		+		+		+	+	+	
<i>Polystichum filix mas</i>	44	+			+	+		+		+		(+)	+	+	
<i>Lamium galeobdolon</i>	40	(+)	+		+	(+)		+		+		(+)	+	+	
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	25	(+)			+	+		+		+		(+)	+	+	
<i>Carex silvatica</i>	23	(+)			+	+		+		(+)		(+)	+	+	
<i>Viola silvestris</i>	16	(+)			+	+		(+)	(+)	+			+	+	
<i>Hedera helix</i>	53	(+)	(+)		(+)	+		(+)	(+)	+			(+)	+	
<i>Athyrium filix femina</i>	28	+	+		+	+		+		(+)		(+)	+	+	
<i>Brachypodium silvaticum</i>	7,5		(+)		+	+		+		+		(+)	+	+	
<i>Circaea lutetiana</i>	26	(+)			+	+		+		+		+	+	+	
<i>Veronica montana</i>	17	+			+	(+)		+		+		+	+	+	
<i>Melica uniflora</i>	49	+			+	(-)		+		+		+	+	+	
<i>Asperula odorata</i>	37	+			+	(-)		+		(+)		+	+	+	
<i>Fagus s. abondant</i> (arbustif + herb.)	55	+	(+)		(+)	+		(+)	+	+			+	+	
<i>Carpinus betulus</i> arbustif	59				+	+		(+)	+	(-)			+	+	
<i>Polystichum spinulosum</i>	25				(+)	+		+		+			+	+	
<i>Milium effusum</i>	63	(+)			(+)	(+)		(+)	+			(-)	+	+	
<i>Salix capraea</i>	8					+		(+)				+	+	+	
<i>Prunus avium</i>	10				+			(-)				(+)	+	+	
<i>Vicia sepium</i>	4,5	+				+				+		+	+	+	
<i>Fragaria vesca</i>	2,5												+	+	
<i>Atrichum undulatum</i>	16				+	+		+	(+)			(+)	+	+	
<i>Oxalis acetosella</i>	29	(+)	(+)		+	+		(+)	(+)	+		+	(+)	+	
<i>Acer pseudoplatanus</i>	4,5									+					
<i>Stellaria hotostea</i>	4,5				+	+		+							
<i>Polytrichum formosum</i>	34							+							

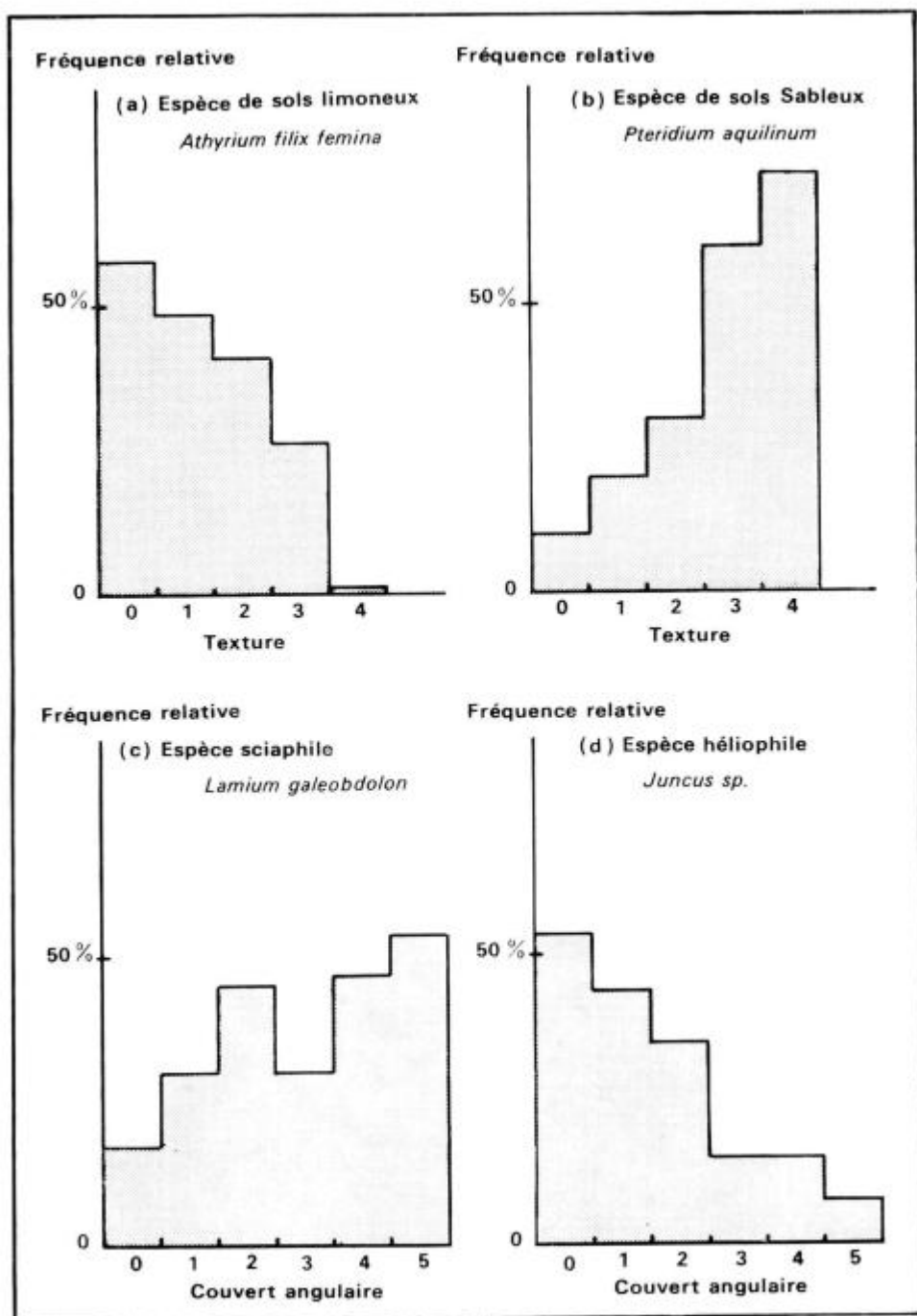


FIG. 3. — Quelques exemples de profils de fréquence relative

Ce tableau traduit bien l'évolution parallèle des gradients écologiques, qui sont donc liés. Les espèces qui n'ont d'optimum net pour aucun facteur sont assez rares. Les espèces situées entre *Lysimachia nemorum* et *Rubus idaeus* (y comprises) ont été difficiles à classer de façon logique, car leur caractère héliophile prime sur tous les autres. Elles ont donc été classées ensemble en bas de tableau pour rendre ce dernier plus démonstratif, de même pour les espèces allant de *Anemone nemorosa* à *Sarothamnus scoparius* qui ont ici leur optimum écologique dans un milieu peu représenté (sable sur argile).

Ce tableau permet, dans un sens de préciser la ou les valeurs indicatrices de chaque espèce, et dans l'autre de trouver les espèces caractérisant un milieu donné. En particulier, la régénération du Hêtre atteint son optimum sur pente faible, dans les stations ombrées (le Hêtre est bien une essence d'ombre...), sur les sols bruns lessivés, développés sur limon et bien alimentés en eau, la fertilité des stations correspondantes étant également supérieure à la moyenne. Verticalement, on peut déterminer les espèces qui accompagnent une bonne régénération : *Urtica dioïca*, *Fraxinus excelsior*, *Polystichum filix mas*, *Lamium galeobdolon*, etc.

Sans aboutir à des groupes, la méthode a donc cependant permis d'obtenir de nombreuses informations intéressantes.

4.32. Discussion

Nous voudrions tenter d'expliquer les raisons profondes de l'impossibilité de former ici des groupes statistiques.

Schématiquement elles tiennent au mode d'échantillonnage utilisé (au hasard) et à la variation très progressive du facteur qui conditionne fortement l'écologie de ce massif : la texture du sol.

