

## DYNAMISME DES PHYTOCENOSSES DE LA SERIE ACIDIPHILE DU HÊTRE POUR LA PERIODE 1948-1982 DANS LE MASSIF CENTRAL FRANÇAIS

par Bernard DOCHE

Introduction .....	49
I.- Caractères généraux du territoire d'étude .....	50
II.- Méthode d'étude et de représentation cartographique de l'évolution des phytocénoses .....	51
III.- Interprétation des chronoséquences végétales (1948-1982) de la série acidiphile du Hêtre .....	52
Conclusion .....	59
Bibliographie .....	59

**RESUME.-** Nous avons reconstitué la succession des phytocénoses de la série acidiphile du Hêtre entre 1948 et 1982 (étage montagnard granitique du Massif Central).

Les clichés aériens de 1976 sont étalonnés par la vérité "terrain"; ceux de 1948, 1956 et 1966 sont comparés photogrammétriquement, ce qui a permis de reconstituer les chronoséquences végétales (chacune d'elles est définie par un ensemble de phytocénoses se succédant sur la même parcelle entre 1948 et 1982). Les résultats sont cartographiés à 1/25 000, sur un territoire de 70 km<sup>2</sup>.

Nous avons mis en évidence l'ensemble des séquences qui s'articulent autour de la succession végétale majeure. Elles résultent d'un grand nombre de variables écologiques qui doivent être prises en compte globalement.

Pour chaque chronoséquence cartographiée nous avons cherché à définir les mécanismes évolutifs, la vitesse de succession et les caractéristiques floristiques et structurales des stades séquentiels.

**SUMMARY.-** The succession of the plant communities has been built up in the acidiphilous serie of Fagus sylvatica (period: 1948-1982) in the granitic montane level- Massif Central, France.

The aerial pictures of 1976 have been adjusted with the field truth and then compared with the pictures of 1948, 1956, 1966. Vegetal chronosequences are defined by a type of succession and by the rate of evolution. The results have been mapped for an area of 70 sq.km.

All the sequences are shown; they are related with a main succession. All the ecological variables must be analysed together to understand the diversity of the successions. For each of them, the processes, the rate of evolution, the floristic and structural characteristics of the plant communities are presented.

### INTRODUCTION

Si la notion de dynamisme de la végétation est admise par les phytogéographes, les exemples précis manquent souvent pour étayer ce concept.

Des études synchroniques et diachroniques sur un site de 530 hectares (Massif Central) ont permis la réalisation à l'échelle du 1/12 500 d'une carte

monochrome des chronoséquences végétales (DOCHE, 1983); chacune d'elles est définie par un ensemble de groupements végétaux se succédant sur un même territoire dans un intervalle de temps donné. Cette recherche stationnelle a permis de préciser les caractéristiques évolutives de la séquence végétale majeure s'identifiant à la série acidiphile du Hêtre.

Nous appelons séquence majeure non pas la séquence théorique mais la succession de phytocénoses la plus fréquente réalisée dans des conditions chorologiques et écologiques optimales.

Pelouse à Agrostis, Fétuque et Nard	Callunaie avec jeunes plants de Pin sylvestre	Perchis de Pin sylvestre	Futaie de Pin sylvestre à sous-étage Hêtre	Hêtraie Pinède	Hêtraie acidiphile
arrêt de la pression pastorale t=0	5-10 ans	30 ans	70 ans	1 siècle	plus de 2 siècles

Dans le présent article, il nous a semblé essentiel de montrer la variété des processus et des vitesses d'évolution de séquences végétales gravitant autour de la séquence majeure et résultant de conditions chorologiques ou agronomiques différentes. Pour cela, nous avons étudié et cartographié le dynamisme des phytocénoses entre 1948 et 1982 sur un territoire biologiquement homogène de 70 km<sup>2</sup> situé dans la série acidiphile du Hêtre.

## I - CARACTÈRES GÉNÉRAUX DU TERRITOIRE D'ÉTUDE

Ce territoire d'étude est situé au carrefour des Monts d'Aubrac et de la Margeride, dans le département du Cantal (carte I.G.N. Nasbinals n°1-2 à 1/25 000). Il est en partie protégé des influences océaniques par les coulées volcaniques successives qui se sont répandues à l'Ouest, constituant un relief légèrement plus élevé d'environ 200 m: les Monts d'Aubrac.

Les 70 km<sup>2</sup> de ce territoire sont situés dans l'étage montagnard inférieur et moyen; les altitudes extrêmes sont de 931 m et de 1279 m, l'altitude moyenne de 1 100 m. L'hypsométrie décroît du Sud au Nord et d'Est en Ouest.

Le réseau hydrographique orienté Sud-Nord draine ce plateau mammelonné avant de se jeter dans la vallée de la Truyère. Des zones humides, marécageuses et tourbeuses forment des climax stationnels dans les bas fonds à faible déclivité.

### A - LITHOLOGIE

Le socle cristallin ancien est formé par les granites de Margeride qui représentent 90 à 95 % de la roche mère en place. Les micaschistes, sur lesquels se développent des sols très voisins de ceux sur granite sont très peu représentés ainsi que les buttes basaltiques, vestiges d'anciennes coulées volcaniques érodées par les glaciations du Quaternaire. Enfin, le long des cours d'eau à faible déclivité, des bandes étroites d'alluvions constituent des sols perméables souvent d'une grande fertilité.

