
Les phénomènes d'accrués : analyser, comprendre et prévoir

Jacques Lepart, Olivier Rousset et Pascal Marty

Plaisance (1969) définit une accrue comme un « terrain (pré, culture) en cours de reboisement naturel en bordure de forêts, souvent formé de bois blancs, épines [où] peu à peu s'installent chênes, frênes ou encore épicéas (suivant l'altitude) ». Ces accrues jouent un rôle considérable dans la progression de la forêt en France (Derioz, 1994 et ce colloque). Elles ont aussi une importance qualitative dans la mesure où elles concernent souvent des espèces qui peuvent avoir un grand intérêt technologique et pour lesquelles les méthodes de sylviculture ne sont pas toujours maîtrisées. Elles contribuent ainsi à la diversité des boisements et éventuellement à celle des productions forestières.

Par ailleurs, les accrues conduisent parfois rapidement à la fermeture du paysage (Lepart *et al.*, 1996 ; Debussche *et al.*, 1999) et à la disparition des milieux ouverts. Les zones de parcours correspondant à l'ancien saltus sont souvent réoccupées par des boisements spontanés ; le paysage devient alors dual avec un fort contraste entre les cultures intensives des plaines et la forêt qui tend à occuper le reste de l'espace (Lepart et Debussche, 1992). Les accrues sont évidemment une des conséquences de la déprise agricole. Elles peuvent être construites comme un problème d'environnement. Dans ce cas, on insiste sur les problèmes qu'elles posent dans l'espace rural : complications d'éventuelles réutilisations agricoles ou pastorales, conséquences négatives sur la diversité des espèces (disparition supposée d'une partie des espèces associées aux milieux ouverts (Martin *et*

al., 1998)), augmentation des risques d'incendie ou diminution de la qualité esthétique des paysages.

Du point de vue biologique, le processus déterminant est l'arrivée de graines d'arbres ou d'arbustes sur une station. Comme les capacités de dissémination des plantes sont limitées, la structure du paysage joue un rôle important. Dans des paysages en mosaïque marqués par un ancien « équilibre agro-sylvo-pastoral » comme la région méditerranéenne, les semenciers de nombreuses espèces sont assez régulièrement répartis dans le paysage. Les sources de graines sont donc proches et la colonisation est généralement une colonisation de proximité (Debussche et Lepart, 1992). Elle a parfois lieu immédiatement après l'abandon de la culture (Escarré *et al.*, 1983). Dans les paysages ouverts des plateaux (Causses du Massif central) ou des montagnes (Pyrénées, Alpes), la progression est plus irrégulière et concerne de vastes espaces où les arbres avaient été éliminés. La dynamique dépend alors beaucoup de la vitesse d'arrivée des diaspores, elle-même liée aux distances de dissémination et à la position de la station considérée dans le paysage.

Du point de vue de la gestion des accrues, deux objectifs sont envisageables : production forestière ou maintien des activités pastorales. Dans le premier cas on essaiera d'en tirer le maximum d'utilité en pratiquant, par exemple, une sylviculture d'accompagnement. Dans le second cas, des mesures de type agri-environnemental sont prises pour contrôler leur extension ou les utiliser plus efficacement : certains ligneux se

**Jacques Lepart,
Olivier Rousset
et Pascal Marty**
CNRS - CEFÉ
1919 route de
Mende
34293 Montpellier
Cedex 5

révèlent être un « facteur d'appétit » pour les animaux d'élevage conduits sur un parcours (Chabert *et al.*, 1998). Pour les gérer efficacement, il faut être à même de prévoir leur extension et leur nature, ce qui implique de disposer d'informations concernant d'une part les modifications du contexte socio-économique qui déterminent les changements d'utilisation des sols et/ou des pratiques agricoles et d'autre part la dynamique de la végétation. Il s'agit alors de relier ces deux ensembles complexes de processus ce qui, de notre point de vue, ne peut être fait qu'au prix de quelques simplifications. Il nous semble qu'il y a alors deux façons de procéder, l'une plus axée sur le concept de succession, l'autre plus axée sur la notion de dynamique de populations.