Soit un facteur écologique pouvant prendre toutes les valeurs entre $-m$ et $+m$ (fig. 4 a). Supposons que les relevés effectués au cours d'une étude se répartissent avec la même densité tout au long de ce gradient. En acceptant *a priori* la notion de « continuum » dans la végétation, on doit admettre que les profils écologiques des plantes rencontrées s'imbriquent les uns dans les autres d'une extrémité à l'autre de l'échelle. Bien que les espèces extrêmes, par exemple, aient des écologies très différentes, on comprend qu'il puisse ne pas être possible de scinder cet ensemble en groupes statistiquement définis.

Par contre si les relevés ont été faits au hasard, mais dans plusieurs zones à écologies différentes sans échantillonner les zones intermédiaires (fig. 4 b), ou si certains types de stations ont été fortement suréchantillonnés par rapport à d'autres (même si géographiquement les relevés sont distribués avec une densité uniforme) (fig. 4 c), les groupes provisoires élaborés ont de fortes chances de résister aux tests.

La méthode des groupes écologiques statistiques ne semble donc intégralement applicable que dans le cas d'études à grande échelle (régionales) ou d'études de milieux à variations écologiques très accusées (Midi méditerranéen, montagne...).

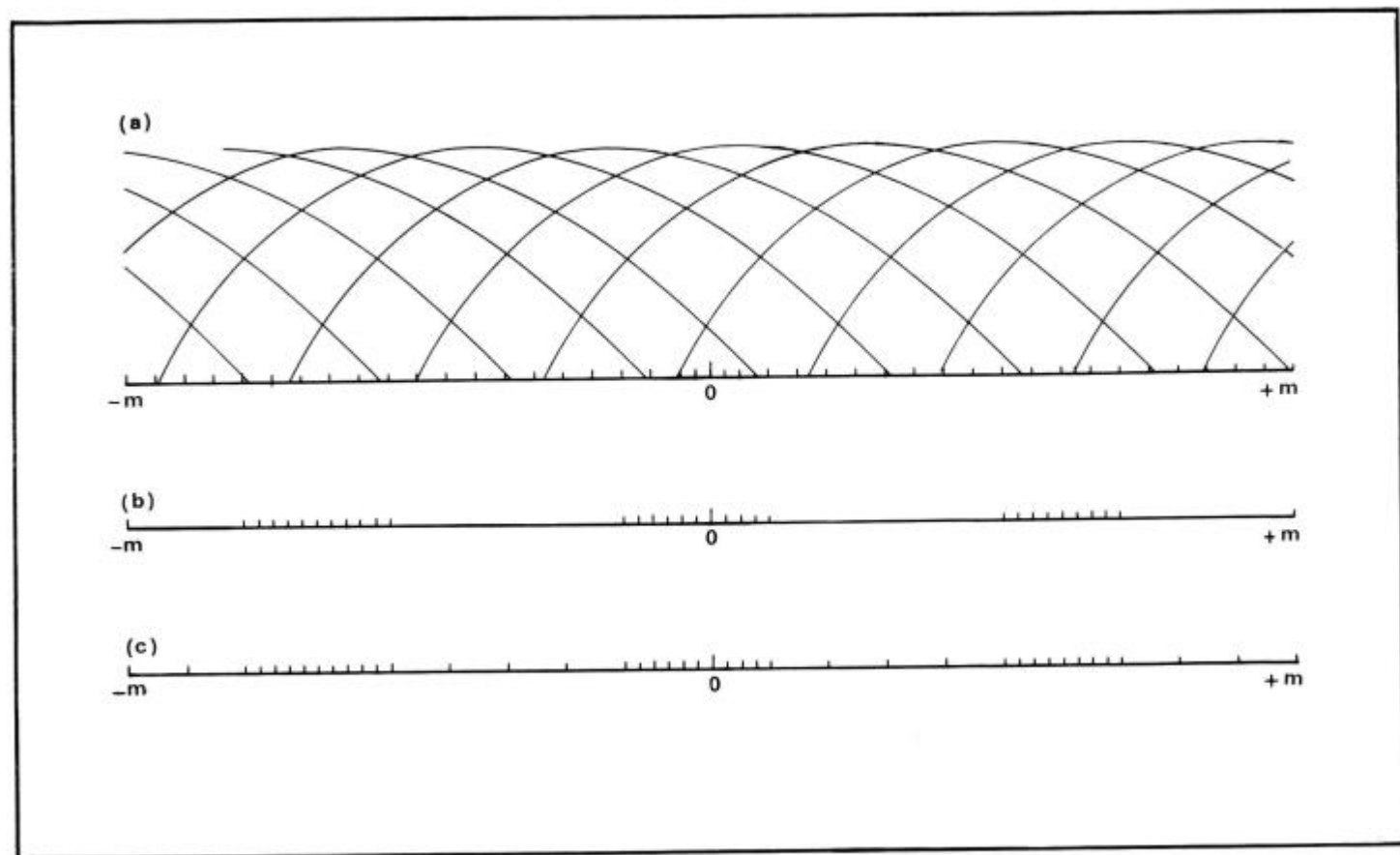


FIG. 4. — Types schématiques d'échantillonnage des relevés

4.4. — Résultats des analyses mathématiques

4.41. *Elaboration des groupements écologiques*4.411. *Analyse des composantes principales*

Les résultats sont consignés dans le tableau 3. Les cinq premières composantes extraites sont aisément interprétables écologiquement et absorbent 84 % de la variation totale. Le nombre de signes (+ ou -) indique le degré de participation des facteurs à leur formation.

Première composante : elle absorbe à elle seule 45,7 % de la variation totale. Il s'agit des caractéristiques du substrat qui apparaît donc comme l'élément qui marque profondément l'écologie de ce massif. Y entre essentiellement en jeu le type de substrat, fortement lié à la texture de l'échantillon prélevé, au type de sol dans la série lessivée, à la teneur corrigée en eau de l'échantillon et au type d'humus, et un peu lié à la pente, au type de sol dans la série hydromorphe et à l'épaisseur de l'horizon A₂.

Lorsque cette composante tend vers une valeur forte, le substrat tend vers le sable pur dès la surface, la texture est sableuse, le sol est très podzolisé, la teneur en eau faible, l'humus tend vers un mor, la pente devient forte, il n'y a pas de phénomènes d'hydromorphie et la profondeur du A₂ augmente. Autant de choses fort logiques et qui sont nettement mises en évidence.

Deuxième composante : elle n'absorbe plus que 11,4 % de la variation globale. Y entre très fortement en jeu la densité apparente de l'échantillon prélevé, un peu liée au couvert angulaire et à l'épaisseur du A₂. Lorsqu'elle croît, la densité augmente, le couvert tend à croître et l'épaisseur de A₂ tend à diminuer.

TABLEAU 3

Résultats de l'analyse des composantes principales

Facteur écologique	1 ^{re} C.P.	2 ^e C.P.	3 ^e C.P.	4 ^e C.P.	5 ^e C.P.
Pente	+			+++++	
Couvert angulaire		++	+++++		
Nature du substrat	---	-			
Type de sol					
série hydromorphe	-	+			+++++
série lessivée	+++				
Texture	+++	+			
Teneur en eau	--	-		+	
Densité apparente		+++++	-		
Épaisseur du A ₀	++			+++	
Épaisseur du A ₂	+	--		-	++
Importance en %	45,7	11,4	9,9	9,0	7,9

Troisième composante : elle absorbe 9,9 % de la variation. Il s'agit presque exclusivement du couvert angulaire, qui croît en même temps qu'elle. Il est normal

qu'il apparaisse seul puisqu'il est presque exclusivement façonné par le traitement forestier, donc sans lien direct avec l'écologie ; mais ce résultat montre bien encore la finesse d'analyse de la méthode.

Quatrième composante : elle absorbe 9,0 % de la variation. C'est essentiellement la pente, un peu liée au type d'humus. Lorsqu'elle croît, la pente augmente et l'humus s'acidifie.

Cinquième composante : elle n'absorbe plus que 7,9 % de la variation. Il s'agit presque exclusivement du type de sol, série hydromorphe ; lorsqu'elle croît, l'hydromorphie augmente.

4.412. Distribution des espèces dans le nouvel espace écologique

Le tableau 4 indique, pour la première composante, de loin la plus intéressante, les espèces ayant satisfait au test exposé plus haut et leur répartition au long de cette composante.

