

# Accrus, successions végétales et modèles de dynamique linéaire forestière

Jean-Claude Rameau

La progression de la surface boisée en France s'explique, pour une grande part, par une dynamique naturelle se faisant aux dépens de terres pâturées ou cultivées, de friches ou de landes. La déprise agricole touche actuellement de nombreuses régions où, par ailleurs, s'observent fréquemment aussi les traces d'anciennes déprises successives qui se sont succédées au cours des deux derniers siècles. L'abandon d'espaces agro-pastoraux entraîne une reconquête forestière progressive qui s'assimile à une succession végétale, ceci à partir du stock de semences disponibles issues du « paysage » initial ou écocomplexe.

Les chercheurs sont questionnés par les populations, les élus, les responsables de l'aménagement de l'espace :

- quelles sont les modalités et les vitesses de cette reforestation ? Peut-on prédire les phénomènes ?
- quelles en sont les conséquences sur le plan écologique, paysager, sur la biodiversité ?

Les chercheurs s'interrogent sur :

- les concepts les plus opérationnels, les méthodes, les approches à développer pour cerner et expliquer (au moins *pro parte*) ces processus dynamiques ;
- les causes de la diversité des modalités observées ;
- l'éventuelle possibilité de modélisation des phénomènes ;
- la gestion possible des espaces reconquis naturellement...

Peut-on utiliser directement ces accrues forestières et les transformer, dans certains cas, en forêt de production ? Certaines phases pionnières se révèlent forestièrement intéressantes mais leur pérennisation entraîne parfois de sérieuses difficultés sylvicoles. La dynamique naturelle ne peut-elle être accélérée pour arriver plus rapidement à une composition dendrologique économiquement plus intéressante ?

De ce fait, il ne faut pas s'intéresser seulement aux phases pionnières d'installation des accrues mais se pencher sur les trajectoires forestières complètes (jusqu'aux phases de maturité). Les accrues ne peuvent-ils pas avoir d'autres fonctions que la production de bois ?

Il n'est pas question pour nous de répondre à toutes ces questions. Nous resterons volontairement en amont, conformément à la demande qui nous a été formulée, nous focalisant sur les **successions végétales** et les grands **modèles de dynamique linéaire forestière** observables en France, afin d'apporter des éléments de réponse aux seules questions portant sur les modalités, les vitesses, la prédiction des processus de reforestation et de proposer des outils éventuels dans le cadre de l'aménagement de l'espace.

## Comment aborder les phénomènes dynamiques ?

Les phénomènes dynamiques doivent être abordés dans le cadre d'une approche systémique qui concerne les niveaux suivants : espèces (individu(s) → populations), écosystèmes (communautés, types de station), écocomplexes et

**Jean-Claude Rameau**

Equipe Ecosystèmes forestiers et dynamique des paysages  
Laboratoire de Recherches en Sciences forestières  
ENGREF Centre de Nancy  
14 rue Girardet - 54042 Nancy  
Cedex

territoires biogéographiques. Selon l'échelle abordée, les facteurs, les processus à étudier diffèrent considérablement (*cf.* approches hiérarchisées). Cette approche systémique et hiérarchisée est à replacer dans un cadre spatial qui permet de relativiser, extrapoler les phénomènes étudiés ou de les spatialiser ; nous proposerons trois échelles :

- un cadre biogéographique,
- un canevas des grands ensembles d'écosystèmes forestiers par territoire,
- un cadre de référence local, à l'échelle de l'écocomplexe, fourni par les méthodes de l'écologie du paysage.

Puis, à partir de quelques exemples, nous essaierons de présenter les concepts vraiment opératoires, les méthodes qui permettent d'analyser, d'expliquer (au moins partiellement) les processus dynamiques (en laissant de côté les considérations théoriques, épistémologiques sur ces concepts). Enfin nous présenterons quelques grands modèles de dynamique linéaire forestière observables et déjà connus en France.

### ■ *Approche et outils conceptuels opérationnels*

La mise en place des accrus et leur évolution s'inscrivent totalement dans l'étude des successions. Nous retiendrons comme définition de la succession, l'ensemble des phénomènes qui se traduisent par divers types de changements de la végétation, des écosystèmes, à différentes échelles d'espace et de temps (Finegan, 1984, Whittaker, 1975, Van Der Maarel, 1996).

L'installation des accrus correspond à une succession secondaire progressive (ou dynamique linéaire externe). L'état initial forestier a subi, depuis des siècles, une première perturbation (phénomène brutal, imprévisible, aléatoire, à l'origine de destruction d'écosystèmes préexistants : tempête, feu, éruption volcanique, attaque d'insectes...) : le défrichement par l'homme, suivi d'une mise en culture ou/et, en pâture. L'arrêt des pratiques anthropiques entraîne une seconde perturbation à l'origine de la reconquête forestière sur l'espace considéré. Cette levée du « blocage » anthropique correspond bien à une perturbation puisqu'elle provoque

rapidement la disparition de l'écosystème prairial créé et entretenu par l'animal ou la fauche (figure 1).

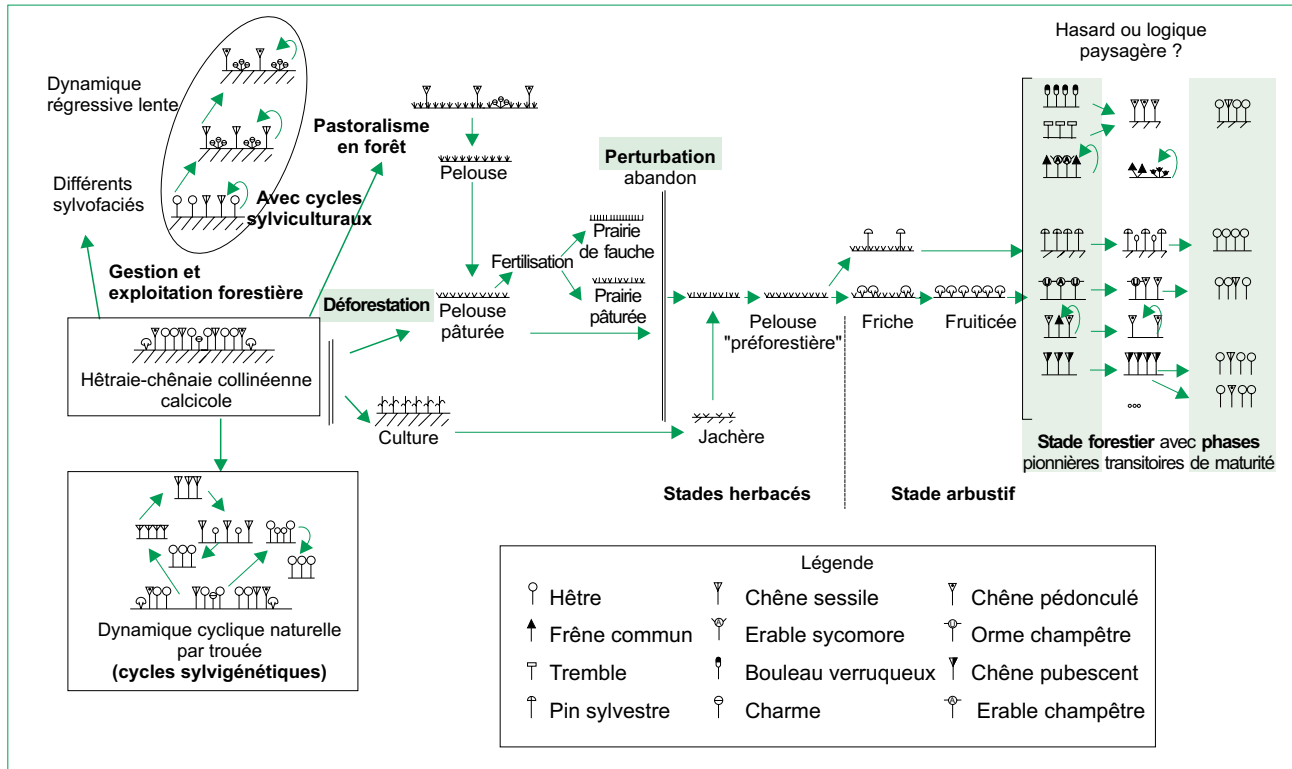
On oppose généralement :

– la dynamique linéaire externe à la dynamique cyclique interne observable dans une forêt « naturelle » (non gérée) ; des perturbations diverses sont à l'origine de trouées de tailles diverses qui engendrent des cycles de régénération et de maturation plus ou moins longs permettant le retour à l'état initial (figure 1) ;

– la dynamique progressive à la dynamique régressive ; les pratiques anciennes forestières ont conduit à divers sylvofaciés régressifs ; le pastoralisme en forêt a également engendré des faciés régressifs de végétation (figure 1) ;

– la succession secondaire à la succession primaire ; l'éruption du Piton de la Fournaise (Réunion), par exemple, détruit régulièrement des écosystèmes forestiers constitués ; sur le basalte refroidi s'installent rapidement des lichens, puis des fougères et après vingt ans les premiers ligneux (bois de remparts) ; le sol se reconstitue très lentement ainsi que l'écosystème initial.