### B - CARACTERISTIQUES CLIMATIQUES

Le climat est une variante atlantique du climat montagnard. Les régimes pluviométriques saisonniers montrent une répartition régulière des précipitations (absence de saison sèche) avec cependant un premier maximum en hiver puis en automne. Un gradient décroissant d'Ouest en Est existe pour les précipitations annuelles qui passent d'environ 1300 mm à 1000 mm (DOCHE, 1976).

Ce climat se caractérise également par des hivers longs et froids; au-dessus de 1200 m d'altitude, la période végétative ne dépasse pas 150 jours (ESTIENNE, 1956). De plus, la topographie et le faible taux de boisement font de ce territoire un milieu régulièrement venté.

DAGET (1967) a adapté la classification climatique de TREWARTHA (1954) pour le Massif Central. Il a exprimé les tableaux en fonction de l'altitude et non plus en fonction des températures moyennes du mois le plus froid, du mois le plus chaud et du nombre de mois pour lesquels la température est supérieure à 10°C.

En se référant à cette classification modifiée et aux diagrammes bioclimatiques de DAGET établis en 1966 pour la Margeride, notre territoire d'étude serait soumis essentiellement au type climatique microthermique à été court. Les types climatiques mésothermique à été court et microthermique à été très court

apparaîtraient respectivement aux altitudes les plus basses et les plus élevées du territoire. Ces types climatiques sont à considérer comme des formes thermiques du "climat océanique" au sens large, c'est-à-dire sans saison sèche (DAGET, 1967).

## C - VEGETATION ACTUELLE ET POTENTIELLE

La végétation forestière actuelle est constituée à plus de 90 % par des Pinèdes à Pin sylvestre de structure et de composition floristique variées. Les Hêtraies pures sur granite sont rares mais floristiquement homogènes; elles sont à rattacher au Luzulo-Fagion (Lohm. et Tx., 1954) et plus précisément au Fageto-Deschampsietum (LEMEE, 1959), association la plus acidiphile de l'ordre des Quercetalia. Il existe cependant une exception pour deux lambeaux de Hêtraie localisés sur butte basaltique, qui eux, sont à rattacher à l'alliance du Scillo-Fagion (Br.Bl., 1967) mais appauvrie en espèces atlantiques.

En l'absence de pression agricole et pastorale l'extension du Pin sylvestre est très rapide; le résineux élimine photiquement les landes à Calluna vulgaris et crée progressivement une ambiance favorable à l'installation du Hêtre. Les Pinèdes à sous-bois de Hêtre constituent le plésioclimax au sens de REY (1960); elles ont été cartographiées dans la série du Hêtre et du Pin sylvestre sur la carte de la végétation de la France d'Aurillac à 1/200 000 (DUPIAS et LAVERGNE, 1968). Le terme ultime de la séquence étant en réalité une Hêtraie, ces Pinèdes ne sont que des stades transitoires dans l'étage montagnard inférieur et moyen de Margeride. Elles doivent être rattachées à la série acidiphile du Hêtre.

Dans le montagnard supérieur les conditions climatiques éliminent le résineux. L'évolution vers le climax est alors très lente car le Hêtre est incapable de coloniser directement les landes à Calluna vulgaris (BAUDIERE, 1970; DOCHE, 1982). Les stades séquentiels permettant l'installation du climax forestier ont été cartographiés dans la série du Hêtre (carte à 1/200 000 d'Aurillac); en l'absence de résineux, les enchaînements évolutifs restent à préciser dans ce montagnard supérieur.

Le climax de feuillu constitue donc la végétation potentielle de notre territoire d'étude excepté sur les terrains trop humides, partiellement ou totalement inondés ainsi que sur les milieux à sols trop superficiels (soit environ 5 % du territoire).

Les climax stationnels sur sols à hydromorphie temporaire ou permanente serviraient de refuge au Pin sylvestre dans la végétation potentielle (DAGET, 1979). Quelques landes âgées de faible superficie constituent des paraclimax climatiques et édaphiques localisés dans l'environnement des trois points culminants de ce territoire d'étude.

## II - MÉTHODE D'ÉTUDE ET DE REPRÉSENTATION CARTOGRAPHIQUE DE L'ÉVOLUTION DES PHYTOCÉNOSES

### A - METHODE D'ETUDE

Les techniques de la photointerprétation nous ont permis de reconstituer le dynamisme de la végétation entre 1948 et 1982. Les clichés aériens les plus récents (1976-77) ont été étalonnés par la vérité "terrain" après étude des caractéristiques floristiques et structurales des groupements végétaux en place; les autres missions aériennes disponibles (1948, 1956, 1966) ont été comparées photogrammétriquement. Ces travaux ont été réalisés à l'échelle du parcellaire pour mieux cerner l'homogénéité des pratiques culturales et pastorales.