Modification des pratiques et succession

Dans ce cas, on considère que les milieux ne sont plus sujets à des pratiques agricoles ou pastorales ou que celles-ci n'ont pas d'effets sur la dynamique naturelle de la végétation. On essaie alors de mettre en évidence les grandes tendances de la dynamique de la végétation, tendances que l'on espère reproductibles à l'échelle d'une région ou d'un secteur écologique et relativement constantes dans le temps. On suppose que l'on peut définir une succession-type. Ce peut-être fait assez simplement, soit par analyse synchronique (comparaison de parcelles abandonnées ou perturbées à différentes époques ; voir par exemple : Cowles, 1901, Pickett, 1987, ou, pour la région méditerranéenne, Escarre *et al.*, 1983, Debussche *et al.*, 1996), soit en s'appuyant sur toute une série de documents écologiques (carte de la végétation du Service de la carte de la végétation (CNRS) de Toulouse, monographies régionales...). Il suffit alors théoriquement de savoir quand une parcelle est abandonnée pour prévoir la végétation qui s'y installera.

Ces informations sont, en principe, assez faciles à réunir mais leur précision et leur pertinence par rapport aux conditions locales doivent être évaluées. Cette façon de procéder nous semble globalement acceptable si :

- l'abandon agro-pastoral est bien total ;

- des semenciers des espèces dominantes potentielles sont disponibles en tous points de l'espace ;

- le processus de succession est relativement régulier ou constant dans l'espace et dans le temps. Cela implique un contexte environnemental (paysage) relativement constant, des modifications directionnelles des conditions stationnelles et un équilibre entre la végétation et le milieu (Lepart et Escarré, 1983).

Mais, le plus souvent, la progression de la forêt ne suit pas un abandon complet de l'agriculture ; elle se fait dans un contexte de diminution de l'intensité des interventions humaines sur les milieux ou de modifications des pratiques. Il s'agit donc d'analyser les relations entre les transformations de l'utilisation des milieux par les sociétés locales et la dynamique de la végétation. Le problème est que ces deux ensembles de processus sont à la fois complexes, mobiles et qu'ils ont des temporalités différentes.

L'utilisation du milieu par les sociétés fait appel à un ensemble de pratiques qui se situent dans une chaîne opératoire (Blanc-Pamard *et al.*, 1992). Lorsqu'il y a déprise, certaines de ces pratiques perdent progressivement de leur importance ; elles sont parfois remplacées par d'autres. Ces transformations des systèmes agraires se déroulent sur des périodes relativement longues mais ne sont généralement appréhendables que dans la période récente ; elles sont susceptibles de varier assez fortement d'une parcelle à l'autre, d'une exploitation à l'autre... De la même façon, la dynamique de la végétation résulte de nombreux processus (dissémination, installation, croissance, compétition, facilitation, prédation...) qui se succèdent dans le temps, leur importance relative peut différer d'une espèce à l'autre et dépend très fortement du contexte écologique.

Ainsi, par rapport aux hypothèses précédentes, il est probablement plus réaliste de considérer que :

- les perturbations d'origine humaine ou naturelle continuent même en cas de déprise agricole et peuvent jouer un rôle important dans la succession ;

- le paysage a une structure et les semenciers n'y sont pas distribués de manière régulière ;

– les modes d'interactions entre espèces sont divers et peuvent avoir pour conséquence des phénomènes d'inhibition, de tolérance ou de facilitation (Connell et Slatyer, 1977) qui ne peuvent être analysés de manière globale au niveau de la communauté mais qui dépendent de la nature des espèces en présence, de leur ordre d'arrivée...