Un certain nombre de logiques, de processus et de facteurs identiques régissent ces différentes modalités successionales. Les successions secondaires qui nous intéressent ici présentent un degré de complexité beaucoup plus élevé que les successions primaires, du fait de l'histoire anthropique très variable des parcelles, de la nature et de l'intensité des modifications apportées (intrants, tassements, troncature des sols...), des états très différents observables au moment de l'abandon, des environnements biotiques et paysagers très divers... Il en résulte que l'approche, l'analyse, la compréhension de ces processus dynamiques de reconquête forestière se révèlent très délicates. Pour organiser ce genre d'étude, il apparaît nécessaire d'adopter d'une part, une approche systémique qui implique des observations devant être menées à différentes échelles spatiales, et, d'autre part, de cerner les processus et les facteurs qui peuvent entrer en jeu, aux différents niveaux de structuration du tapis végétal, en essayant si possible de hiérarchiser leur importance dans les successions.



▲ Figure 1. – Exemple de succession secondaire progressive (dynamique linéaire externe).

Le tableau 1 propose un essai de croisement des divers niveaux systémiques, des processus, des facteurs et des conséquences intervenant sur la reconquête forestière.

L'arrêt des activités anthropiques (ou perturbation) agit aux niveaux des parcelles, des communautés, des populations et des individus. Les processus dynamiques sont mis en route par l'existence d'un potentiel de semences variées au sein de l'écocomplexe et d'un stock d'essences à l'échelle régionale, susceptibles d'intervenir dans les successions, par la disponibilité en sites de colonisation de la parcelle et des communautés végétales. Après une phase initiale où le hasard peut jouer un grand rôle, des logiques vont s'instaurer à partir des stratégies adaptatives de reproduction et de compétition des espèces disponibles (Grime, 1988).

Les principaux concepts opérationnels en matière de succession seront analysés à travers un exemple et avec la présentation des méthodes d'étude.

### Un exemple de succession en Europe tempérée : la hêtraie-chênaie sessiliflore collinéenne, calcicole

Nous prenons volontairement un exemple très répandu à l'étage collinéen (domaine atlantique ou continental : carte 1) : la hêtraie-chênaie sessiliflore à Charme sur matériaux dérivés de substrats calcaires (avec une végétation calcicole) (figure 1).

#### ■ La dynamique cyclique en réserve intégrale

La dynamique cyclique qui peut s'observer en réserve intégrale montre les modalités suivantes :

- une petite trouée occasionnée par la mort d'un arbre est suivie, soit par la simple cicatrisation par les houppiers des hêtres voisins, soit par la régénération et la croissance d'un collectif de hêtre ;

Tableau 1. – Approche systémique et hiérarchisée ▼

<b>Approche systémique</b>	<b>Mise en route de la succession secondaire</b>	<b>Processus</b>	<b>Facteurs</b>	<b>Conséquences</b>
Induisant des échelles spatiales différentes		Hasard ou (et) logiques écologiques et régionales ?	Surface, durée	
<b>Individu(s)</b> <b>Population(s)</b>	- Perturbation : arrêt des activités anthropiques	- Colonisation - Ecophysiologie  - Compétition	- Banque de graines ; dispersion clonale ou par semences ; présence de semenciers - Lumière, conditions de germination ; plantes voisines, présence de compétiteurs - Taux d'assimilation, taux de croissance - Vigueur, sénescence - Différenciation des populations	- Distribution ? (équipartition ?)
<b>Espèces</b> <b>Groupes d'espèces</b>	- Stratégies adaptatives de reproduction (dispersion...), de compétition (colonisation...)	- Dissémination ; comportement juvénile - Allélopathie, symbiose - Résistance aux contraintes - Modèles de facilitation, de tolérance, d'inhibition, de colonisation au hasard... - Groupes fonctionnels	- Mode de reproduction, moment de la reproduction, agents disséminateurs - Cycle de vie ; forme de croissance ; longévité - Comportement écologique ; amplitude - Groupes d'espèces indicatrices - Espèces "structurantes"	- Disparition, apparition richesse spécifique - Évolution de la biodiversité
<b>Continuum</b> <b>Communauté phase stade</b> <b>Station</b> <b>Écosystème</b>	- Disponibilité en sites de colonisation  - Perturbation : arrêt des activités anthropiques	- Blocages - Paliers successionnels  - Disponibilité en ressources - Modification des ressources au cours de la succession - Consommation ...	- Hétérogénéité, homogénéité  - Composition spécifique, structure, gestion, encombrement, composition floristique initiale  - Topographie, microclimat, lumière - Caractères des sols, humus, microorganismes ressources de base - Utilisations anciennes (fertilisation, herbicides, feux) - Présence de microsites - Stock de graines du sol	- Retour à la végétation "potentielle" (?) - Évolution du sol  - Soumise à une dynamique cyclique
	- Perturbation : arrêt des activités anthropiques - Disponibilité en sites de colonisation	- Modèles de colonisation • frontale • par dispersion • par nucléation	- État et type d'utilisation à l'abandon - Utilisations accessoires - Type d'arrêt des pratiques (brutal ou non)	- Gestion ] des - Non gestion ] accrus Plantations...
<b>Écocomplexe</b>	- Présence d'un potentiel de semences (disponibilité en espèces)  - Disponibilité en sites de colonisation	- Pool de semences - Stress - Consommation, prédation - Métapopulation ( ?)	- Structure du paysage : niveau de complexité, d'hétérogénéité - Histoire du site et des pratiques - Cycles des consommateurs - Composition floristique ou en communautés	- Évolution de la biodiversité - Fermeture du paysage - Problèmes paysagers
<b>Territoire</b>	- Stock dendrologique régional	- Grands modèles de successions - Essaim de végétations potentielles	- Stock dendrologique régional - Caractères climatiques - Cycles climatiques	- Augmentation du taux de boisement

– une plus grande trouée créée par un chablis important sera colonisée soit par une régénération de chêne sessile, soit par du frêne, du tilleul à grandes feuilles, de l'érable sycomore, auxquels le hêtre pourra succéder... ;

– une énorme trouée (forte tempête) verra s'installer le bouleau, le tremble, le chêne pédonculé...

Les actions anthropiques passées ont pu conduire à une futaie monospécifique de hêtre d'où le chêne et les autres essences ont disparu. La pratique pluriséculaire du taillis-sous-futaie a provoqué l'élimination de l'essence tolérante à l'ombrage (le hêtre) au profit du chêne sessile dans un premier temps, puis du chêne pédonculé ensuite, favorisé par les fréquentes arrivées de lumière ; par ailleurs le recépage permanent a outrageusement avancé le charme... on observe ainsi un sylvo-système avec des sylvo-faciés de plus en plus régressifs.

### ■ La dynamique du pastoralisme

Le pastoralisme conduit à une même évolution : ouverture du peuplement profitant aux essences non tolérantes à l'ombrage ; les semis sont détruits par la dent des animaux ; un certain équilibre peut s'établir si la pression est « raisonnable » ou sinon la végétation évolue vers une pelouse rase dominée par des Graminées cespiteuses (*Festuca*, *Bromus erectus*). De tels phénomènes peuvent s'observer dans les forêts où règne un profond déséquilibre dans les populations de cervidés.