Pour plus de précisions concernant cette méthode le lecteur se référera à l'article "Contribution à l'étude d'une séquence majeure du dynamisme végétal dans l'étage montagnard granitique du Massif Central (Cantal)", (DOCHE, 1983). Cette publication est accompagnée d'une carte monochrome à 1/12 500 constituant un essai de cartographie du dynamisme végétal sur 32 ans.

Dans le présent article, pour préciser les mécanismes évolutifs de certaines phytocénoses, nous avons étudié la structure de Callunaies et de Pinèdes résultant de successions végétales connues ainsi que la démographie du résineux dans des landes à Callune vulgaire d'âge différent caractérisées par une biomasse chaméphytique croissante.

### B - METHODE DE REPRESENTATION CARTOGRAPHIQUE: LA CARTE DES CHRONOSEQUENCES VEGETALES

Le principe de cette cartographie consiste à regrouper toutes les parties du territoire sur lesquelles se sont succédés à la même vitesse et dans un intervalle de temps donné le même ensemble de groupements végétaux; c'est la notion de chronoséquence. A chaque unité ainsi définie correspond l'état floristique et structural du groupement végétal actuellement en place, la séquence de végétation

dont il résulte, les mécanismes évolutifs et les vitesses de substitution des stades séquentiels. Pour ces raisons, les couleurs ne sont pas toujours celles utilisées conventionnellement dans la cartographie des séries de végétation sauf pour les groupements climaciques et les climax stationnels.

Les parcelles soumises depuis 34 ans à une pression agricole ou pastorale régulière et suffisante pour empêcher la colonisation des ligneux sont cartographiées en blanc. Les surfaces caractérisées entre 1948 et 1982 par une présence ponctuelle ou permanente de ligneux bas sont localisées par des figurés sur fond blanc; la couleur et la densité de ces trames indiquent respectivement l'espèce ligneuse dominante et son degré de recouvrement.

En règle générale, chaque chronoséquence est individualisée par une couleur ou par une teinte choisie en fonction de l'état floristique et structural du groupement végétal en place sur la parcelle en 1982. L'intensité de la teinte traduit parfois la vitesse de succession des stades séquentiels sur la parcelle; des teintes d'intensité croissante ont aussi été employées pour indiquer le degré de maturation ou de vieillissement de phytocénoses physionomiquement stables depuis leur installation mais dont la composition floristique interne s'est modifiée avec la sénescence (cas des Callunaies ou des Pinèdes déjà installées en 1948).

### C - INTERETS ET LIMITES DE LA CARTOGRAPHIE DES CHRONOSEQUENCES VEGETALES

Cette cartographie constitue un moyen d'analyse et d'expression spatio-temporelle du dynamisme végétal sur un territoire écologiquement homogène du point de vue altitudinal, lithopédologique, climatique et humain.

Tout en visualisant l'état actuel du couvert végétal comme une carte de végétation classique, la carte des chronoséquences permet de comparer les processus et les vitesses de colonisation de parcelles soumises à des activités agronomiques diverses, à un environnement végétal différent ou à une activité pastorale insuffisante pour la maîtrise des ligneux. Elle exprime donc les différentes séquences végétales s'articulant autour d'une succession majeure seulement esquissée dans les cartes de végétation.

La cartographie des chronoséquences végétales ne peut se concevoir qu'à grande échelle, sur des territoires privilégiés où l'anthropisation décline déjà depuis plusieurs décennies; elle constitue alors un document nécessaire à une meilleure connaissance de la dynamique végétale, donc des séries de végétation.

Pour l'interprétation phytodynamique nous n'avons pas toujours pu prendre en considération l'ensemble des paramètres et des variables écologiques influant en chaque point du territoire. Ainsi, l'impact d'une pression anthropique trop diffuse, trop ponctuelle dans le temps ou dans l'espace n'est pas quantifiable alors qu'elle est susceptible de modifier les processus évolutifs ou les vitesses de colonisation. De plus, la complexité des interactions entre facteurs écologiques implique qu'il n'a pas toujours été possible de dissocier leur action, donc de hiérarchiser leur influence.

Des moyens d'investigation limités rendent difficile la caractérisation des phytocénoses se succédant sur une même parcelle. Si l'analyse chronologique des diverses missions de photographies aériennes renseigne sur la physionomie et les vitesses de substitution de ces groupements séquentiels, leurs caractéristiques structurales, botaniques et leur degré d'évolution ne peuvent être précisés que par une étude synchronique de groupements végétaux à succession prévisible (DOCHE, 1982).

### III - INTERPRÉTATION DES CHRONOSEQUENCES VÉGÉTALES (1948-1982)

#### DE LA SÉRIE ACIDIPHILE DU HÊTRE

Les parcelles soumises à une pression pastorale ou agricole régulière entre 1948 et 1982 sont localisées sur les terrains les plus faciles d'accès ou les plus productifs principalement dans l'environnement immédiat des exploitations (caisson 7).

A l'exception des groupements climaciques et des climax stationnels (caissons 1 à 6), le dynamisme de la végétation s'est manifesté sur les autres parcelles par une succession de stades évolutifs ou par l'évolution endogène de phytocénoses déjà installées en 1948 et physionomiquement stables jusqu'en 1982.