TABLEAU 4

Espèces à valeur indicatrice sur la première composante écologique

5	
4	<i>Deschampsia flexuosa</i>
3	<i>Convallaria majalis</i> - <i>Pteridium aquilinum</i>
	<i>Sarothamnus scoparius</i>
2	<i>Sorbus aucuparia</i>
	<i>Carex pilulifera</i> - <i>Holcus mollis</i>
1	<i>Ilex aquifolium</i>
0	
-1	<i>Hedera helix</i>
	<i>Carpinus betulus</i> (arbustif) - <i>Milium effusum</i>
-2	<i>Polystichum spinulosum</i> - <i>Oxalis acetosella</i>
	<i>Atrichum undulatum</i> - <i>Melica uniflora</i>
	<i>Polystichum filix mas</i> - <i>Viola silvestris</i> - <i>Salix capraea</i>
-3	<i>Lamium galeobdolon</i> - <i>Carex remota</i> - <i>Asperula odorata</i>
	<i>Carex silvatica</i> - <i>Veronica montana</i> - <i>Brachypodium silvaticum</i>
	<i>Euphorbia amygdaloides</i> - <i>Vicia sepium</i>
-4	<i>Galeopsis tetrahit</i> - <i>Athyrium filix femina</i> - <i>Circaea lutetiana</i>
	<i>Geranium robertianum</i>
	<i>Deschampsia coespitosa</i> - <i>Stachys silvaticus</i>
-5	<i>Fraxinus excelsior</i>
	<i>Ribes rubrum</i>
-6	<i>Epilobium montanum</i>
	<i>Urtica dioica</i>

Les espèces ayant une valeur indicatrice significative pour les autres composantes sont moins nombreuses :

Deuxième composante — Densité apparente forte : *Carex remota* L., *Lysimachia nemorum* L. Densité inférieure à la moyenne : *Brachypodium silvaticum* (Huds.) R. et S., *Ribes rubrum* L., *Rubus idaeus* L., *Epilobium montanum* L., *Atrichum undulatum* P. Beauv.

Troisième composante — Couvert angulaire fort : *Convallaria majalis* L., *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. Couvert angulaire faible : *Lysimachia nemorum* L., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., *Epilobium angustifolium* L., *Rubus idaeus* L., *Agrotis* sp., *Carex pallescens* L., *Poa nemoralis* L., *Luzula forsteri* (L.) D.C., *Epilobium montanum* L., *Salix capraea* L., *Carex remota* L., *Juncus* sp., *Quercus* sp. (arbus-tif ou herbacé), *Brachypodium silvaticum* (Huds.) R. et S., *Holcus mollis* L., *Veronica montana* L.

Quatrième composante — Pente faible : *Acer pseudoplatanus* L. (arbus-tif ou herbacé), *Endymion non scriptum* L. Garcke, *Viola silvestris* (Lmk.) Rchb., *Anemone nemorosa* L., *Fraxinus excelsior* L., *Lamium galeobdolon* (L.) Crantz. Pente forte : *Betula verrucosa* Ehrh.

Cinquième composante — Hydromorphie accentuée : *Deschampsia coespitosa* (L.) P.B.

4.413. *Elaboration des groupements écologiques*

L'application de la méthode de VAN DEN DRIESSCHE a conduit à opérer 4 regroupements successifs, matérialisés par le dendrogramme de la figure 5. Au troisième passage, on obtient 8 groupements élémentaires numérotés de 1 à 8. Le tableau 5 indique les distances inter-groupes à ce troisième passage. A partir de ce tableau, la figure 6 tente de matérialiser dans un plan leurs positions relatives dans l'espace multidimensionnel des composantes principales.

En essayant d'exprimer les caractéristiques de chacun de ces groupements, on s'aperçoit que le groupement n° 7 est beaucoup trop vaste, et qu'on peut le scinder en utilisant les regroupements du 2^e et même du 1^{er} passage.

Groupements écologiques formés

— groupement écologique 1 :

Il est monospécifique : *Deschampsia coespitosa* (L.) P.B.

Pas d'exigence stricte quant au substrat (limon ou sable argileux).

Présence d'un pseudogley.

— groupement écologique 2 :

Urtica dioïca L., *Ribes rubrum* L., *Epilobium montanum* L., *Fraxinus excelsior* L.

Substrat profondément limoneux, sol brun lessivé, bien alimenté en eau, peu tassé, cryptomull.

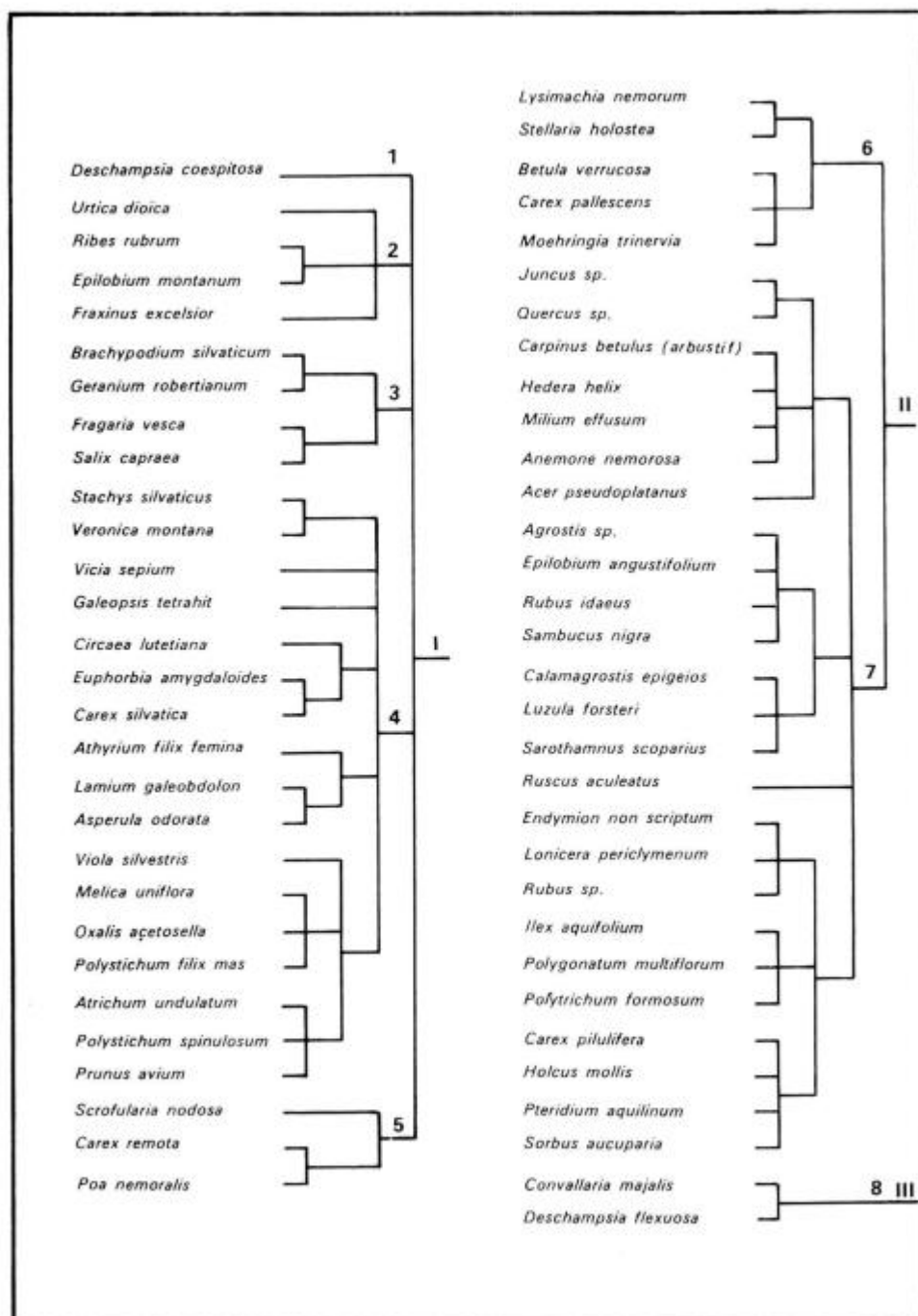


FIG. 5. — Dendrogramme écologique

TABLEAU 5

Distances inter-groupements écologiques au 3^e passage

1	57							
2	313	194						
3	613	334	113					
4	325	203	129	62				
5	291	305	158	116	80			
6	894	1004	444	479	338	159		
7	979	995	438	460	421	215	156	
8	1 646	1 935	1 242	1 172	1 089	524	358	36
Groupements	1	2	3	4	5	6	7	8

— groupement écologique 3 :

Brachypodium silvaticum (Huds.) R. et S., *Geranium robertianum* L., *Fragaria vesca* L., *Salix capraea* L.