Toutes ces caractéristiques auraient pour conséquences une certaine variabilité dans l'espace et le temps des phénomènes de dynamique de la végétation. Pour les prévoir, il faudrait disposer d'informations précises sur les pratiques ou les perturbations à l'échelle de la parcelle, sur la structure du paysage et sur la nature des interactions entre espèces. Il est bien évident que ces données sont très difficiles à réunir et qu'une démarche typologique n'est pas envisageable à ce niveau de précision. Il y a bien des tendances successioneles (remplacement d'espèces présentant tel trait biologique par d'autres espèces ayant d'autres traits (Prach *et al.*, 1997), prédominance de tel ou tel processus, structure plus ou moins régulière du paysage...), mais ces tendances ne permettent pas de prévoir ce qui se passera au niveau d'une parcelle en particulier lors des phases transitoires. Leur description ne permet pas non plus de comprendre correctement les mécanismes ou les processus en jeu, ce qui nous semble pourtant nécessaire pour expliquer les phénomènes observés. C'est pourquoi nous privilégions une approche basée sur la dynamique des populations.

Dynamiques des populations d'espèces ligneuses et impacts humains

Cette approche basée sur la dynamique des populations conduit à s'intéresser à une espèce choisie en raison de son importance pour la « reforestation » ou à cause de qualités technologiques particulières. Une accrue, c'est alors la colonisation ou l'invasion d'un territoire par une espèce d'arbre. Pour en comprendre les raisons et en analyser les modalités (vitesse, échelle d'espace concernée, structuration dans le paysage par rapport aux conditions de milieu ou aux pratiques humaines), il faut, comme dans tout phénomène d'invasion, analyser les interactions entre les traits biologiques ou physiologiques de cette

espèce et un environnement qui subit souvent des perturbations ou des transformations importantes.

Dans ce contexte, les processus les plus importants sont :

- l'arrivée de diaspores ;
- l'existence de fenêtres de régénération (*sensu* Johnstone, 1986), c'est-à-dire la possibilité, pour une espèce, pendant un certain laps de temps et dans une certaine portion de l'espace, de s'installer et de se reproduire ;
- l'âge de première reproduction ;
- les transformations des activités humaines qui permettent d'expliquer pourquoi il y a ici et maintenant une accrue.

Il y a un phénomène que l'on peut percevoir directement, le patron d'invasion ou de colonisation ; il se caractérise, entre autres choses, par la taille du front de progression, la localisation des semis (sur tel type de sol, dans telle communauté végétale, dans telle ou telle relation avec des arbustes, dans telle ou telle situation de perturbation...), la structure d'âge de la population (à mettre en relation avec l'histoire des perturbations ou avec celle de la dynamique de la communauté végétale...). C'est ce patron de colonisation qui va nous amener à émettre des hypothèses sur les facteurs naturels et humains qui ont déterminé le processus d'invasion. Il faudra alors, le cas échéant, tester ces hypothèses, soit par des observations complémentaires réalisées de manière comparative, soit, mieux, par des expérimentations qui prendront en compte les facteurs *a priori* les plus significatifs (voir par exemple, de Steven, 1991).

Pour illustrer cette démarche, nous avons retenu le cas de la progression du pin sylvestre et du chêne pubescent sur les grands Causses. Il s'agit d'une présentation très schématique de travaux qui n'ont encore qu'un caractère préliminaire.

Le pin sylvestre

Sur le Causse Méjean ou sur le Causse de Sauveterre, il y a une limite assez nette (un écotone) entre le Causse boisé (qui était, il y a une trentaine d'années, pour 40 % occupé par des bois où le pin sylvestre dominait) et le Causse

nu (où les boisements étaient, à la même époque, presque complètement absents). Depuis, des reboisements importants ont été réalisés sur le Causse nu et il y a eu aussi une progression naturelle des forêts de pin sylvestre du Causse boisé vers le Causse nu sur une profondeur qui peut atteindre quelques kilomètres. Cette progression n'est pas continue ; elle semble se faire par taches de quelques dizaines voire d'une centaine de mètres. Ces taches deviennent progressivement coalescentes. Ce patron de colonisation suggère qu'il y a deux modes de dissémination : d'une part, une « dissémination normale » sur quelques dizaines de mètres qui aboutit à la mise en place de taches de pins sylvestres autour des semenciers ; elle est directement observable sur le terrain. D'autre part, une dissémination accidentelle (liée par exemple à des coups de vent violents) qui permet l'installation de rares semenciers jusqu'à quelques kilomètres de l'écotone ; c'est elle qui va déterminer à terme la vitesse de progression de cet écotone. Elle peut être clairement analysée sur photographies aériennes. Ces deux phénomènes sont reliés par l'âge de première reproduction efficace des individus qui se situe autour d'une vingtaine d'années pour le pin sylvestre et qui va déterminer à quelle vitesse les descendants de ces individus pionniers vont former des boisements coalescents.