#### A - DEVELOPPEMENT SUR LES PARCELLES D'UNE STRATE LIGNEUSE BASSE ENTRE 1948 et 1982

- 1 - Fluctuations du recouvrement des ligneux bas suivant l'intensité de la pression agricole ou pastorale (caissons 8 à 11).

L'exploitation intensive mais irrégulière provoque sur les parcelles,

des périodes d'alternance entre groupements végétaux herbacés (cultures, pelouses) et formations ligneuses basses (landes à Cytisus scoparius ou à Calluna vulgaris). La remise en activité de ces terrains est précédée d'une élimination des ligneux par des techniques destructrices comme la coupe ou le passage du feu (caissons 8 et 9).

Une pression pastorale permanente est parfois insuffisante pour la maîtrise des chaméphytes ou des nanophanérophites; leur densité varie alors en fonction de l'intensité du pâturage (caissons 10 et 11). Des travaux concernant la dynamique des Callunaies pâturées par des ovins, dans la région des Dômes ont mis en évidence que ces landes sont globalement stables malgré une évolution cyclique de toutes leurs parties (LOISEAU et MERLE, 1981). Les auteurs ont différencié trois phases:

- une phase progressive caractérisée par une diminution de la consommation du troupeau;
- une phase de maturité pendant laquelle la fréquentation du troupeau s'intensifie;
- une phase régressive résultant du stade précédent et pouvant aller jusqu'au surpâturage sans disparition de Calluna vulgaris.

Des études de structure et de cycle de développement des peuplements à Cytisus scoparius ont aussi été réalisées dans la chaîne des Puys (ROUSSEAU et LOISEAU, 1982).

## 2 - Développement et fermeture de la strate ligneuse basse suite à l'arrêt de la pression pastorale.

Entre 1948 et 1982, le pâturage a cessé sur des pelouses non environnées de phanérophytes semenciers et cela à des dates différentes. En 1982, cette dépastoralisation échelonnée dans le temps se traduit par la présence, sur les parcelles de peuplements à Cytisus purgans ou de landes à Calluna vulgaris.

Nous avons donc pu préciser, par une étude synchronique réalisée en 1982, l'évolution botanique et structurale liée au vieillissement de phytocénoses physiologiquement stables car non concurrencées photiquement par des phanérophytes. Les résultats de cette étude sont donnés dans le paragraphe suivant.

## B - EVOLUTION ENDOGENE DE GROUPEMENTS VEGETAUX DEJA INSTALLEES EN 1948.

### 1 - Evolution interne des landes à Cytisus purgans et des Callunaies depuis 1948 (caissons 13 à 19).

- Les landes à Cytisus purgans s'installent sur des sols à profil peu évolué (pente de 20 à 50 %) souvent caractérisés en surface par la présence de blocs erratiques. La fermeture progressive de la strate nanophanérophytique élimine les chaméphytes; le groupement évolue vers un peuplement monospécifique à Cytisus purgans sous lequel se constitue une litière favorable au développement des Muscinées (50 à 60 % de recouvrement dans les formations âgées). Teucrium scorodonia, Galium hercynicum et Deschampsia flexuosa restent alors les seuls représentants de la strate herbacée (5 à 10 % de recouvrement).

Cette lande âgée constitue, sur sols superficiels, un climax édaphique. Sur sol un peu plus profond, il peut éventuellement s'agir d'un protoclimax c'est-à-dire, d'une lande sous la dépendance, pour son évolution ultérieure, d'un facteur inhibiteur local (microclimatique ou chorologique dans ce cas); ce facteur, lié au groupement lui-même ou à son environnement immédiat, maintient le peuplement végétal dans son état actuel (BAUDIERE, 1970).

- Des relevés floristiques, des analyses de transects par la méthode des points alignés ainsi que des études de biomasse et de structure spatiale ont été réalisées dans des landes à Calluna vulgaris âgées respectivement de 4, 10, 15 et 30-35 ans (âge assimilé au nombre d'années écoulées depuis l'arrêt de la pression pastorale).

Dès l'arrêt du pâturage et en l'absence de phanérophytes pionniers dans l'environnement, la Callunaie a un développement horizontal et vertical contribuant à fermer rapidement la strate chaméphytique (envahissement de la pelouse par l'Ericacée et repousse des plants pâturés). La biomasse épigée des ligneux bas est de 10-11 t MS/ha puis de 15-16 t MS/ha respectivement 10 et 15 ans après l'arrêt de la pression pastorale; 90 % de ces poids secs sont constitués par Calluna vulgaris (tableau I).

Avec le vieillissement de la lande, le développement de la biomasse chaméphytique se ralentit; son accroissement annuel moyen (productivité nette apparente moyenne) de 0,8 à 1 t MS/ha entre 4 et 15 ans tend vers 0,5 à 0,7 t MS/ha entre la 15<sup>ème</sup> et la 35<sup>ème</sup> année. Dans ces landes âgées de plus de 30 ans la phytomasse des ligneux bas est de 25 à 26 t MS/ha; elle est par contre négligeable pour la strate herbacée.