Substrat limoneux, sol brun lessivé, bien alimenté en eau, à mull eutrophe ; couvert angulaire faible.

— groupement écologique 4 :

Stachys silvaticus L., *Veronica montana* L., *Vicia sepium* L., *Galeopsis tetrahit* L., *Circaea lutetiana* L., *Euphorbia amygdaloïdes* L., *Carex silvatica* Huds., *Athyrium filix femina* (L.) Roth., *Lamium galeobdolon* (L.) Crantz., *Asperula odorata* L., *Viola silvestris* (Lmk.) Rchb., *Melica uniflora* Retz., *Oxalis acetosella* L., *Polystichum filix mas* (L.) Roth., *Atrichum undulatum* P. Beauv., *Polystichum spinulosum* Lmk. et D.C., *Prunus avium* L.

Optimum sur substrat limoneux : sol brun lessivé ou sol lessivé, bien alimenté en eau, à mull mésotrophe ou mull acide.

— groupement écologique 5 :

Scrofularia nodosa L., *Carex remota* L., *Poa nemoralis* L.

Optimum sur limon ou limon sableux ; sol tassé ; couvert angulaire faible.

— groupement écologique 6 :

Lysimachia nemorum L., *Stellaria holostea* L., *Betula verrucosa* Ehrh., *Carex pallescens* L., *Moehringia trinervia* (L.) Clairv.

Espèces assez peu fréquentes. Pas d'optimum net de texture. Sol tassé, couvert angulaire faible.

— groupement écologique 7.1. :

Juncus sp., *Quercus* sp. (arbustif ou herbacé), *Carpinus betulus* L. (arbustif ou herbacé), *Hedera helix* L., *Milium effusum* L., *Anemone nemorosa* L., *Acer pseudo-platanus* L.

Pas d'optimum de substrat net. Pente faible.

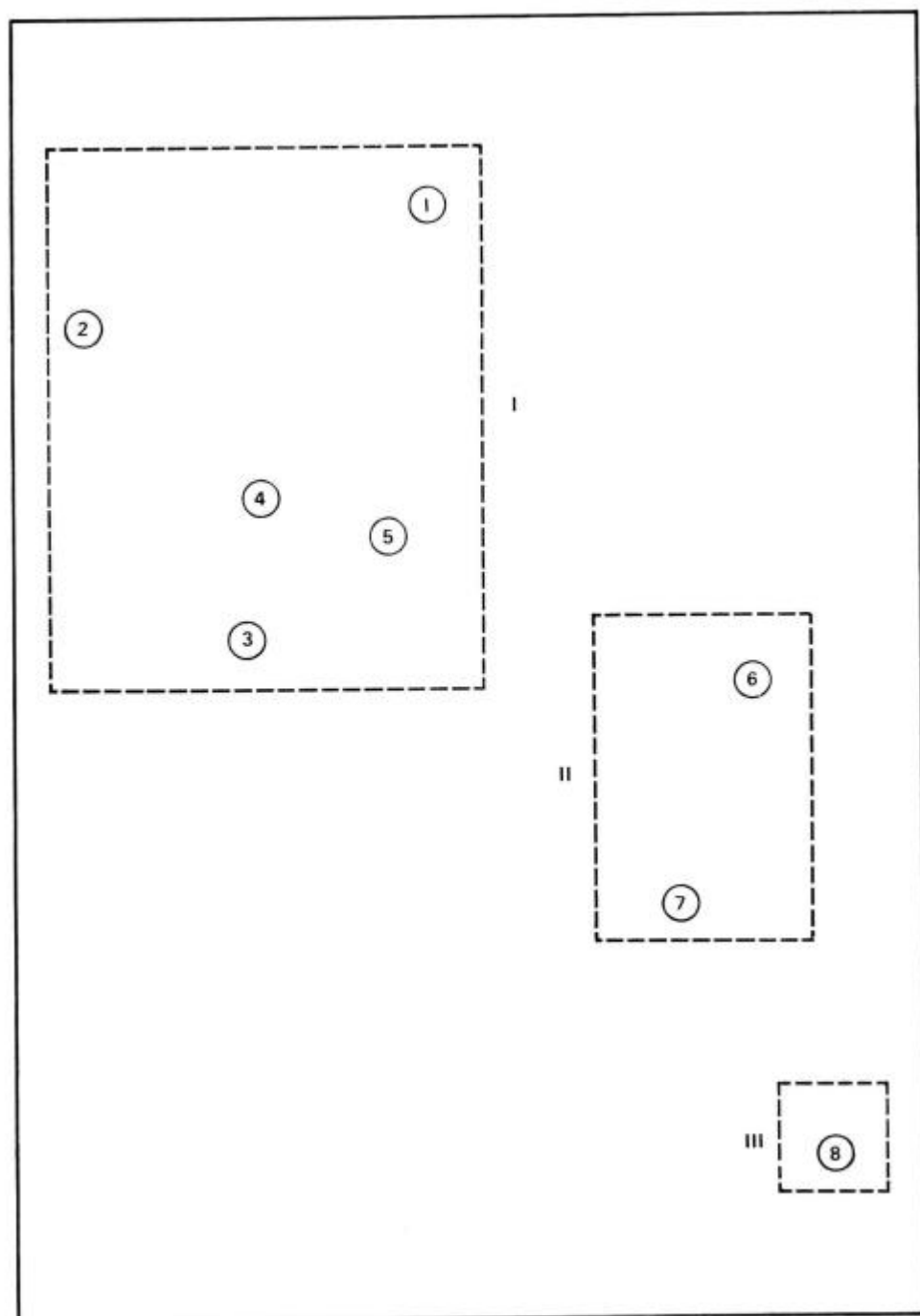


FIG. 6. — *Positions relatives des groupements écologiques formés*

— groupement écologique 7.2. :

Agrostis sp., *Epilobium angustifolium* L., *Rubus idaeus* L., *Sambucus racemosa* L., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., *Luzula forsteri* (L.) D.C., *Sarothamnus scoparius* (L.) Wimmer.

Léger optimum sur substrat sablo-limoneux. Couvert angulaire faible.

— groupement écologique 7.3. :

Endymion non scriptum L. Garcke, *Lonicera periclymenum* L., *Rubus* sp., *Ilex aquifolium* L., *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Polytrichum formosum* Hedw.

Optimum sur substrat sablo-limoneux ; sols lessivés ou sols podzoliques, assez secs, à mull acide ou moder.

— groupement écologique 7.4. :

Carex pilulifera L., *Holcus mollis* L., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn., *Sorbus aucuparia* L.

Substrats sableux ; sols plus ou moins fortement podzolisés, secs, à mor ; couvert angulaire faible.

— groupement écologique 8 :

Convallaria majalis L., *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin.

Mêmes caractères de substrat et de sol, mais couvert angulaire assez fort.

La méthode de VAN DER DRIESCHE permet donc d'obtenir, en toute objectivité, une classification fort satisfaisante. Elle n'est pourtant pas encore parfaite, en ce sens qu'à un niveau donné, tous les groupements peuvent ne pas avoir le même « poids » et qu'il a été nécessaire de sauter d'un niveau à l'autre pour constituer les groupements écologiques définitifs.

4.42. Analyse purement floristique

Quatre composantes floristiques ont pu être interprétées écologiquement.