La déforestation ancienne a conduit peu à peu à un système agropastoral avec :

– des parcelles cultivées,

– des parcelles pâturées (→ pelouse à *Bromus erectus*),

– des parcelles fertilisées avec passage à une prairie de fauche à *Arrhenatherum elatius*, ou pâturée à *Cynosurus cristatus* et *Lolium perenne*.

Ces pratiques induisent des modifications plus ou moins durables des compartiments stationnels : apports d'intrants (pesticides, engrais, fumures), tassement du sol par un pâturage intensif, troncature du sol par érosion sous cultures ou sous vignes...

### ■ La dynamique de déprise

L'abandon peut être brutal ou progressif (avec passage de l'intensif à l'extensif, avec des périodes d'arrêt puis de reprise) ; il en découle des états différents au moment de l'abandon définitif, pouvant induire des logiques ultérieures très variables.

Par exemple lorsqu'une pression faible de pâturage subsiste, les semences apportées par les oiseaux produisent des petits fourrés qui s'installent par nucléation. On observe alors des arbrisseaux épineux ou à rameaux très durs capables de résister aux agressions : prunellier, aubépine, cerisier de Ste Lucie, genévrier, églantier... (stratégie de tolérance à la contrainte : Grime, 1977). C'est à l'abri de ces épineux protecteurs que se développeront les espèces plus fragiles : noisetier, charme, frêne, érable, alisier, chêne,... selon un modèle de facilitation évident (Connell et Slatyer, 1977).

Dans les conditions écologiques considérées, après un arrêt brutal du pâturage, (le tapis végétal est peu à peu envahi par une espèce monopoliste, à multiplication clonale (développement des rhizomes) : *Brachypodium pinnatum* qui possède un pouvoir de compétition très élevé et qui élimine peu à peu la plupart des espèces préexistantes. Son pouvoir dynamogénétique (Pavillard, 1935) est d'autant plus fort que le bilan hydrique est plus favorable. Le potentiel de semences est issu des lisières, des bordures de parcelles (c'est-à-dire des divers écotones) et éventuellement de noyaux déjà installés dans la pelouse (zones de refus). La progression des populations se fait par colonisation frontale et par dispersion puis nucléation. Dans le cas de cultures ou de vignes, on passe par un stade jachère riche en annuelles et bisannuelles possédant des stratégies de reproduction efficaces puis la végétation évolue vers une pelouse élevée dominée par *Brachypodium pinnatum*.

Le feu survenant dans ces milieux provoque une perturbation brutale, détruisant les hémicryptophytes cespiteux et épargnant les géophytes à rhizome : le Brachypode penné bénéficie alors de cette perturbation (« pyrophyte ») et la succession redémarre à son seul profit.

### ■ *L'installation des ligneux*

Le tapis végétal est devenu une pelouse préforestière. Les conditions sont réunies pour l'arrivée des ligneux (modèle de facilitation), arbustifs souvent, d'abord, offrant ensuite des microsites favorables à l'installation des premiers semis d'arbres (encore modèle de facilitation) ou directement des arbres (modèle de tolérance), par exemple le pin sylvestre...

On passe ainsi, peu à peu au stade forestier. Par stades, on entend les formations physiologiques qui se succèdent dans le temps (stades herbacé, arbustif, forestier). Chaque stade est caractérisé à son tour par des phases possédant des cortèges floristiques spécifiques.

Pour l'exemple retenu, la phase forestière pionnière peut offrir une très grande diversité de sa composition :

- bouleau, tremble, espèces anémochores, à bois tendre, à courte durée de vie,
- pin sylvestre, anémochore,
- orme champêtre, érable champêtre, anémochores,
- chêne pédonculé, zoochore,
- chêne pubescent, zoochore...

Toutes ces essences ont pour point commun d'être intolérantes à l'ombrage (avec la nécessité au stade juvénile de disposer de conditions héliophiles). Ces diverses modalités sont fonction de trois grands paramètres :

- avant tout des potentiels de semences présents au niveau de l'écocomplexe ;
- des variations de conditions stationnelles : par exemple frêne, érable sycomore, merisier s'installeront dans des conditions de bilan hydrique très favorables (sols profonds, bas de versants...);
- des territoires biogéographiques : le chêne pubescent intervient en pionnier très fréquemment dans le sud du domaine atlantique (carte 1).

### ■ *Que deviennent ces diverses phases pionnières ?*

Elles peuvent être utilisées par l'homme (taillis pour le bois de feu) ce qui conduit à un blocage

de l'évolution ultérieure (accrus à frêne-érable, à chêne pédonculé, pérennisés).

Le blocage est souvent lié à l'absence, au moins momentanée de potentiel de semences au sein de l'écocomplexe. Une perturbation touchant la phase pionnière peut entraîner un retour à la phase pelouse préforestière... L'évolution en conditions non perturbées conduit à une phase transitoire souvent dominée par le chêne pédonculé, le charme... Puis apparaissent le chêne sessile un peu plus tolérant à l'ombrage et surtout le hêtre, l'espèce la plus tolérante à l'ombrage et à fort pouvoir dynamogénétique. Il constitue la dominance de la phase de maturité (espèce structurante).

Le hasard, important en phase pionnière (et encore les essences qui interviennent, appartiennent à la logique paysagère), fait place peu à peu à une logique commandée par les comportements juvéniles (tolérance à l'ombrage, densité des régénérations, pouvoir dynamogénétique). Il en résulte que la connaissance du stock dendrologique régional, du potentiel de semences de l'écocomplexe, des stratégies des essences permet de prédire les modalités possibles et probables de la succession forestière et surtout la composition du stade de maturité ou végétation potentielle.

**Par végétation potentielle** nous entendons la composition dendrologique prédictible de la phase de maturité, d'un espace ne l'ayant pas encore atteint, composition en équilibre avec les conditions climatiques et édaphiques... Pour qu'elle se réalise, les potentiels de semences doivent être présents, à proximité de la parcelle abandonnée (mais... le forestier peut les installer !) ; les hasards des perturbations peuvent remettre en question, au moins temporairement le passage à la phase de maturité.

**La phase de maturité** correspond aussi au concept de « climax », plus haut degré de maturation que la végétation peut atteindre en un point, compte tenu des conditions stationnelles. Avec la prise en compte des perturbations, on comprend qu'il faut abandonner la notion de stabilité qui était associée au climax. Il faut considérer le climax d'une manière dynamique ! Pour une forêt naturelle, il s'agit de la mosaïque de phases sylvigénétiques engendrées par les

trouées de tailles diverses mais où généralement domine spatialement la phase de maturité. La propriété fondamentale du climax devient sa résilience, c'est-à-dire sa capacité, quel que soit le type de perturbation qui le touche, de cicatriser et de revenir à la phase de maturité après un temps plus ou moins long (Blondel, 1986, Rameau, 1987).

Dans le cadre de l'approche des accrues, nous considérons qu'il est nécessaire de connaître l'ensemble de la succession, jusqu'au stade de maturité. En effet, le forestier peut à tous moments, par action volontariste, intervenir en utilisant la phase pionnière et la facilitation qu'elle procure pour introduire les essences des phases transitoires et de maturité.

Les processus de succession ne suivent pas souvent une progression linéaire, dans le temps ; on constate généralement des périodes de stabilisation à certains stades, marquées par un fort ralentissement des processus (avec la pelouse préforestière, la fruticée, la phase pionnière forestière... ; la succession est ainsi caractérisée par des « paliers successionnels ».

Pour appréhender d'une manière pragmatique les phénomènes dynamiques, nous sélectionnons quelques notions fondamentales, particulièrement opérationnelles dans le domaine de la prédiction des successions d'essences et nous présenterons ensuite quelques méthodes de travail.