TABLEAU I.- Evolution de la biomasse épigée et de la flore chaméphytique dans des landes à Calluna vulgaris

Age de la lande ou nombre d'années écoulées depuis l'arrêt de la pression pastorale		4 ans	9 - 11 ans	14-16 ans	30-35 ans
Biomasse chaméphytique épigée		<u>9,2 t/ha</u> <i>5,3 tMS/ha</i>	<u>17,6 t/ha</u> <i>10,2 tMS/ha</i>	<u>26,3 t/ha</u> <i>15,3 tMS/ha</i>	<u>44,5 t/ha</u> <i>25,7 tMS/ha</i>
hauteur moyenne de la lande		15,5 cm	29 cm	40 cm	41 cm
volume occupé par la lande		1 550 m <sup>3</sup> /ha	2 900 m <sup>3</sup> /ha	4 000 m <sup>3</sup> /ha	4 100 m <sup>3</sup> /ha
Biomasse épigée par unité de volume et de surface		<u>5,9 g/dm<sup>3</sup>/dm<sup>2</sup></u> <i>3,4 gMS/dm<sup>3</sup>/dm<sup>2</sup></i>	<u>6,1 g/dm<sup>3</sup>/dm<sup>2</sup></u> <i>3,5 gMS/dm<sup>3</sup>/dm<sup>2</sup></i>	<u>6,6 g/dm<sup>3</sup>/dm<sup>2</sup></u> <i>3,8 gMS/dm<sup>3</sup>/dm<sup>2</sup></i>	<u>10,8 g/dm<sup>3</sup>/dm<sup>2</sup></u> <i>6,3 gMS/dm<sup>3</sup>/dm<sup>2</sup></i>
Biomasse épigée par espèce chaméphytique	<u>Calluna vulgaris</u>	<u>8,7 t/ha</u> <i>5,1 tMS/ha</i>	<u>16 t/ha</u> <i>9,3 tMS/ha</i>	<u>24 t/ha</u> <i>13,9 tMS/ha</i>	<u>28,6 t/ha</u> <i>16,6 tMS/ha</i>
	<u>Genista pilosa</u>	<u>0,5 t/ha</u> <i>0,3 tMS/ha</i>	<u>1,6 t/ha</u> <i>0,9 tMS/ha</i>	<u>2,3 t/ha</u> <i>1,3 tMS/ha</i>	<u>11,3 t/ha</u> <i>6,6 tMS/ha</i>
	<u>Vaccinium myrtillus</u>	0	0	0	<u>4,6 t/ha</u> <i>2,5 tMS/ha</i>
estimation de la biomasse herbacée épigée: environ 2 tMS/ha lors de l'arrêt du pâturage		—	<i>0,1 à 0,3 tMS/ha</i>	<i>0,1 tMS/ha</i>	<i>inférieur à 0,02 tMS/ha (négligeable)</i>

Au moment de l'arrêt du pâturage la biomasse épigée chaméphytique est de 1 à 2t/ha en poids frais (0,4 à 1 t M.S./ha).

Les résultats sont exprimés :

- en tonnes de matière fraîche par hectare (pesées réalisées 48 h après la coupe; les pertes en eau constituent alors 15 à 20 % du poids frais initial);
- en tonnes de matière sèche par hectare (chiffres en italique).

Chaque valeur est une moyenne résultant de biomasses mesurées sur 5 parcelles de 1 m<sup>2</sup>, prises isolément et au hasard dans la même lande. (Pour la classe d'âge 30-35 ans, même technique mais répétée dans 2 landes distinctes).

Dans ces Callunaies sénescentes nous avons estimé quantitativement la composition floristique par la méthode des points alignés (GOUNOT, 1969). Les résultats de cet échantillonnage systématique réalisé le long de 2 transects sont consignés dans le tableau II.

Les caractères importants du vieillissement de la Callunaie non pâturée apparaissent surtout dans l'évolution botanique de la flore chaméphytique. Entre la 15<sup>ème</sup> et la 35<sup>ème</sup> année la biomasse des ligneux bas s'accroît d'environ 10,5 t MS/ha (2,7 t pour Calluna vulgaris, 2,5 t pour Vaccinium myrtillus et 5,3 t pour Genista pilosa). Dans ces landes âgées, Calluna vulgaris ne représente plus que 60 à 70 % de la phytomasse chaméphytique, contre plus de 90 % dans les landes jeunes.

Le développement de Genista pilosa et l'apparition de Vaccinium myrtillus caractérisent donc la sénescence des Callunaies. En effet, les plants de Calluna âgés s'étiolent créant ainsi des "espaces vides" favorables à une éventuelle colonisation par divers pionniers ligneux bas ou hauts. En l'absence de Pinus sylvestris dans l'environnement, seuls les chaméphytes semi-héliophiles que sont Genista pilosa et Vaccinium myrtillus se développent.

En aucun cas l'essence climacique ne peut s'installer directement dans des Callunaies d'âge inférieur à 25-30 ans à cause de l'inhibition racinaire de l'Ericacée (notion de protoclimax édaphique de BAUDIERE, 1970). Leur évolution vers le climax nécessite l'installation d'un groupement transitoire permettant l'étiollement puis l'élimination photique de la Calluna, par conséquent de son activité inhibitrice souterraine. Cependant, les modifications botaniques qu'implique le vieillissement de la Callunaie tendent à rompre cet équilibre protoclimacique par substitution d'autres chaméphytes à Calluna vulgaris, ces ligneux n'exerçant pas d'inhibition racinaire.