Première composante :

Les espèces participant de façon significative à l'élaboration de cette composante sont, dans l'ordre décroissant d'importance,

— positivement : *Pteridium aquilinum*, *Ilex aquifolium*, *Lonicera periclymenum*, *Sorbus aucuparia*, *Carex pilulifera*, *Convallaria majalis*, *Endymion non scriptum*, *Polytrichum formosum*, *Rubus* sp., *Holcus mollis*, *Polygonatum multiflorum*, *Deschampsia flexuosa*,

— négativement : *Circaea lutetiana*, *Euphorbia amygdaloïdes*, *Asperula odorata*, *Carex silvatica*, *Athyrium filix femina*, *Atrichum undulatum*, *Veronica montana*.

Sans aucune hésitation, il est possible d'affirmer que cette composante correspond, du point de vue écologique, au type de substrat. Il est remarquable de constater que, sans aucune exception, toutes les espèces énumérées ci-dessus, figurent parmi les espèces indicatrices du tableau 4 (première composante écologique).

Deuxième composante floristique :

De la même façon, les espèces mises en évidence sont,

— positivement : *Luzula forsteri*, *Agrostis* sp., *Epilobium angustifolium*, *Juncus* sp., *Poa nemoralis*, *Holcus mollis*, *Salix capraea*, *Calamagrostis epigeios*, *Veronica montana*, *Carex pilulifera*, *Carex remota*, *Betula verrucosa*, *Quercus* sp., *Carex silvatica*, *Lysimachia nemorum* (arbustif et herbacé).

— négativement : *Hedera helix*, *Lamium galeobdolon*, *Melica uniflora*, *Polystichum filix mas*.

Aucune ambiguïté là non plus ; cette composante traduit le caractère héliophile ou sciaphile des espèces. Les espèces énumérées sont presque identiques aux espèces indicatrices de la troisième composante écologique (§ 4.412).

Troisième composante :

Les espèces qui apparaissent significatives ne sont liées que positivement à cette composante ; ce sont :

Stachys silvaticus, *Galeopsis tetrahit*, *Urtica dioïca*, *Carex remota*, *Lysimachia nemorum*, *Geranium robertianum*.

L'interprétation est ici un peu délicate, mais la plupart de ces espèces sont d'ordinaire tenues pour nitratophiles.

Quatrième composante :

Là aussi les espèces significatives correspondantes ne sont liées que positivement à cette composante ; ce sont :

Brachypodium silvaticum, *Vicia sepium*, *Geranium robertianum*, *Ribes rubrum*, *Fragaria vesca*, *Viola silvestris*, *Epilobium montanum*.

On reconnaît là des espèces que l'on peut qualifier de neutrophiles, caractéristiques d'un humus de type mull calcique.

On remarque que deux de ces groupes n'ont pas été mis en évidence par l'analyse écologique. Ceci est normal, car, pour les caractériser, il eut été nécessaire de faire des analyses chimiques de sol à chaque relevé, ce qui n'est pas concevable. Par contre, l'analyse écologique permet, d'une part, de déterminer les réactions individuelles des plantes à des facteurs qui ne sont pas apparus ici, d'autre part, et surtout, elle permet, par essence même, de préciser *objectivement* l'écologie des espèces retenues, alors que l'interprétation fait ici appel à des connaissances déjà acquises.

Il semble que les deux méthodes pourraient être, avec fruit, utilisées parallèlement et systématiquement. Pour les groupes mis en évidence par l'analyse factorielle seule et que l'on hésite à interpréter, il serait possible de retourner sur le terrain pour faire quelques analyses écologiques plus fines.

4.43. *Le problème de la régénération du Hêtre*4.431. *Explication écologique*

L'examen des coefficients de corrélation fournit déjà un premier élément de

réponse ; sur les 10 coefficients de corrélation entre l'abondance de la régénération du Hêtre et les différents facteurs écologiques, 8 sont significatifs (compris entre 0,21 et 0,63).

Mais les résultats de l'analyse de régression orthogonalisée sont encore plus démonstratifs. La première composante écologique apparaît extrêmement liée à la régénération (négativement), avec un test de Student très hautement significatif de $-9,54$.

Les autres composantes écologiques intervenant de façon significative sont la quatrième (positivement : $t = 2,32$) et la cinquième (négativement : $t = -2,14$).

Il est possible de revenir aux variables concrètes, les facteurs écologiques effectivement mesurés, qui peuvent s'exprimer par des combinaisons linéaires des composantes principales.

Dans les stations de la forêt de Villers-Cotterêts que la carte géologique situe sur les Sables de Beauchamp, les conditions optimales de régénération sont les suivantes (dans l'ordre d'importance décroissante) : un substrat limoneux ($t = 5,77$) ; un sol non podzolisé ($t = -5,14$), à horizon A_2 limoneux ($t = -4,77$), bien alimenté en eau ($t = 3,95$) et non hydromorphe ($t = -2,89$) ; une pente faible ($t = -2,34$) ; un couvert angulaire supérieur à la moyenne observée (92 %) ($t = 2,30$).

4.432. Valeur indicatrice de la flore

Pour des raisons techniques relatives au matériel électronique utilisé, la régression orthogonalisée n'a été faite que sur 25 espèces choisies parmi les 61.

Les espèces participant de façon significative à la formation des composantes floristiques doivent être considérées comme des groupes à prendre dans leur ensemble.

La première composante élaborée est liée positivement à la régénération de façon hautement significative ($t = 7,89$) ; il s'agit du groupe comprenant (par importance décroissante) :

— la présence de *Asperula odorata*, *Melica uniflora*, *Lamium galeobdolon*, *Euphorbia amygdaloïdes*, *Circaea lutetiana*, *Polystichum spinulosum*, *Milium effusum*, *Carpinus betulus* (arbustif et herbacé), *Athyrium filix femina*, *Carex silvatica*, *Oxalis acetosella*.

— l'absence de *Pteridium aquilinum*.

Sont par contre liées à une insuffisance de la régénération :

— la deuxième composante ($t = -2,08$) ; il s'agit du groupe comprenant (par importance décroissante) :

la présence de *Endymion non scriptum*, *Lonicera periclymenum*, *Anemone nemorosa*, *Hedera helix*, *Polygonatum multiflorum*,

l'absence de *Carex silvatica*.

— la troisième composante ($t = -2,06$) ; groupe caractérisé par la présence de *Convallaria majalis*, *Veronica montana*, *Deschampsia flexuosa*, *Carex pilulifera*, *Polygonatum multiflorum*.

— la quatrième composante ($t = -4,15$) ; groupe comprenant :
la présence de *Deschampsia flexuosa*.

l'absence de *Quercus* sp. (arbustif et herbacé), *Anemone nemorosa*, *Carpinus betulus* (arbustif et herbacé), *Lonicera periclymenum*.

Il est maintenant possible, comme dans le paragraphe précédent, de revenir aux variables initiales, les plantes, et de voir quelles espèces ont une valeur indicatrice à elles seules, en dehors de leur contexte floristique. Le nombre de ces plantes est naturellement bien plus faible ; apparaissent liées à l'abondance de la régénération :

— positivement, *Carpinus betulus* (arbustif et herbacé) ($t = 6,54$), *Carex silvatica* ($t = 4,97$), *Circaea lutetiana* ($t = 4,03$), *Asperula odorata* ($t = 3,95$), *Athyrium filix femina* ($t = 3,50$), *Quercus* sp. (arbustif et herbacé) ($t = 3,45$), *Lamium galeobdolon* ($t = 3,38$).

— négativement, *Pteridium aquilinum* ($t = -5,87$), *Convallaria majalis* ($t = -2,96$), *Endymion non scriptum* ($t = -2,21$).

4.44. Le problème de la fertilité des stations

4.441. Explication écologique

Les résultats de l'analyse de régression orthogonalisée sont ici encore très démonstratifs. La première composante écologique est très liée à la fertilité (négativement ; $t = -5,46$). Une seule autre composante interprétable intervient de façon significative, la cinquième (négativement ; $t = -2,45$).

En revenant aux facteurs écologiques concrets, il apparaît que, dans les stations étudiées, les conditions optimales observées pour une bonne fertilité sont les suivantes (dans l'ordre d'importance décroissante) : un sol non podzolisé ($t = -4,86$), un substrat (limoneux ($t = 2,94$), un humus de type mull ($t = -2,25$), un sol non hydromorphe ($t = -1,96$).