La question qui se pose maintenant est de prévoir l'extension future des accrues de pins. En l'absence de facteurs locaux de contrôle, la modélisation des processus de dissémination peut sans doute permettre de faire des prévisions correctes. Mais, il y a en général des facteurs qui, seuls ou combinés, contrôlent ou limitent l'installation : type de sol, altitude, nature de la pelouse, type de pâturage, autres interventions humaines. Il y a deux moyens de les identifier : l'observation des jeunes individus pionniers qui permet d'anticiper la progression du front (en vérifiant toutefois que la reproduction est possible dans les conditions où ils se sont installés) et l'expérimentation qui, elle aussi, peut concerner de très jeunes individus et permettre d'obtenir une réponse rapide et précise à des questions explicitement formulées sur la nature des fenêtres de régénération ainsi que sur l'impact des pratiques pastorales.

Le Chêne pubescent

Les jeunes semis s'installent de manière relativement dense jusqu'à une centaine de mètres des boisements anciens ou des individus isolés (Rousset et Lepart, 1999). Il y aussi une installation à longue distance que nous n'avons pas étudiée. Comme les semis de chêne sont très appétents, il est rare d'en trouver sur la pelouse et ils s'installent et ne survivent que sous des buissons de genévriers ou de buis qui les protègent contre les troupeaux. Les conditions qu'ils y rencontrent ne sont pas très favorables à leur croissance ; elles sont nettement meilleures sous genévrier que sous buis où la croissance est fortement ralentie pendant une dizaine d'années, le temps de franchissement de sa dense canopée (Rousset et Lepart, soumis). Ce simple patron d'installation a quatre conséquences importantes pour les accrues de chêne :

- elles ne sont importantes sur les pelouses pâturées des Causses que dans des milieux buissonnants (dominés par le buis ou le genévrier) photo 1 ;
- la croissance et la progression sont plus rapides dans des formations à genévrier qui ont un effet durable de facilitation que dans des formations à buis ;
- la conformation des arbres n'est pas très bonne (croissance initiale oblique vers la lumière, ramification importante dès que la canopée des arbustes est dépassée) surtout sous buis ;
- en présence d'arbustes, l'intensité du pâturage a peu d'effets sur la progression du chêne, que seules des interventions mécaniques peuvent contrôler.

Les deux exemples sont traités beaucoup trop succinctement pour tirer des enseignements solides, mais ils peuvent nous permettre de proposer quelques éléments généraux de réflexion qui pourraient servir de base à l'étude des accrues :

- **l'importance des patrons de régénération** : une accrue, c'est d'abord l'installation d'arbres dans certaines positions écologiques à un certain moment. La connaissance spatiale et temporelle du phénomène, du patron de régénération, est un élément déterminant pour proposer des explications, pour concevoir des expériences permettant de les tester (Myster, 1993, Lawton, 1996) ;

- **une démarche centrée sur l'espèce** : la connaissance de traits biologiques ou physiologiques parfois très simples permet de définir la niche de régénération d'une espèce (Grubb, 1971), d'expliquer les patrons d'installation observés et de faire des prévisions. Ainsi, le fait que le chêne n'ait pas de moyen de défense efficace contre les herbivores a pour conséquence que son installation n'est possible que lorsque des individus d'autres espèces assurent sa protection ;

- **l'importance de la dissémination** : c'est un processus qui est toujours limitant mais qui présente des aspects différents suivant les espèces et suivant les échelles d'espace et de temps qui sont prises en compte. À court terme, la dissémination n'est généralement efficace que sur quelques dizaines de mètres. À plus long terme (plusieurs générations), les événements rares de dissémination à longue distance prennent toute leur importance et les zones concernées sont beaucoup plus vastes. De ce fait, il est très important de savoir quand les phénomènes d'accrués ont débuté ;