Théoriquement ces landes âgées devraient être plus favorables à une éventuelle colonisation par l'essence climacique, cela pour 2 raisons essentielles:

- l'installation du Hêtre semble possible dans les zones dominées par Genista pilosa ou par Vaccinium myrtillus;
- l'activité allélopathique de Calluna vulgaris décline avec la sénescence des plants (BARCLAY-ESTRUP et GIMINGHAM, 1969).

TABLEAU II.- Etude quantitative de la composition floristique de Callunaies ayant une biomasse chaméphytique épigée de 25-26 tMS/ha.

	1er transect		2ème transect	
	fréquence spécifique*	fréquence centésimale	fréquence spécifique	fréquence centésimale
Calluna vulgaris	92 % (dont 20 % de tiges mortes)	47,7 % (10,4)	93 % (dont 25 % de tiges mortes)	46,2 % (12,4)
Genista pilosa	58 %	30 %	54 %	26,9 %
Vaccinium myrtillus	41 %	21,3 %	54 %	26,9 %
espèces herbacées	0	0	0	0
lichens sur le sol	1 %	0,5 %	0	0
mousses sur le sol	1 %	0,5 %	0	0
litière	98 %	-	100 %	-
Remarque : pour chaque point il y a au minimum un contact avec une espèce végétale.				

Chaque transect correspond à 100 points distants de 50 cm, situés sur 2 lignes espacées de 4 m et longues de 25 m; pour chaque point, ce n'est pas le nombre total de contacts de l'espèce qui est noté mais seulement sa présence ou son absence.

\* Fréquence spécifique: somme des "présences" de l'espèce pour chaque transect de 100 points (2 fois 25m).

L'évolution de ces landes âgées au minimum de 30 ans est fonction de leur proche environnement végétal. Cependant, quelque soient les phanérophytes environnant la parcelle, leur dynamique sera fortement ralentie par la biomasse élevée de la strate chaméphytique (en moyenne 6,3 g MS par dm<sup>3</sup> et par dm<sup>2</sup>). (cf. paragraphe III, C, 2).

## 2 - Evolution interne des groupements forestiers depuis 1948 (caissons 32 à 38).

Les peuplements forestiers transitoires favorables à l'installation du climax subissent, en 34 ans, des modifications physiologiques et floristiques malgré la lenteur des phénomènes liée à la nature même des groupements. Cependant, l'absence d'informations concernant la structure et la composition botanique de ces peuplements en 1948 n'a pas permis de cerner avec précision leur développement.

Le suivi de l'évolution des Pinèdes par une étude stéréoscopique connaissant l'état floristique et structural actuel de ces groupements fut nécessaire pour préciser les principales chronoséquences végétales définies en fonction de l'existence et du degré de développement d'un sous-étage de Hêtre. Chaque chronoséquence cartographiée est une partie ou variante de la séquence classique d'évolution allant des gaulis de résineux à la Hêtraie proclimacique.

- Les gaulis de Pin sylvestre âgés de 10-15 ans ont une hauteur moyenne de 6 à 7 m; les couronnes vivantes ne mesurent plus que 2,5 m. Lorsqu'ils résultent d'une colonisation de jeunes Callunaies dont la biomasse chaméphytique n'excède pas 5 à 6 t MS/ha (cas de colonisation simultanée de pelouse par l'Ericacée et le résineux) la densité de ces peuplements n'est pas uniforme; elle fluctue entre 4000 et 18 000 plants/ha. La compétition intraspécifique pour la lumière et pour l'occupation de l'espace s'intensifie avec la fermeture de la strate arbustive; dans un gaulis de 12-15 ans, sur 17 800 pl/ha, 40 % sont déjà morts sur pied après avoir atteint une hauteur de 1,5 à 3 m.

- Dans les perchis âgés d'une trentaine d'années, la densité des peuplements vivants, hauts de 12 m (dont 6 m de couronnes vivantes) n'est plus que de 2000 à 3000 pl/ha; 500 à 1000 résineux sont morts sur pied après avoir atteint une hauteur de 4 à 8 m.

- Les Pinèdes âgées de 70 à 80 ans se caractérisent par une densité de résineux de l'ordre de 800 à 1000 pl/ha; les arbres morts sont rares. La hauteur du peuplement est d'environ 20 m dont 9,5 m de couronnes vivantes. Une strate de Hêtre (500 à 600 pl/ha dans les meilleurs cas) constituée d'individus de classes d'âge

différentes (0 à 6 m de haut) forme un sous-bois où se manifeste par plage l'ambiance de la forêt de feuillus.

• L'élimination très progressive des résineux aboutit à l'installation d'un proclimax de Hêtre (environ 800 arbres/ha) haut de plus de 20 m (Fageto-Deschampsietum).

Les principales variantes de cette séquence ont des causes humaines, pastorales ou chorologiques.