4.442. Valeur indicatrice de la flore

Les mêmes 25 plantes que précédemment ont été utilisées pour l'analyse.

La première composante floristique élaborée est liée positivement à la fertilité de façon très significative ($t = 5,34$). Les espèces correspondantes ont été énumérées dans le paragraphe 4.432.

Seule la quatrième composante est également liée à la fertilité, négativement ($t = -2,66$) (voir § 4.432).

Il est possible de tester aussi la valeur indicatrice des espèces prises séparément. Quelques plantes apparaissent liées à la fertilité :

— positivement, *Veronica montana* ($t = 2,47$), *Melica uniflora* ($t = 2,12$), *Polystichum filix mas* ($t = 1,98$), *Oxalis acetosella* ($t = 1,97$).

— négativement, *Pteridium aquilinum* ($t = -3,21$), *Deschampsia flexuosa* ($t = -2,45$).

De nombreux chercheurs ont longtemps pu douter que la flore herbacée, qui ne prospecte que les horizons superficiels du sol, pouvait avoir une valeur indicatrice quant à la potentialité-production d'un arbre qui puise profondément dans ce même sol. Il se confirme bien pourtant qu'indirectement, et vraisemblablement par l'intermédiaire de la composition de l'humus, la flore soit capable d'apporter de précieuses indications dans ce domaine.

4.45. *Auto-écologie des espèces*

Le tableau 6 résume les résultats des deux types d'analyse, régression orthogonalisée (R.O.) et analyse discriminante (A.D.) pour 26 espèces.

Ces analyses permettent de préciser de façon plus fine et plus rigoureuse la réponse de ces espèces aux facteurs mesurés que la simple projection sur les composantes écologiques faites dans le paragraphe 4.412.

De plus il peut arriver, et cela est fort logique, qu'une espèce ne réponde pas aux différents facteurs participant à l'élaboration d'une composante avec des intensités proportionnelles aux liaisons qui existent entre ces facteurs à l'intérieur de la composante. De façon plus concrète, on peut dire que dans l'aire de répartition de cette espèce, les facteurs écologiques ne sont pas liés de la même façon que sur l'ensemble de la surface étudiée. Un des cas les plus typiques est celui de *Endymion non scriptum* à qui le tableau 4 n'accorde aucune valeur indicatrice (première composante). On comprend pourquoi en examinant le tableau 6. *Endymion non scriptum* caractérise des substrats sableux, mais aussi des sols non podzolisés (localisation : vallons entre buttes sableuses) alors que sur l'ensemble du massif ce sont au contraire les sols limoneux qui sont significativement les moins lessivés.

On constate bien d'autre part, comme cela avait déjà été évoqué dans le § 3.35, que la régression orthogonalisée, qui tient compte de l'abondance-dominance des espèces, apporte dans l'ensemble plus d'informations que l'analyse discriminante (simple critère de présence-absence), mais que celle-ci, dans quelques cas, s'avère pourtant plus fructueuse.

V. — DISCUSSIONS ET CONCLUSIONS

5.1. — *La méthode de terrain*

Les chances de succès de ce type d'étude, basée sur l'observation d'un grand nombre de stations (relevés), sont très étroitement liées à la qualité de l'échantillonnage, du travail de terrain et de la présentation des données.

L'échantillonnage doit être représentatif de l'ensemble du massif étudié, dans tous ses aspects ; il nous semble indispensable de l'établir au hasard, avec une densité qui sera fonction de la superficie totale (à condition de ne pas avoir d'impératif de cartographie immédiate). Lorsqu'elle est de bonne qualité, la couverture photographique aérienne peut être d'un grand secours.

TABLEAU 6

Auto-écologie des espèces : résultats des régressions orthogonalisées et des analyses discriminantes

	Pente		Couvert ang.		Substrat		Sol s. lessivée		Texture		Eau		Densité		Humus		Prof. A ₂	
	R.O.	A.D.	R.O.	A.D.	R.O.	A.D.	R.O.	A.D.	R.O.	A.D.	R.O.	A.D.	R.O.	A.D.	R.O.	A.D.	R.O.	A.D.
<i>Lamium galeobdolon</i>		-	++	+	+++		---		---	---		+				---		
<i>Carpinus betulus</i>					+++		---		---	---						---		
<i>Asperula odorata</i>					+++	++	---		---	---		+				---		-
<i>Circaea lutetiana</i>					+++	+++	---		---	---		+	+					
<i>Athyrium filix femina</i>				+	++		---		---	---								
<i>Carex silvatica</i>					++	++	-		---	---		+						
<i>Melica uniflora</i>					++		---		---	---		+						
<i>Euphorbia amygdaloides</i>					++		---		---	---								
<i>Polystichum filix mas</i>					+		---		---	---								
<i>Quercus</i> sp.			---	---	+	+	---		---	---		++	++	+				
<i>Milium effusum</i>					+		---		---	---								
<i>Hedera helix</i>			++	+			---		---	---								
<i>Oxalis acetosella</i>					+		---		---	---								
<i>Veronica montana</i>						++	---		---	---								
<i>Anemone nemorosa</i>							---		---	---			+	+				
<i>Rubus</i> sp.							---		---	+		---						
<i>Lonicera periclymenum</i>							---		+	++		---						
<i>Ilex aquifolium</i>							---		---	+		---					+	+
<i>Endymion non scriptum</i>					---		---		---	+++	+++	---	---					
<i>Sorbus aucuparia</i>		+			---		---		+	---		---	---					
<i>Holcus mollis</i>							---		---	---								
<i>Polygonatum multiflorum</i>			+				---		---	---								
<i>Carex pilulifera</i>		+					---		---	---						+	++	
<i>Deschampsia flexuosa</i>							++	++		---						++	++	
<i>Convallaria majalis</i>			++	++			+++	+++		---						+++	+++	
<i>Preridium aquilinum</i>		+			---	---	+++	+++		+			---	---	+++	+++		

Légende :

- + ou - : significatif à 5 %
 ++ ou -- : significatif à 0,1 %
 +++ ou --- : très hautement significatif.

Lorsque le travail est bien organisé et que l'on s'est familiarisé avec la flore locale, chaque relevé (dans ses deux aspects, écologique et floristique) ne doit pas nécessiter plus de 30 à 45 mn, à deux personnes, non compris les déplacements d'un relevé à l'autre, dont la durée est beaucoup plus difficilement prévisible (densité et état des chemins, nature du sous-bois...).

Dans toute la mesure du possible, il est conseillé de traduire au maximum l'écologie des stations par des données mesurables, qui sont beaucoup plus faciles à utiliser au moment de l'interprétation. A défaut, on peut faire intervenir des variables discontinues (par exemple le type de sol), à la condition expresse de savoir les hiérarchiser de façon logique. En outre, de manière générale, tous les relevés doivent avoir une note pour *tous* les facteurs étudiés : l'analyse mathématique n'admet pas les données manquantes ; les relevés correspondants sont inutilisables ou risquent de fausser l'interprétation.

L'introduction de mesures simples et rapides telles que la hauteur d'un seul arbre (comme approche de la fertilité de la station) et la teneur en eau d'un échantillon de sol prélevé au passage, s'est avérée très fructueuse. La faible précision des mesures unitaires est compensée par le grand nombre des mesures faites sur l'ensemble du massif.

5.2. — *Les méthodes d'interprétation des données*

En raison de la très petite échelle à laquelle on travaille ici, il semble désormais acquis que la méthode des groupes écologiques statistiques n'est pas la mieux adaptée à ce type d'étude, à moins que l'on ne juge pas indispensable une classification en groupes et que l'on se contente de classements d'espèces en fonction d'un ou plusieurs gradients écologiques.

Les méthodes mathématiques utilisées, bien qu'elles semblent encore largement perfectibles, apparaissent dès maintenant extrêmement intéressantes, pour trois sortes de raisons :

- leur parfaite objectivité à tous les niveaux,
- leur rapidité de mise en œuvre une fois au point,
- leur finesse d'analyse, qui est indispensable vu les objectifs de ces études de massifs forestiers.