- **la phase d'installation** est très souvent déterminante pour les ligneux. L'observation des semis (de un à cinq ans par exemple) permet alors de prévoir la dynamique future ;

- **les interactions biotiques** sont parfois déterminantes en phase d'installation (Rousset *et al.*, 1999), pour l'effet du pâturage sur une espèce peu appétente ; elles ne mettent souvent en jeu qu'un petit nombre d'espèces ;

- **il y a souvent la possibilité de généraliser les relations observées en proposant un modèle de progression** qui peut, à l'échelle d'un paysage, mettre en évidence les zones où la progression est très probable (en fournissant éventuellement un calendrier), celles où elle est apparemment impossible, celles où elle sera considérablement ralentie... Le modèle n'est évidemment valable que dans un certain contexte de pratiques ou d'impacts sur l'environnement qui correspond le plus souvent à la prolongation de la situation actuelle. Mais, il peut aussi permettre de faire des conjectures sur des évolutions dans d'autres situations. Il y a éventuellement la possibilité de proposer des méthodes de contrôle de l'invasion. Le mo-



J. Lepart, CNRS-CFEE

▲ Photo 1. – En présence d'un pâturage même modéré, le chêne pubescent s'installe presque exclusivement sous des buissons de genévriers ou de buis. Les semis s'installent préférentiellement en périphérie du buis où les conditions de lumière sont plus favorables, une forte croissance leur permet alors de devenir rapidement dominant. Lorsque les semis sont nombreux sous un même buisson, ils donnent naissance à un petit groupe d'arbres qui a l'apparence d'un ensemble de rejets sur souche.

dèle peut être verbal ou avoir un support mathématique.

Conclusion

La méthode d'approche esquissée est très centrée sur la dimension écologique du phénomène. Dans une seconde phase du travail, elle sera complétée par une prise en compte des dimensions technique et socio-économique. Il y a, d'une part, tout ce qui concerne la valorisation pastorale ou sylvicole des accrués, les logiques d'acteurs (exploitants agricoles, chasseurs...), la possibilité de les mobiliser à travers des actions incitatives... Il y a d'autre part la nécessité de mieux dégager un schéma global d'interprétation des interrelations sociétés-progression des accrués. Ce travail nécessite la prise en compte d'une période de temps relativement

longue (de quelques dizaines d'années au moins) pendant laquelle des changements importants des pratiques humaines puissent être observés. La difficulté est surtout d'ordre méthodologique. Faire la chronologie exhaustive, par secteurs d'activité, des transformations socio-économiques du monde rural est un travail qui, à l'échelle locale ou dans des cas particuliers, peut fournir quelques repères pour l'interprétation des dynamiques d'accrués.

Mais, il nous semble bien plus efficace de partir des patrons temporels et spatiaux d'installation des espèces ligneuses. Il s'agit alors de dégager progressivement les relations les plus significatives entre les accrués et les mutations des systèmes agraires. Il faut fixer les grandes phases du phénomène et comprendre, dans un premier temps, comment les transformations des systèmes d'exploitation ont permis une dynamique d'accrués et ensuite comment ils ont été adaptés pour tenir compte de ce phénomène. Cette approche conjointe nécessite une recherche interdisciplinaire fortement structurée. Dans une première phase, cela exige de choisir des situations particulièrement claires, et d'analyser le phénomène à plusieurs échelles spatiales emboîtées (parcelle, exploitation agricole, petite région).

La démarche que nous proposons peut être relativement difficile à mettre en œuvre. Il peut