### Quelques caractères fondamentaux pour l'approche de la dynamique ligneuse

#### ■ Les stratégies de reproduction

Par stratégie adaptative, on entend des caractères héréditaires ayant valeur adaptative, favorisant telle ou telle espèce, à un moment donné de la succession. Les stratégies de reproduction jouent un rôle considérable et expliquent en grande partie les modalités de la dynamique initiale des populations des différentes essences et leur participation à une phase déterminée.

Certaines essences investissent beaucoup dans la reproduction (grand nombre de semences, courte durée de vie, arbre de taille plus ou moins réduite). Ces espèces jouent un rôle de premier plan dans les phases pionnières des suc-



cessions (stratégie r : *Betula sp.*, *Populus tremula*...). D'autres investissent plutôt dans la fabrication de grands édifices et dans la maintenance ; elles participent plutôt aux phases de maturité des successions (stratégie k : *Abies alba*...). Il existe un *continuum* entre ces deux types de stratégie. D'autres éléments interviennent avec force : la précocité de la maturité sexuelle, la longévité des arbres, leur fécondité (selon les populations, les individus et en fonction des conditions stationnelles), la fréquence des bonnes années à fruits, le nombre de graines viables fournies, les moyens de dissémination (barochorie, anémochorie, zoochorie, banozoochorie...), les distances moyennes de dispersion, la durée de survie des semences dans le sol, les processus de levées de dormance...

#### ■ La participation de l'espèce à un potentiel de semences

Les graines peuvent se trouver à l'état dormant dans le sol pendant des durées plus ou moins

▲ Carte 1 – Carte biogéographique sur fond des régions forestières IFN.

longues ; il s'agit du potentiel séminal local ou banque de semences. La levée de dormance est assurée généralement par une perturbation qui augmente subitement la lumière au niveau du sol. Un certain nombre de semences sont amenées, au moment de la perturbation, par différents vecteurs (vent, animaux) ; elles constituent le potentiel séminal advectif. Enfin en sous-bois des recrues ont pu s'installer, tolérant à l'ombrage ; ils présentent rapidement un développement limité attendant une perturbation pour reprendre leur croissance normale (exemple : *Abies alba*) : ils composent le potentiel végétatif (ou recru végétatif).

■ **Le comportement juvénile**

Les germinations des graines sont confrontées aux conditions stationnelles qui en éliminent un bon nombre. Les conditions photiques et de bilan hydrique lié au microclimat assurent ensuite une autre sélection sévère. Le comportement des germinations et des régénérations, vis-à-vis de la lumière (et des conditions microclimatiques) est capital pour expliquer la logique dynamique qui s'instaure lors de la reconquête des espaces ouverts pour les ligneux ou pour expliquer la composition d'un peuplement dégradé (plus ou moins ouvert, ouvert régulièrement...) par l'exploitation forestière plurisécularaire.

Les espèces non tolérantes à l'ombrage (de pleine lumière) au stade juvénile s'installent directement en plein découvert. Les espèces tolérantes à l'ombrage qui exigent une ambiance

tamisée pour se développer, s'installent ensuite dans les espaces laissés ouverts, vides, ou sous couvert.

Il est ainsi possible d'élaborer un gradient (figure 2) des tempéraments photiques juvéniles des différentes essences et encore une fois nous insistons sur le fait que ces gradients sont essentiels pour comprendre les modalités de la dynamique cyclique ou de la dynamique linéaire. La figure 2 montre l'exemple du gradient pour les différentes espèces de chênes.

■ **Les stratégies de compétition**

Parmi les plus efficaces nous citerons les effectifs des populations au moment de la régénération (nombre d'individus dans les collectifs), les modèles de croissance, le pouvoir dynamogénétique conduisant à des espèces dominantes ou structurantes d'une phase (ex. le hêtre).

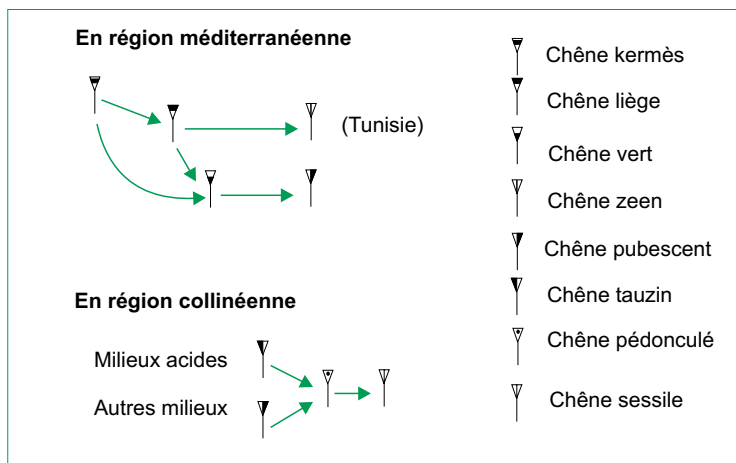
■ **Les groupes fonctionnels d'essences**

En fonction de ces différentes stratégies et comportements, il est possible de classer les essences en groupes fonctionnels rassemblant des espèces susceptibles d'intervenir à un même moment au cours des successions (figure 3).

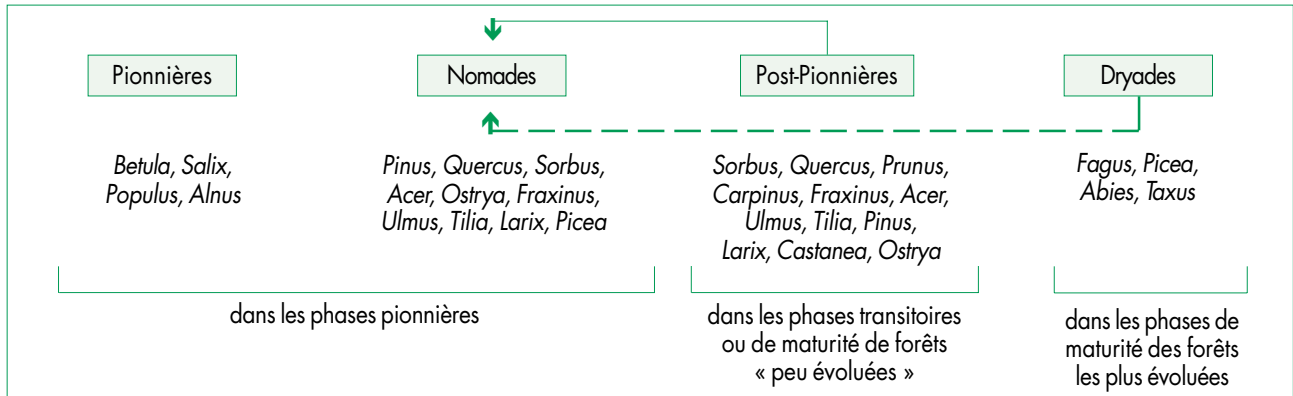
■ **Comportement écologique des essences**

Par comportement écologique nous entendons les exigences, tolérances des essences vis-à-vis des facteurs écologiques fondamentaux (t°, précipitations, réserves en eau, bilan hydrique, hydromorphie, richesse trophique...), et les facteurs limitants pouvant empêcher leur développement. Les diagrammes ci-joints (figure 4) précisent les amplitudes de tolérance de quelques essences forestières. Le chêne pédonculé, à large amplitude peut être considéré comme une espèce généraliste ; le frêne par contre, a une amplitude trophique plus faible, c'est une espèce spécialisée. Pour les espèces qui participent à des phases pionnières, l'amplitude de tolérance est très large en l'absence de compétition ; elle se réduit considérablement avec l'apparition d'espèces à pouvoir dynamogénétique élevé. Ces essences subsistent dans les phases optimales qui offrent les conditions optimales de l'essence (ou proches de leur *optimum*).