La méthode de classification de VAN DEN DRIESSCHE a donné de bons résultats, mais n'est pas encore totalement satisfaisante sur le plan théorique pour les raisons évoquées dans le § 4.413.

L'analyse factorielle sur des données purement floristiques semble très fine, mais ne permet pas de conclure objectivement quant à la signification écologique des groupes obtenus. Elle pourrait être, pour des études écologiques, le moyen élégant de contrôler que des facteurs importants du milieu n'ont pas été oubliés lors du travail de terrain.

Enfin les deux méthodes de régression orthogonalisée et d'analyse discriminante semblent être de précieux outils d'investigation pour approcher objectivement et

plus finement que jusqu'alors l'auto-écologie de nos espèces indicatrices forestières. L'analyse de régression orthogonalisée est tout spécialement intéressante pour définir les liaisons existant entre une variable traduisant un problème forestier pratique (la fertilité ; la potentialité-régénération...) et l'ensemble des facteurs écologiques stationnels.

5.3. — *Les résultats d'utilisation pratique immédiate*

Les groupements écologiques

Ils peuvent permettre une cartographie floristico-écologique rapide et facile de l'ensemble du massif reposant sur les Sables de Beauchamp ; celle-ci devrait alors être une des données de base essentielles dans l'élaboration du nouvel aménagement.

Le problème de la régénération du Hêtre

En ce qui concerne les liaisons mises en évidence entre abondance de la régénération et facteurs du milieu, il est évident que l'analyse ne permet pas de préciser si ce sont des liens de cause à effet ou si l'on a seulement affaire à des facteurs secondaires liés aux vrais facteurs explicatifs qui n'auraient pas été mesurés. Seules les expérimentations engagées par la Station de Recherches sur les Sols forestiers et la Fertilisation qui se charge de la suite logique et indispensable de la présente étude, pourront trancher avec certitude.

Schématiquement, les chances actuelles d'une régénération naturelle réussie sont liées à la présence d'une couche limoneuse par dessus l'assise géologique sableuse. En dehors des aspects de richesse chimique, qui ne pouvaient être pris en compte lors de la phase d'étude dynamique du massif, il nous semble pourtant qu'une attention toute particulière devra être portée à la question de l'alimentation en eau des semis acquis. Nous avons vu en effet dans les généralités que, compte tenu des données climatiques dont nous disposons, la sécheresse risque de se faire sentir dès le printemps sur les substrats très filtrants ; or nous avons constaté l'absence de régénération dans ces zones et leur pauvreté effective en eau.

Quant à la valeur indicatrice de la flore, les plantes favorables mises en évidence par l'analyse, en raison de leur caractère en général plus ou moins sciaphile (*Asperula odorata*, *Lamium galeobdolon*, *Polystichum filix mas...*) pourront être très utiles au forestier dans des parcelles plus jeunes où il s'apprête à aborder la phase délicate de la régénération. Il faut d'ailleurs ajouter à cette liste une espèce indicatrice de première valeur : le Hêtre lui-même, qui s'installe très tôt dans la futaie sous forme d'individus dispersés et sans avenir, mais qui, s'il est accompagné d'autres espèces favorables, permet de conclure avec encore plus de certitude.

La potentialité-production des stations

Les meilleures productions sont, de façon générale, obtenues aussi sur les sols limoneux. Mais, alors que l'alimentation en eau semble déterminante pour la régénération, ce facteur n'apparaît pas lié significativement à la fertilité ; l'arbre adulte est

capable de puiser plus profondément dans son sol. Par contre le type génétique de sol devient essentiel. Il semble alors que la richesse chimique du substrat soit le facteur limitant de la production.

Les deux aspects de la potentialité-régénération et de la potentialité-production ne sont donc pas étroitement liés et ceci explique que dans des parcelles difficiles, une fois passé le cap délicat de la régénération, on puisse obtenir de très beaux peuplements adultes.

Les données qualitatives de cette étude relatives à la production ont été traduites quantitativement dans une quinzaine de relevés par la Station de Sylviculture et de Production. Les accroissements moyens annuels maximum par hectare varient entre 7,1 m³ et 12,4 m³ pour le Hêtre, 4,3 m³ et 9,6 m³ pour le Chêne.

La flore est également capable de fournir d'utiles indications quant à la fertilité des stations. Le type d'humus et sa composition chimique sont vraisemblablement les intermédiaires qui peuvent expliquer cette constatation, très encourageante pour d'autres études de ce style.

5.4. — *Les perspectives d'avenir*

Les lois dégagées au cours de cette étude sont essentiellement des lois qualitatives. Rappelons que tel était notre but lorsque nous l'avons entreprise, l'aspect quantitatif devant être précisé par les travaux ultérieurs de la Station de Sylviculture et de la Station de Recherches sur les Sols forestiers.

Tels qu'ils apparaissent ici, les résultats permettent de mettre en évidence tous les types de stations existant sur la zone étudiée et d'ébaucher les lois (qualitatives) régissant les rapports du monde végétal, — productif (les arbres, leur régénération) et économiquement improductif (flore herbacée et arbustive) — avec l'ensemble des facteurs du milieu qui ont pu être appréhendés. Enfin, et c'est un des aspects essentiels de l'étude, ils permettent de tester l'efficacité des outils méthodologiques utilisés.

Il apparaît cependant que l'outil mathématique employé ici, moyennant certaines précautions d'utilisation, sera dans l'avenir en mesure de fournir en outre, à l'occasion d'autres études, des explications quantitatives aux problèmes qui lui sont posés, mais ceci à condition que les données de base qui l'alimentent soient adaptées à cette recherche. Dans cette optique, un effort tout particulier devra être fait dans l'élaboration et la présentation de ces données. Après la phase délicate de l'échantillonnage des points-relevés, le travail de terrain devra tendre à traduire au maximum l'écologie des stations par des données *mesurées* et à éliminer au maximum les données qualitatives, même lorsqu'elles peuvent être hiérarchisées. C'est donc la technique de terrain, prolongée parfois par le laboratoire, qu'il convient désormais de perfectionner, en trouvant et en mettant au point des appareils de terrain, ou des méthodes d'analyse, qui soient simples et rapides à mettre en œuvre, fidèles et suffisamment précis.

REMERCIEMENTS

Que soient remerciés ici :

— Monsieur le Professeur JACAMON, Directeur du Laboratoire de Botanique forestière, pour ses bons et nombreux conseils.

— Les membres de la station de Biométrie, et notamment M. MILLIER qui nous a aidé de ses conseils et qui a dirigé la mise en œuvre de l'analyse mathématique des données.

— L'Inventaire forestier national, et plus précisément M. BERTRAND, qui nous a autorisé à utiliser son matériel mécanographique pour le traitement des données par la méthode des groupes écologiques statistiques.

— M. BOUCHON, Station de Sylviculture et de Production, qui nous a précisé quantitativement la production de quelques unes de nos stations et M. LEROY, Station de Recherches sur les Sols forestiers et la Fertilisation, avec qui nous avons eu de fructueux échanges d'idées, et qui prend en charge les prolongements expérimentaux de cette étude.

Nous tenons à remercier plus particulièrement M. LE PONT, Directeur régional de l'Office national des Forêts à Compiègne, M. PAULY, Directeur-adjoint, et M. VADET, Chef de l'Inspection de Villers-Cotterêts, qui nous ont aidé par leur grande connaissance du massif et qui ont largement facilité notre travail de terrain.

SUMMARY

BEECH (*Fagus sylvatica* L.) AND ITS PROBLEMS IN THE VILLERS-COTTERETS FOREST (AISNE-FRANCE). CONTRIBUTION TO THE ELABORATION OF A DYNAMICAL METHOD FOR THE ECOLOGICAL STUDY OF A FOREST.

We started this study with tree objectives in mind :

1) to bring our contribution to the study of an important silvicultural problem, that of the regeneration of the beech stands on siliceous soils in the Villers-Cotterêts forest (France).

2) to specify the auto-ecology of a certain number of herbaceous and bushy species in that type of environment, and their indicating values as for the forest potentiality.