L'absence de semenciers de Hêtres dans l'environnement des gaulis ou la reprise de l'activité pastorale dès le stade perchis bloque le dynamisme du feuillu. Une Pinède arborescente clairiérée mais riche en chaméphytes et en refus épineux subsiste, se régénère (caisson 34). Sur les coupes forestières environnées des 2 semenciers une colonisation quasi-simultanée du Pin et du Hêtre peut se produire accélérant ainsi l'évolution vers le climax (caisson 33)

## C - SUCCESSION DE PHYTOCENOSSES SUR UN MEME TERRITOIRE ENTRE 1948 et 1982.

La vitesse de substitution des stades séquentiels est fonction de l'environnement végétal, de l'état floristique des parcelles abandonnées et même, dans certains cas, des interventions humaines destinées à accélérer l'installation de groupement forestier.

### 1 - Succession rapide de phytocénoses (caissons 21 à 25).

Ce dynamisme nécessite une colonisation simultanée des parcelles par Calluna vulgaris et par Pinus sylvestris; la strate chaméphytique n'a alors pas le temps de se fermer car la compétition photique devient rapidement favorable au résineux. Cette séquence se poursuivra par une évolution endogène des peuplements de Pin sylvestre.

34 ans après l'arrêt de la pression pastorale sur la pelouse, un perchis de Pin sylvestre avec quelques plantules de Hêtre occupe la parcelle (caisson 21-2). Les autres chronoséquences cartographiées appartiennent aussi à la séquence évolutive majeure mais résultent toutes d'un abandon du pâturage antérieur ou postérieur à l'année 1948 prise comme référence (caissons 22 à 25 et 21-1).

Des Callunaies déjà anciennes, donc défensives quant à leur colonisation par divers phanérophtes, ont été étioilées ou éliminées par le feu, plus rarement par le labour. L'ensemencement artificiel de ces terrains en Pin sylvestre a permis le développement d'un dense peuplement de résineux très vite défavorable à la réinstallation d'une Callunaie. La séquence végétale résultant de ces interventions humaines, bien que plus rapide, présente des analogies avec l'évolution naturelle de labours, de pelouses ou de landes incendiées laissés à l'abandon et colonisés simultanément par l'Ericacée et le résineux.

Les peuplements de Pin sylvestre résultant de ces séquences déclenchées artificiellement (caissons 29 et 30) se différencient sur le terrain par une fréquence élevée de Sorbus aucuparia. Ce phanérophte est présent aussi bien dans la strate arborescente que dans les strates inférieures comme si, lors de l'ensemencement, ses graines se trouvaient en mélange avec celles du résineux (hypothèse à vérifier).

### 2 - Succession lente de phytocénoses (caissons 14, 20, 26, 27, 28, 31).

Ce lent dynamisme végétal se manifeste dans les landes à Calluna vulgaris fermées depuis plus de 15 ans. Le plus souvent, pour des raisons chorologiques, l'Ericacée ne fut pas en compétition avec d'autres pionniers ligneux lors de son extension, ce qui a permis le développement d'une strate chaméphytique uniforme se densifiant avec l'âge (cf. paragraphe III, B,1). Puis l'arrivée de ligneux hauts semenciers dans le proche environnement de ces landes fermées a permis leur lente évolution.

Cependant la résistance d'une Callunaie à la colonisation dépend de l'âge du peuplement d'Ericacée, plus précisément de la structure et de la phytomasse épigée chaméphytique. Les vitesses de colonisation de ces landes varient aussi en fonction des qualités offensives des pionniers ligneux, c'est-à-dire de leurs capacités de reproduction, de propagation des semences et de leurs possibilités de se développer au sein même de la Callunaie. Ces colonisateurs concurrencent alors Genista pilosa et Vaccinium myrtillus, chaméphytes occupant les espaces libres apparaissant dans la lande sénescence.

- Cytisus scoparius et Cytisus purgans peuvent ainsi coloniser lentement la Callunaie rompant localement la stabilité de la lande sans pour autant véritablement accélérer l'installation d'un groupement forestier (caisson 14).

- Les denses Callunaies situées en bordure de Hêtraie prouvent qu'aucune espèce ligneuse de la forêt n'a été suffisamment offensive pour concurrencer l'Ericacée au cours de sa prolifération.

Dans l'interface pelouse-Hêtraie, un gradient favorable à l'établissement d'une dense Callunaie existe avec l'éloignement de la lisière de forêt; le

SUCCESSION RAPIDE DE PHYTOCÉNOSES DÈS L'ARRET  
DE LA PRESSION PASTORALE - CHRONOSÉQUENCE N°21.



Photo n°1 : Colonisation simultanée de parcelles par Calluna vulgaris et par Pinus sylvestris; au premier plan la lande (5 à 6 t.MS par hectare) sera rapidement éliminée par le résineux qui accroît sa densité.



Photo n°2 : Perchis de Pinus sylvestris âgés de 25 - 35 ans et pelouse pâturée à Nardus stricta.