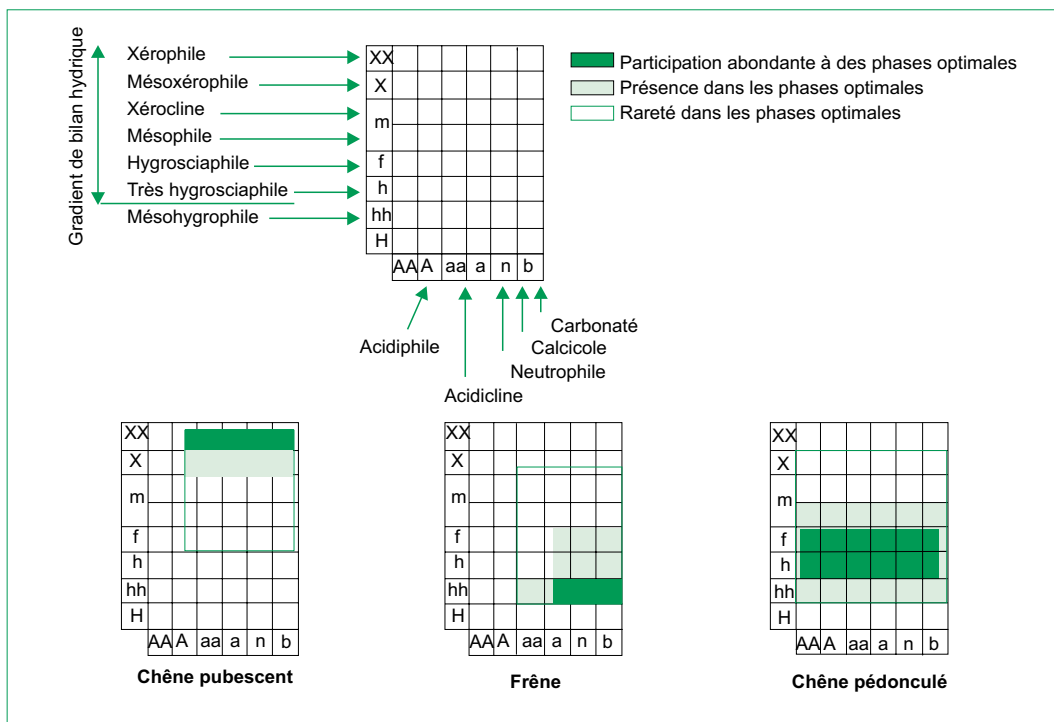
Figure 2. – Exemple : le gradient pour les différentes espèces de chênes.







▲ Figure 3. – Classement des essences en groupes fonctionnels.



◀ Figure 4. – Comportement écologique des essences.

### Méthode de travail envisageable

Dans un premier temps, il semble utile de mettre en place un certain nombre de cadres :

- le cadre biogéographique,
- le cadre écologique avec l'essaim de végétations potentielles,
- le cadre local.

Les cadres biogéographiques et écologiques sont disponibles ou peuvent être élaborés rapide-

ment à partir des données régionales existantes. Le cadre local doit faire l'objet d'investigations particulières.

Ensuite s'enchaînent une étape diachronique qui permet de préciser le cadre historique et de tirer parti des différentes missions de photographies aériennes (approche des vitesses) et une étape synchronique qui aboutit à la précision des modalités.

Domaine	Sous-domaine	Secteur	Sous-secteur
Atlantique	Europe-atlantique méridional	Aquitaine	Landais Pyrénéen Aquitain
	Méidio- atlantique	Massif Central Ligérien Normando-Picardo Belge Subatlantique	
Hautes- montagnes	Alpin Pyrénéen		
Continental	Baltico-Rhénan	Alpin	

▲ Tableau 2. – Découpage emboîté pour une région de l'Europe tempérée : région → domaine → secteur → district.

### ■ *Le cadre biogéographique : un emboîtement hiérarchisé de territoires (cartes 1 et 2)*

La carte 1 donne une proposition provisoire de découpage biogéographique de la France qui s'appuie sur les limites des régions forestières de l'Inventaire Forestier National (les forestiers sont attachés à ce découpage...). Chaque région est découpée en domaines, chaque domaine, à son tour, est divisé en zones de plus en plus homogènes emboîtées (région → domaine → secteur → district).

Chaque territoire ainsi défini, quel que soit son statut, est caractérisé par un certain stock dendrologique issu des migrations holocènes, et actuellement en adéquation avec l'éventail des conditions stationnelles offertes. S'y ajoutent d'éventuelles espèces introduites (*Robinia pseudacacia*, *Acer negundo*, *Ailanthus altissima*, *Cedrus atlantica*...) qui peuvent intervenir également dans les successions. On peut donc établir, en préambule, pour un site, pour une région donnée, la liste des essences susceptibles de participer aux successions.

La diversité des modalités de dynamique linéaire se superpose à ce découpage, l'originalité de certaines de ces modalités est spécifique à telle ou telle échelle territoriale, en particulier les phases pionnières.

Par exemple, pour le domaine des hautes montagnes (carte 2 et tableau 2) :

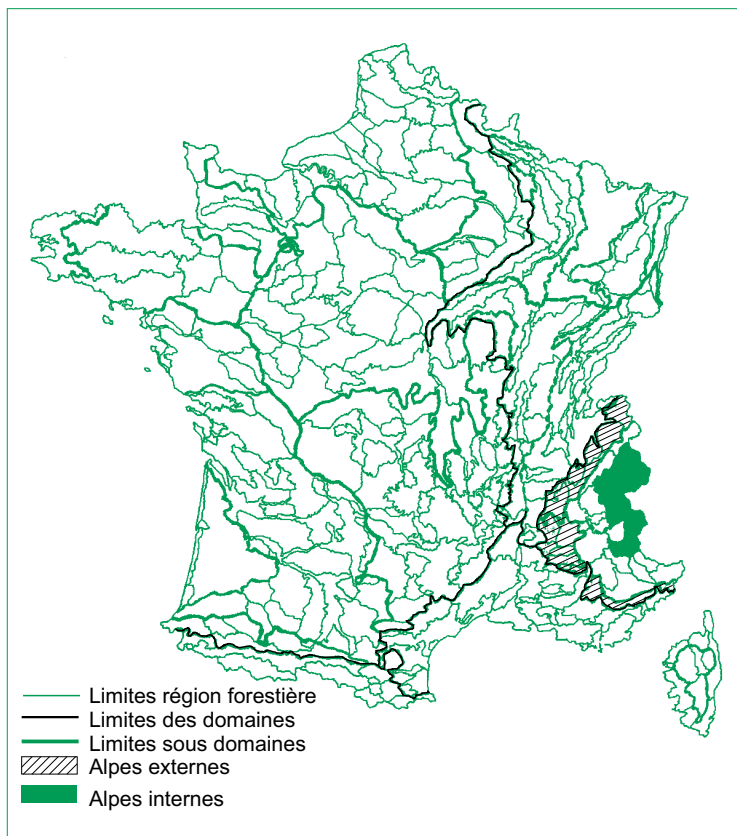
– dans les pyrénées, le pin sylvestre (étage montagnard) et le pin à crochets (étages montagnard et subalpin) jouent un rôle majeur ;