arriver que les patrons soient difficiles à caractériser ; ce pourrait être le cas pour des espèces précieuses à répartition diffuse. Il peut aussi s'avérer que les expériences sur la régénération des espèces considérées n'aient pas pris en compte un facteur particulièrement important. Il peut aussi arriver que pour prévoir l'installation d'une espèce, il faille être à même de prévoir l'installation d'une autre espèce avec laquelle elle est en interaction ; dans ces conditions, l'analyse se complique progressivement et on peut être amené de proche en proche à identifier certaines phases clés des successions. Malgré ces éventuelles difficultés, il nous semble qu'elle a le grand intérêt de dépasser la simple description, la typologie qui n'est valable que dans l'espace où elle a été mise en évidence. Dans la mesure où l'on arrive à expliciter les conséquences de tel ou tel trait biologique sur la dynamique d'installation d'une espèce, à mettre en évidence des processus d'interactions entre les espèces et leur environnement, il devient alors possible de généraliser. Les relations, les processus mis en évidence en un lieu ont un caractère généralisable ; ils sont valables en d'autres lieux où ils s'exprimeront de manière semblable ou différente en fonction du contexte écologique. Ils fournissent une clef de lecture des transformations du paysage qui prend en compte les fonctionnalités de chaque élément de la mosaïque et le fonctionnement du paysage dans son ensemble. ■

Résumé

Les accrués jouent un rôle important dans la progression de la forêt en France et elles concernent souvent des espèces qui peuvent avoir un intérêt technologique. Elles contribuent ainsi à la diversité des boisements et éventuellement à celle des productions forestières. En revanche, elles conduisent parfois rapidement à la fermeture du paysage. Pour les gérer efficacement, il faut être à même de prévoir leur extension et leur nature, ce qui implique de disposer d'informations concernant d'une part les modifications du contexte socio-économique qui déterminent les changements d'utilisation des sols et/ou des pratiques agricoles et d'autre part les processus à la base de la dynamique de la végétation. Il nous semble qu'il y a alors deux façons de procéder, l'une plus axée sur le concept de succession après l'arrêt complet de l'utilisation agro-pastorale, l'autre plus axée sur la notion de dynamique de populations et sa variabilité en fonction des impacts humains. Après une analyse de ces deux approches, nous expliquons pourquoi il nous semble utile de privilégier celle basée sur la dynamique des populations. Bien que cette démarche basée sur la dynamique des populations puisse être relativement difficile à mettre en œuvre, il nous semble qu'elle a le grand intérêt de dépasser la simple description, la typologie qui n'est valable que dans l'espace où elle a été mise en évidence. Les relations, les processus mis en évidence en un lieu peuvent avoir un caractère généralisable en d'autres lieux où ils s'exprimeront de manière semblable ou différente en fonction du contexte écologique. Ils fournissent une clef de lecture des transformations du paysage qui prend en compte les fonctionnalités de chaque élément de la mosaïque et le fonctionnement du paysage dans son ensemble.

Abstract

Extensions play an important role in the progression of forests in France and they often concern species which are technologically interesting. They thus contribute to the diversity of the forests and consequently to that of the forest production. However, they often shut off the landscape. To manage them more efficiently, it must be possible to foresee their extension and their type. This implies having information concerning on the modification of the socio-economic context which determines changes in the use of the soil and/or modification of the agricultural practices, besides the basic underlying process, of the dynamics of vegetation. Apparently, there are two approaches. The first is based on the notion of succession after a complete stop in the use of agricultural or grazing ground. The second approach is based rather on the dynamics of the plant population and its variability as a function of human influences. After an analysis of these two approaches, we explain why the second is preferable. Although this approach, based on the dynamics of the plant population, is relatively difficult to apply, it has the major advantage of going beyond the simple description of types of vegetation, valid only in the area in which it was studied. The interrelations and the processes detected in one spot can be generalised and applied in other places where they will be expressed in a similar or different manner depending on the ecological context. They give a key to understanding the transformations of the landscape, taking into account the features of each element of the mosaic and the operation of the landscape as a whole.