3) to improve an ecological study method of the forest environment.

We studied the vegetation and the soils together (150 site surveys).

The data were explained with two methods ; the method of « statistical ecologic groups » (méthode des groupes écologiques statistiques, GOUNOT 1959), and an entirely mathematical method, using mainly the principal component analysis, the orthogonal regression and the discriminatory analysis. The latter method has been found more objective, quicker (when it is possible to use a computer, in our case an IBM 1130), and allowed us to analyse more precisely the studied phenomena.

We describe several ecological groups of plants which will allow a quick map-making of the stand.

The regeneration of beech appeared linked with the existence of a discontinuous layer of eolian slime above the sand layer.

We have been able to give some specifications about the site productivity.

Our study showed that the forest flora may give some interesting indications as for the possibility to succeed in a natural regeneration and as for the site index.

ZUSAMMENFASSUNG

DIE BUCHE (*Fagus sylvatica* L.) UND IHRE PROBLEME IN FORET DE VILLERS-COTTERET (AISNE-FRANCE). EIN BEITRAG ZUR ERARBEITUNG EINER DYNAMISCHEN METHODE DER ÖKOLOGISCHEN UNTERSUCHUNG VON WALDSTANDORTEN.

Die vorliegende Arbeit hat drei wesentliche Zielsetzungen :

— Beitrag zur Untersuchung eines forstlich bedeutsamen Problems der natürlichen Verjüngung der Buche auf Silikatböden (Forêt de Villers-Cotterêts, Aisne - France).

— Untersuchung der Autökologie einiger Arten der Kraut- und Strauchschicht und deren Zeigerwert bezüglich der potentiellen Wuchsleistung (Standortsgüte).

— Verbesserung einer ökologischen Untersuchungsmethode der Waldstandorte.

Die vegetationskundlichen und bodenkundlichen Untersuchungen wurden parallel durchgeführt (150 Aufnahmen).

Zwei Interpretierungsmethoden der Aufnahmedaten gelangten zur Anwendung und zwar, die Methode der statistisch gefassten ökologischen Gruppen (GOUNOT, 1959) und eine rein mathematische Methode, welche im wesentlichen auf der Prinzipalkomponentenanalyse, der orthogonalen Regressionsanalyse und der Diskriminanzanalyse beruht. Diese zweite Methode erwies sich als objektiver und rascher - zur Rechenarbeit wurde ein Elektronenrechner IBM 1130 verwendet - und erlaubt eine verfeinerte Analyse der untersuchten Phänomene.

Die ökologischen Pflanzengruppen wurden definiert und ermöglichen eine rasche Kartierung des Untersuchungsgebietes. Die natürliche Verjüngung der Buche scheint eng an das Vorkommen einer Lehmschicht gebunden, welche diskontinuierlich den von Sanden geformten geologischen Untergrund überdeckt. Die standörtliche Wuchsleistung konnte gleichfalls präzisiert werden.

Die Analyse hat ergeben, dass die Vegetation einen wertvollen Zeiger sowohl der Naturverjüngungsmöglichkeiten als auch der Standortsgüte darstellt.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANDERSON T.W., 1964. *Introduction to multivariate statistical analysis*, John Wiley, New-York.
- AUSSENAC G., BECKER M., 1968. Ecologie d'un massif sur sols hydromorphes : la forêt de Charms (Vosges). Contribution à la mise au point d'une méthode d'étude dynamique du milieu forestier. *Ann. Sci. forest.*, **25**, (4), 291-332.
- BARTOLI C., 1966. Etudes écologiques sur les associations forestières de la Haute-Maurienne. *Ann. Sci. forest.*, **23**, (3), 1-321.
- CURTIS J.T., MCINTOSH R.P., 1951. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology*, **32**, 476-496.
- DAGNELIE P., 1960. Contribution à l'étude des communautés végétales par l'analyse factorielle. *Bull. Serv. Carte Phytogéog.*, **B**, **5**, 7-195.
- DEBAZAC E.F., TOMASSONE R., 1965. Contribution à une étude comparée des pins méditerranéens de la section halepensis. *Ann. Sci. forest.*, **22**, (2), 216-256.
- DEBREYNE J.P.A., 1959. Un élément indispensable et méconnu des régénérations en essences forestières de valeur : la faune des carnassiers et des rapaces. L'exemple des forêts domaniales du Valois. *Rev. forest. fr.*, **7**, 503-516.
- DUCHAUFOR P., 1957. *Pédologie*. Tableaux descriptifs et analytiques des sols, 87 p., Ecole nationale des Eaux et Forêts, Nancy.
- DUCHAUFOR P., PARDE J., JACAMON M., DEBAZAC E.F., 1958. Un exemple d'utilisation pratique de la cartographie des stations : la forêt du Ban d'Etival (Vosges). *Rev. forest. fr.*, **10**, 597-630.
- DUCHAUFOR P., 1960. Stations, types d'humus et groupements écologiques. *Rev. forest. fr.*, **7**, 484-494.
- DUCHAUFOR P., BONNEAU M., DEBAZAC E.F., PARDE J., 1961. Types de forêt et aménagement : la forêt de la Contrôlerie en Argonne. *Ann. Ec. nation. Eaux, Forêts*, **28**, (1), 1-44.
- DUCHAUFOR P., 1965. *Précis de Pédologie*. 481 p., 2^e éd., Masson, Paris.
- DUVIGNEAUD P., 1946. La variabilité des associations végétales. *Bull. Soc. Bot. Belg.*, **78**, 107-134.
- GOUNOT M., 1958. Contribution à l'étude des groupements messicoles et rudéraux de la Tunisie. *Ann. Serv. Bot. Agron. Tunisie*, 1-275.
- GOUNOT M., 1959. L'exploitation mécanographique des relevés pour la recherche des groupes écologiques. *Bull. Serv. Carte Phytogéog.*, **B**, **4**, 147-177.
- GREIG-SMITH P., 1964. *Quantitative Plant Ecology*. Butterworths, London.
- HARMAN H.H., 1960. *Modern Factor Analysis*. The University of Chicago Press, Chicago and London.

- JOVET P., 1949. *Le Valois. Phytosociologie et Phytogéographie*. 389 p., Soc. d'Ed. d'Enseignement Supérieur, Paris.
- KENDALL M.G., 1961. *A course in multivariate analysis*. Griffin, London.
- LEMÉE G., 1952. Sur la valeur des groupements végétaux comme indicateurs des conditions de sol. *Bull. Ass. fr. Et. Sol*, n° 35.
- LEMÉE G., 1966. Sur l'intérêt écologique des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. *Bull. Soc. bot. de France*, **113**, 305-323.
- LEMÉE G., 1967. *Précis de Biogéographie*, 358 p., Masson, Paris.
- McINTOSH R.P., 1958. Plant communities, *Science*, **128**, 115-120.
- PARDE J., 1962. Sylviculture et production du Hêtre en forêt de Haye (Meurthe-et-Moselle) et en forêt de Retz (Aisne). *Notes techn. forest.*, **15**, 1-11.
- ROUET J.M. *Les Carex de la région parisienne*. 28 p., Soc. Sc. nat. de Seine-et-Oise.
- TIMBAL J., 1967. *Les associations forestières du Bassin parisien*, 81 p., Rapport stage D.E.A. Ecologie végétale, Orsay.
- TOMASSONE R., 1963. Application des fonctions discriminantes à des problèmes biométriques. *Ann. Ec. nation, Eaux Forêts Stn. Rech. Exper*, **20**, 585-617.
- TOMASSONE R., 1967. Une méthode d'investigation : la régression orthogonale. *Ann. Sci. forest.*, **24**, 233-258.
- TURC L., 1961. Evaluation des besoins en eau d'irrigation ; évapotranspiration potentielle. *Ann. Agron.*, **12**, 13-49.
- VAN DEN DRIESSCHE R., 1965. La recherche des constellations de groupes à partir des distances généralisées D^2 de MAHALANOBIS. *Biométrie - Praximétrie*, **6**, 36-47.
- X. *La forêt domaniale de Retz*. Notice ronéotée de l'Inspection de Villers-Cotterêts.