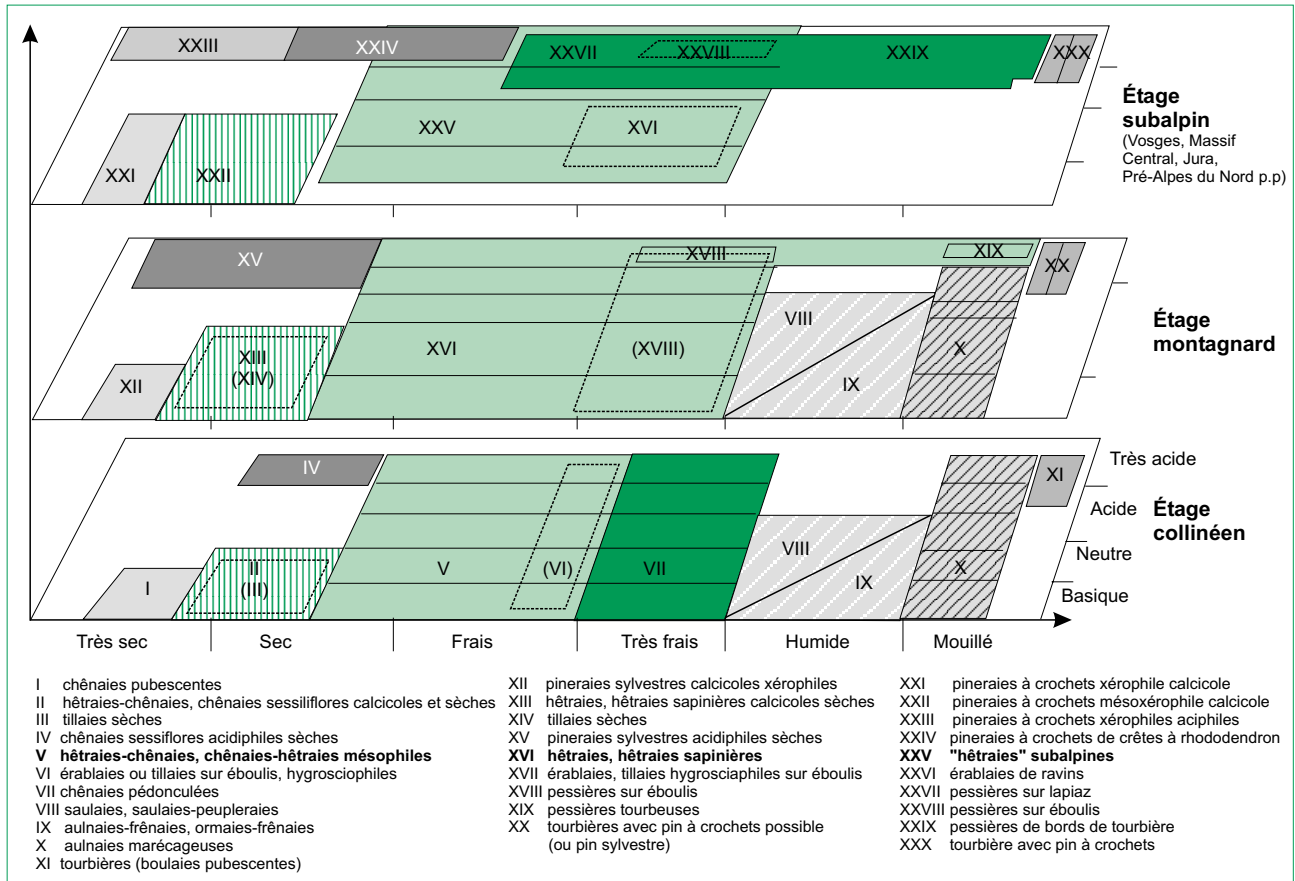
– dans les Alpes, en ce qui concerne les Alpes externes, le pin à crochets, l'épicéa interviennent souvent en phase pionnière ; le mélèze et le Pin cembro par contre jouent un rôle important en Alpes intermédiaires et internes, le pin sylvestre est omniprésent en phase pionnière dans les Alpes du Sud, par contre l'épicéa, l'aulne vert sont eux fréquents dans les Alpes du Nord, etc.

### ■ *Le cadre écologique avec les grands types de végétation potentielle*

À partir des données portant sur les communautés végétales (phytosociologie) et sur les types de station (catalogue des stations forestières)

Carte 2. – Découpage emboîté sur fond des régions forestières IFN. ▼





res), il est possible d'ordonner, sur un diagramme « humidité - richesse trophique et degré d'acidité » les types de végétation potentielle caractérisant un territoire biogéographique donné. La figure 5, par exemple, rassemble par étage la plupart des grandes végétations potentielles des domaines atlantique et continental et de l'étage subalpin (du Massif Central, des Vosges, des Préalpes du Nord). Il est bien sûr possible de réaliser des diagrammes plus simples, synthétisés à l'échelle d'un territoire plus restreint et donc plus homogène.

Ces diagrammes devraient permettre de situer les zones d'étude par rapport à telle ou telle végétation potentielle et de prédire les grandes modalités probables des successions et surtout leurs termes prévisibles.

Ces modalités peuvent présenter des variantes ou des spécificités en fonction des conditions locales, en fonction de l'état et des res-

sources du tapis végétal, d'où l'importance de disposer d'un outil efficace pour appréhender la structure et le fonctionnement du paysage local. Ces cadres établis, deux démarches successives peuvent s'enchaîner : le **cadre local** puis les **démarches diachronique et synchronique**.

### ■ Le cadre local

Pour l'étude d'une zone particulière, déjà située dans les deux cadres précédents, les méthodes et les concepts de l'écologie du paysage se révèlent particulièrement heuristiques. La figure 6 reproduit un site théorique avec différentes unités de végétation cartographiées à grande échelle. L'éco-complexe présenté possède une certaine structure :

– avec une matrice, constituée de cultures, de prairies pâturées (avec des intensités différentes), des prairies abandonnées ;

▲ Figure 5. – Le cadre écologique et les grands types de végétation potentielle.

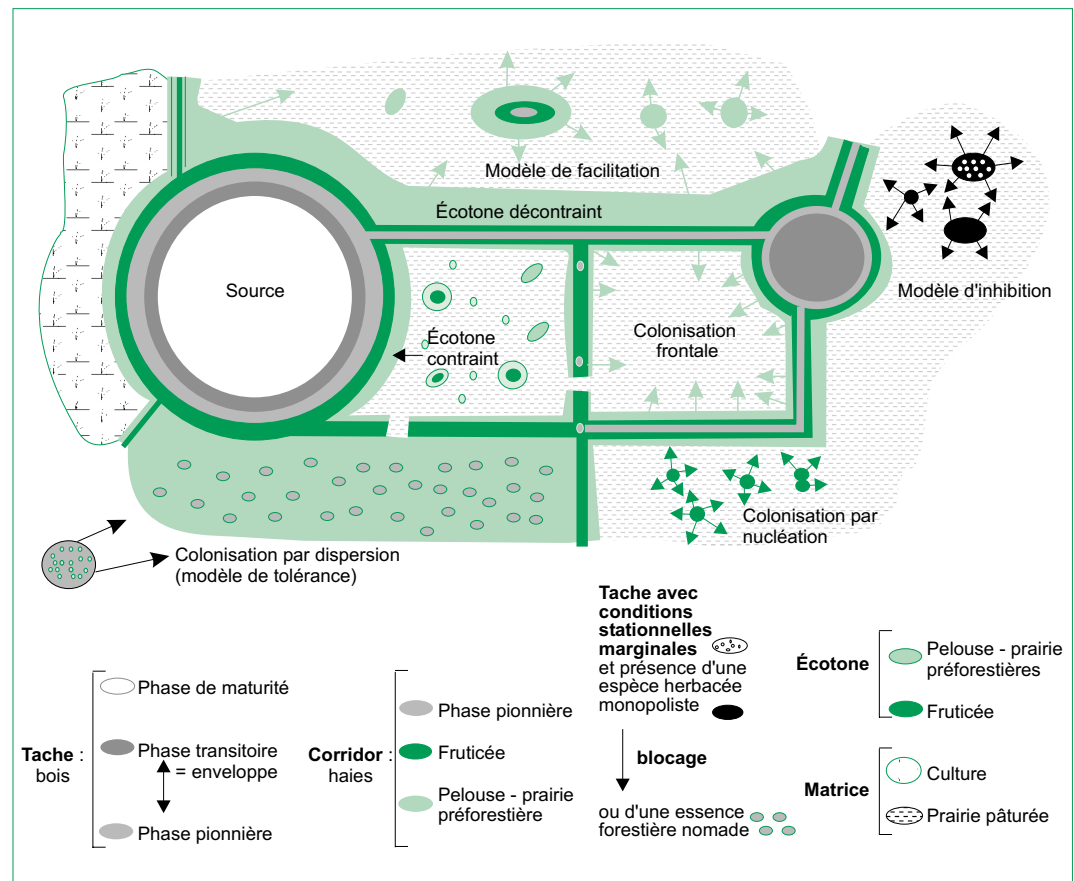
- avec des taches, en l’occurrence des bois où il est possible d’individualiser des noyaux anciens correspondant à une phase de maturité et des enveloppes successives (phase transitoire, et phase pionnière externe) ; un petit bois récent, à droite, se limite à une phase transitoire, ceinturée d’une phase pionnière) ;
- avec d’autres taches correspondant à des conditions stationnelles marginales, par exemple avec pin sylvestre sur une crête, ou avec *Festuca paniculata* sur un adret à sol superficiel ;
- avec des corridors : les haies structurant le complexe agropastoral et possédant la composition dendrologique des phases pionnières forestières ;
- avec des écotones bordant les bois et les corridors où peuvent se juxtaposer des fruticées et des pelouses préforestières externes.