Bibliographie

- BLANC-PAMARD, Ch., DEFFONTAINES, J.-P. et FRIEDBERG Cl., 1992, Techniques et pratiques : à la jonction du naturel et du social. In *Sciences de la nature Sciences de la Société. Les passeurs de frontière*, (Marcel Jollivet, ss la dir.) p. 347-356. CNRS/éditions, Paris.
- CHABERT, J.-P., LÉCRIVAIN, E. et MEURET, M., 1998, « Eleveurs et chercheurs face aux broussailles. » *Le courrier de l'environnement de l'INRA*, 35, p. 5-12.
- CONNELL, J.H. and SLATYER, R.O., 1977, «Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation», *The American Naturalist*, 111 (982), 1119-1144.
- COWLES, H.C., 1901. The physiographic ecology of Chicago and vicinity; a study of the origin, development and classification of plant societies. *Bot. Gaz*, 31, p.73-108, p.144-182.
- DEBUSSCHE, M. and LEPART, J., 1992. Establishment of woody plants in Mediterranean old fields: opportunity in space and time, *Landscape Ecology*, 6, 133-145.
- DEBUSSCHE, M., ESCARRÉ, J., LEPART, J., HOUSSARD, C. and LAVOREL, S., 1996, Changes in Mediterranean plant succession: old-fields revisited. *Journal of Vegetation Science*, 7: p.519-526.
- DEBUSSCHE, M. LEPART, J. and DERVIEUX, A., 1999, Mediterranean landscape changes evidence from old postcards, *Global ecology and biogeography letters*, 8, p. 3-15.
- DÉRIOZ, P., 1994, *Friches et terres marginales en basse et moyenne montagne, revers sudoriental du Massif Central*, Avignon, Laboratoire structures et dynamiques spatiales, 330 p.
- DE STEVEN, D., 1991. «Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling survival and growth», *Ecology*, 72, p.1076-1088.
- ESCARRE, J., HOUSSARD, C., DEBUSSCHE, M. et LEPART, J., 1983, Évolution de la végétation et du sol après abandon cultural en région méditerranéenne : étude de succession dans les garrigues du Montpellierais (France), *Oecol Plant* 18, p.221-239.
- GRUBB, P.J., 1977. «The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche» *Biological Review*, 52, 107-145.

- JOHNSTONE, I.M., 1986. «Plant invasion windows: a time-based classification of invasion potential», *Biological Review*, 61, p. 369-394.
- LAWTON, J., 1996, «Patterns in ecology», *Oikos*, 75, 145-147.
- LEPART, J. and DEBUSSCHE, M., 1992, Human impact on landscape patterning: Mediterranean examples. In *Landscape boundaries, consequences for biotic diversity and ecological flows* (ed. by A.J. Hansen and F. di Castri), p. 76-106, Springer, New-York.
- LEPART, J., DERVIEUX, A. and DEBUSSCHE, M., 1996, Photographie diachronique et changements des paysages. Un siècle de dynamique naturelle de la forêt à Saint-Bauzille-de-Putois, Vallée de l'Hérault, *Forêt méditerranéenne*, 27, 63-80.
- LEPART, J., ESCARRE, J., 1983, La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique. *Bull. Ecol.* 14 p. 133-178.
- MARTIN, J.-L., CLAMENS, A. et DEBUSSCHE, M., 1998, « Les oiseaux forestiers reviennent avec la forêt. » *La Recherche*, 312, p.3 2-33.
- MYSTER, R.W., 1993, «Tree invasion and establishment in old fields at Hutcheson Memorial Forest», *The Botanical Review*, 59, p. 251-272.
- PICKETT, S.T.A., 1987, Space for time substitution as an alternative to long-term studies. In G.E. Likens (ed.) *Long-term studies in Ecology. Approaches and alternatives*, Springer Verlag, New-York, 214 p.
- PLAISANCE, G., 1969, Dictionnaire des forêts, *La Maison rustique*, 231 p.
- PRACH, K., PYSEK, P., SMILAUER, P., 1997, «Changes in species traits during succession. A search for pattern», *Oikos*, 79, p. 201-205.
- ROUSSET, O. and LEPART, J. 1999. «Shrub facilitation of *Quercus humilis* (downy oak) dynamics on calcareous grasslands», *Journal of Vegetation Science*, sous presse.
- ROUSSET, O. and LEPART, J., 2000. «Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*)», *Journal of Ecology* (à paraître).
- ROUSSET, O., LEPART, J. avec la coll. de LANGLET, A., et Osty, P.-L., 1999, « Évaluer l'impact du pâturage sur le maintien des milieux ouverts. Le cas des pelouses sèches », *Fourrages*, sous presse.