Le fonctionnement dynamique du paysage peut être analysé dans divers secteurs de l’éco-

complexe. Les écotones contraints là où s’exerce une activité anthropique forte (culture, pâturage) passent à des écotones décontraints (Bruhier-Vanpeene, 1999) dans les parcelles subissant un abandon. Peu à peu, des espèces de l’écotone à fort pouvoir dynamique se substituent aux espèces de prairies ou de pelouses. Il est possible de mettre en évidence les phénomènes de facilitation, de tolérance (envahissement par dispersion d’un écotone décontraint par le pin sylvestre). *Festuca paniculata* dont les populations sont très limitées dans le paysage géré (stations marginales), s’étend du fait de son pouvoir dynamique et bloque l’évolution ultérieure (modèle d’inhibition).

L’écotone est ainsi caractérisé par son hétérogénéité sur le plan des degrés de maturation ; cette propriété fondamentale explique les multiples flux d’espèces qui se développent selon des modalités diverses entre les « sources » et les « puits ».

Figure 6. – Site théorique avec différentes unités de végétation représentées selon une logique d’écologie du paysage.



On dispose donc déjà d'un grand nombre d'acquis qui permettent d'appréhender et de prédire les grandes lignes des successions forestières.

Quelles méthodes de travail adopter pour affiner la connaissance des processus et l'adapter à des réalités locales ?

### ■ *La démarche diachronique*

Les espaces étudiés ont connu par le passé de multiples vicissitudes ; il est intéressant d'en cerner les modes anciens d'utilisation et de réfléchir aux conséquences générales de ces facteurs anthropiques sur les paysages actuels. Dans le cadre de la problématique étudiée ici, pour chaque parcelle où des accrús se sont installés, il s'agit de définir le cadre historique, à partir des cadastres, des archives, d'enquêtes afin de préciser les anciennes utilisations agricoles ou pastorales, les dates d'abandon (avoir quelques informations sur l'état à l'abandon) (Hollard, 1997 et Sciana, thèse en cours de rédaction, Koerner, 1999).

Il est ainsi possible d'obtenir des repères chronologiques très utiles pour la définition des vitesses de succession.

Une autre méthode, plus usitée, consiste à étudier différentes missions de photographies aériennes sur un site donné, d'y définir et délimiter les unités de végétation équivalentes et la surface occupée par chacune. On évalue ainsi les différences de surface entre les missions, ce qui permet de déterminer la vitesse d'évolution et d'établir une matrice de probabilité de transition (avec projection dans l'avenir des processus).

Lorsque des scénarios sont élaborés (avec la définition des phases optimales hypothétiques), dans un certain nombre de cas, il est possible de vérifier les hypothèses au moyen de l'outil pédoanthracologique. L'assimilation de la végétation potentielle avec la végétation primitive donnée par cet outil implique qu'il n'y a pas eu de modifications climatiques significatives entre temps et surtout que l'exploitation anthropique n'a pas entraîné une modification des substrats (érosion avec troncature des profils, fertilisation forte...).

### ■ *La démarche synchronique*

Cette démarche, d'une grande souplesse d'utilisation, sur un territoire défini, a pour objectif de reconstituer les étapes de la dynamique de la végétation en analysant les variations spatiales, à un moment donné, de la structure et de la composition floristique des formations végétales. Cette démarche implique deux obligations :

– **travailler dans des conditions stationnelles parfaitement définies** (pour comparer ensuite les divers degrés de maturation de la végétation qui occupent des compartiments stationnels identiques) ;

– **préparer avec minutie un plan d'échantillonnage** qui recoupe non seulement la plupart des situations écologiques, et des types de paysage (*cf.* cadre local), mais aussi les gradients dynamiques du territoire étudié (elle doit donc s'appuyer sur une approche phytoécologique, avec un échantillonnage stratifié assez dense et des relevés phytoécologiques où les données stationnelles sont notées avec précision). L'étude des différentes missions de photographies aériennes décrite précédemment contribue fortement à l'élaboration du plan d'échantillonnage.

### Quelques grands modèles régionaux de dynamique linéaire forestière

Si l'on se réfère à la figure 5, les processus dynamiques les plus complexes et les plus diversifiés s'observent en situation écologique « centrale », là où les facteurs limitants n'ont pratiquement pas d'effets : hêtraies - chênaies mésophiles, hêtraies, hêtraies sapinières, avec bien sûr des modalités différentes en fonction du niveau trophique. On y observe non seulement les successions les plus complètes, les plus évoluées, faisant intervenir en phase de maturité une ou plusieurs dryades, mais aussi une très grande variabilité des essences de la phase pionnière (accrus). Par contre, en situations écologiques marginales, la sylvigénèse est bloquée à la phase pionnière avec l'espèce pionnière ou nomade qui a colonisé l'espace.

Nous prendrons quelques exemples propres aux montagnes continentales (figure 7) non soumises aux influences méridionales (pour d'autres

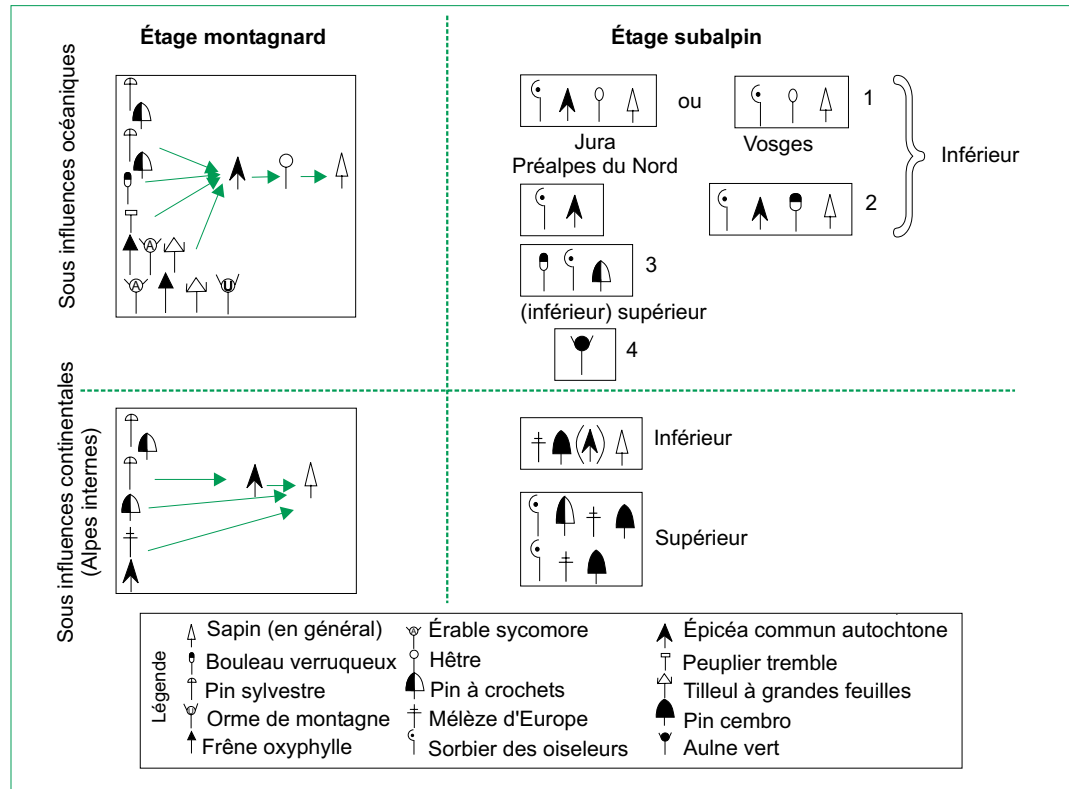


Figure 7. – Quelques modèles de successions forestières en espace montagnard. ►

exemples nous renvoyons à un travail précédent : Rameau, 1991).

■ **L'étage montagnard**

Les caractères climatiques de cet étage sont très favorables à la forêt ; la dynamique forestière y est souvent très rapide, particulièrement dans les zones soumises aux influences océaniques (pluies abondantes, humidité atmosphérique élevée). Les conditions se dégradent légèrement au fur et à mesure que l'on descend vers le sud (accentuation des influences méditerranéennes) ou que les caractères de continentalité sont plus marqués.

On peut distinguer ainsi diverses successions :

- des sapinières-hêtraies, des sapinières-hêtraies-pessières, des hêtraies, des sapinières ou pessières pures, avec une très large diversité des espèces de la phase pionnière (accrus) et une fréquence élevée du mélange frêne-érable sycomore-merisier, aussi bien sur substrats calcaires que sur substrats siliceux (peu acides) ; la richesse dendrologique des accrues dépend du

niveau trophique, du bilan hydrique et de l'absence ou du faible pouvoir de compétition des dryades à cette phase.

Peu à peu, l'évolution conduit à la phase de maturité la plus évoluée que peuvent montrer les forêts en Europe (avec les trois grandes dryades sociales européennes) ;

- dans les conditions écologiques marginales s'observent des blocages conduisant à des sylvigénèses plus sommaires ;
- pineraies (surtout à pin sylvestre) dont la sylvigénèse montre une évolution très limitée du fait d'un blocage lié à des sols très acides et secs dans les Vosges, sols superficiels sur calcaires dans le Jura, les Alpes, climat continental sec dans les Alpes internes) ;
- érablaies-tillaies, ormaies-érablaies-tillaies, phases pionnières riches en espèces nomades bloquées (éboulis grossiers, ravins froids) ; la canopée est dominée par un ensemble de nomades s'épanouissant en peuplement mélangé

du fait de l'absence d'espèces à fort pouvoir dynamogénétique.

### ■ *L'étage subalpin*

Les successions sont en général simplifiées à cet étage, compte tenu de l'apparition de blocages d'intensité croissante qui entraînent l'élimination progressive de certaines espèces. Les végétations potentielles se révèlent assez diversifiées en fonction des caractères des massifs (altitude, nature du substrat, climat...) et surtout selon l'histoire chorologique propre à ces massifs (présentant des modalités très différentes selon les régions).

Les dryades, souvent encore présentes dans la partie inférieure de l'étage, disparaissent progressivement faisant place à des nomades ou à des pionnières qui assurent seules la phase de maturité.

L'épicéa joue un rôle important à la base de l'étage, en compagnie du mélèze, du pin cembro...

L'aulne vert, à partir des climax édaphiques en bordure de torrent, engendre des phases pionnières en nappes sur des prairies aban-

données, difficiles à coloniser par les essences potentielles.

Le mélèze est une nomade exceptionnelle capable de coloniser divers types de substrats à des altitudes variables (du montagnard au subalpin supérieur) ; les accrues à mélèze couvrent de très grande surface au niveau des Alpes internes et intermédiaires.

### Conclusion

Une succession est marquée par des interactions permanentes entre un contexte environnemental et paysager et un ensemble de caractères biologiques. L'étude de ces phénomènes doit conduire au montage de recherches interdisciplinaires qui permettent d'associer les approches historiques, les pratiques anciennes, les processus dynamiques et le contexte socio-économique. Enfin, nous avons insisté sur l'intérêt forestier des accrues et leur mise en valeur possible et accélérée par la connaissance de l'ensemble des processus dynamiques, mais ces formations peuvent jouer bien d'autres rôles qu'il convient de prendre en compte (intérêt paysager, habitat de certaines espèces, espace de « liberté »...). ■

### Résumé

La déprise agricole est à l'origine d'une reconquête forestière naturelle qui contribue fortement à l'augmentation de la surface boisée en France. Les accrues qui en dérivent ont une dynamique qui s'inscrit dans l'étude des successions. Les concepts liés aux successions végétales sont multiples. Nous nous limitons dans ce document à une présentation des notions fondamentales, ordonnées selon une double approche, d'une part, systémique et d'autre part, en hiérarchisant selon leur importance, les processus et les facteurs qui interviennent dans la dynamique forestière, pour chaque niveau de structuration du tapis végétal. À partir d'exemples, nous essaierons de dégager les concepts les plus opérationnels et les méthodes qui permettent d'analyser et d'expliquer (au moins partiellement) les phénomènes dynamiques (plus particulièrement ceux qui impliquent les essences ligneuses). Enfin nous présenterons quelques résultats choisis parmi les principaux modèles régionaux de dynamique linéaire forestière.

### Abstract

The abandoning of agricultural land and the consequent natural reforestation has been the main contributory factor in a significant increase in the wooded areas in France. The dynamics of these extensions can be evidenced by a study of plant successions. There are many theories regarding plant successions. We will limit our presentation to the basic concepts, categorised according to two approaches: a systemic approach on the one hand, and on the other hand, listing in order of importance, for each structural level of plant cover, the processes and factors which contribute to the forest dynamics. Using examples, we will attempt to highlight the most practical operational theories and the methods which allow us to analyse and explain (at least partially) the dynamic phenomena (especially those concerning ligneous species). Finally, we will present some results which we have selected from among the main regional linear forest dynamic models.

### Bibliographie

- BLONDEL, J., 1986, *Biogéographie évolutive*, Masson, Paris, 221 p.
- BRUHIER-VANPEENE, S., 1999, *Transformation des paysages et dynamiques de la biodiversité végétale. Les écotones, un concept clé pour l'étude des végétations post-culturelles. L'exemple de la commune d'Aussois*, Thèse, Cemagref Grenoble.
- CONNELL, J.H. and SLATYER, 1977, Mechanisms of succession in natural communities and their role in community and organization, *American Naturalist* 111 (982), pp. 1169-1194.
- FINEGAN, B., 1984, Forest succession, *Nature*, 312, pp. 109-114.
- GRIME, J.P., 1977, Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory, *American Naturalist* 111 (982), pp. 1169-1194.
- GRIME, J.P., et al., 1988, *Comparative plant ecology. A functional approach to common British species*, Unwin Hyman, 742 p.
- HOLLARD, C., 1997, *Documents pour l'étude historique de terrains en déprise agricole en Petite Montagne Jurasienne*, ENGREF Nancy (non diffusé).
- KOERNER, W., 1999, *Impacts des anciennes utilisations agricoles sur la fertilité du milieu forestier actuel*, Thèse INRA.
- PAVILLARD, 1935, *Eléments de sociologie végétale (phytosociologie)*, Paris, Hermann, 102 p.
- RAMEAU, J.-C., 1987, *Contribution phytoécologique et dynamique à l'étude des écosystèmes. Applications aux forêts du nord-est de la France*, Thèse : Besançon, 340 p.
- RAMEAU, J.-C., 1988, Actualisation des concepts de climax et d'essaims climaciques. Comparaison des essaims climaciques de quelques régions du nord-est de la France.- 113<sup>e</sup> Congrès national des Sociétés Savantes, Strasbourg, *La Forêt*, p. 135-151.
- RAMEAU, J.-C., 1990, Comportement dynamique du chêne pédonculé et de chêne sessile dans les successions forestières, *Rev. For. Fr.*, XLII, p. 155-164.
- RAMEAU, J.-C., 1991, *Les grands modèles de dynamique linéaire forestière observables en France. Liens avec les phénomènes cycliques*, Colloques Phytosociologiques : Phytodynamique et Biogéographie, historique des forêts, Bailleul.
- SCIAMA, D., 1999, *Dynamique de la végétation dans des terrains en déprise agricole en Petite Montagne Jurasienne*, Thèse Engref (en cours de rédaction).
- VAN DER MAAREL, C.G., 1996, Vegetation dynamics and dynamic vegetation.- *Acto. Bot. Neerl.*, 45 (4), p. 421-442.
- WHITTAKER, R.H., 1975, Communities and ecosystems, *Mac Millan Publishing, New York*, 2<sup>e</sup> édit., p. 64-73, 87-105, 111-135, 161-191.