Succession végétale ayant conduit au perchis:

- 1948 : pelouse à Nardus stricta.
- 1956 : colonisation simultanée de la pelouse par Calluna vulgaris et par Pinus sylvestris (cf. photo n°1).
- 1966 : recouvrement des résineux supérieurs à 60 %. Callunaie étiolée ou éliminée sous les Pins.
- 1982 : perchis : hauteur moyenne: 10 - 12 m - densité: 2 000 à 2 800 tiges vivantes à l'hectare. Quelques jeunes plants disséminés de Fagus sylvatica en sous-bois.

pouvoir de dissémination de l'Ericacée est en effet supérieur à celui des essences pionnières de la Hêtraie. Par ces fourrés, Corylus avellana constitue un front de colonisation souvent dense mais toujours de faible étendue contrairement aux Sorbiers et aux Bouleaux plus efficacement disséminés, mais d'action toujours plus ponctuelle sur l'étiollement et l'élimination de la lande (caisson 20).

- Des études concernant la démographie du Pin sylvestre dans des Callunaies de biomasse croissante ont été entreprises; les premiers résultats confirment nos observations de terrain, à savoir, que le dynamisme du résineux est déjà fortement ralenti lorsque la phytomasse épigée chaméphytique avoisine 10 à 12 t MS/ha. Au-delà de ces valeurs, la densité annuelle de plantules de Pin colonisant cette lande va continuer de décroître pour tendre vers zéro malgré l'apparition dans ce groupement, de "places vides" liées à la sénescence des plants de Callune; ces espaces semblent en effet souvent plus favorables au développement d'autres chaméphytes qu'à l'installation de semis de résineux.

Avec plus de 25 t MS/ha de biomasse épigée, une Callunaie âgée de plus de 30 ans résiste fortement au dynamisme des résineux et des autres ligneux susceptibles d'éliminer photiquement la strate chaméphytique. Cependant, à la faveur de zones de biomasse moindre ou à la périphérie de pionniers isolés dans cette lande, de place en place, l'installation d'un autre individu colonisateur est possible.

La lenteur d'un tel mécanisme évolutif donne souvent l'impression d'un blocage du dynamisme de la végétation; en effet, dans ces landes, une ou plusieurs décennies seront parfois nécessaires pour que des modifications mêmes infimes de la structure du groupement ne soient visibles comme, par exemple, un accroissement de quelques unités seulement par hectare de la densité de résineux.

Les diversités physiologique, structurale et floristique des groupements végétaux constituant les termes de passage entre la Callunaie proprement dite, la lande arborée et la Pinède claire à chaméphytes reflètent bien la complexité et la lenteur de ces mécanismes évolutifs qui sont sous la dépendance de la biomasse chaméphytique épigée en place (caissons 26, 27, 28, 31).

#### D - CICATRISATION DES GROUPEMENTS ARBORES ET DES COUPES FORESTIERES

Ces vitesses de cicatrization dépendent souvent d'activités humaines ou pastorales non quantifiables car trop extensives; sinon elles résultent de la composition floristique et de la structure des strates herbacées ou ligneuses en place qui exercent une résistance à l'installation de groupements plus évolués (caissons 39 à 42).

Si d'anciennes jachères peuplées de résineux sont parfois réutilisées par l'homme pour ses activités agronomiques (caisson 45), certaines coupes forestières ne sont destinées au contraire qu'à l'exploitation du bois; les parcelles ainsi laissées à l'abandon sont des terrains d'autant plus propices au dynamisme de la végétation que les horizons supérieurs du sol ont été brassés et que les groupements végétaux environnant les coupes sont diversifiés (caissons 43, 44, 46, 47, 48). Il en résulte une grande variété de chronoséquences végétales débutant toutes par une rapide et massive colonisation des parcelles suivie d'une intense compétition photique entre pionniers appartenant à tous les types biologiques. Les premiers stades sont donc défavorables au développement de peuplements monospécifiques résistant à l'installation de groupements plus évolués de type forestier (cas de landes à Calluna vulgaris). Dans les Hêtraies-Pinèdes, les coupes sont directement cicatrisées par des formations résineuses parfois très denses sous lesquelles se développe l'essence climacique à croissance plus lente.

#### E - SEQUENCES LIEES AUX REBOISEMENTS ARTIFICIELS (caissons 49 à 53).

Les reboisements les plus vieux en Picea excelsa et Abies alba ont été réalisés sur d'anciens labours ou sur des jachères pâturées, dans l'environnement immédiat de fermes abandonnées. Les pelouses de ces anciennes exploitations furent délaissées ou subirent un pâturage extensif insuffisant pour la maîtrise des chaméphytes. Le reboisement parcellaire de ces Callunaies commencé dès 1966 se poursuit actuellement.

Avant toute plantation, le groupement chaméphytique est partiellement détruit par un décapage en ligne ou totalement éliminé par écobuage. La densité moyenne de résineux plantés par hectare est de 2500 plants à raison de 90 % d'Épicéa et 10 % de Sapin.

Quelque soit le degré d'élimination mécanique de la lande lors de la plantation, le développement des résineux aboutit, en 20 ans, à une formation arbustive impénétrable avec banalisation de la flore sous le peuplement. L'acidification de l'humus, la faible lumière arrivant au sol et le manque d'espace en l'absence d'élagage naturel expliquent cette pauvreté floristique des strates inférieures.

Les séquences végétales liées aux reboisements artificiels ont certaines analogies avec celles résultant d'une colonisation en masse de jeunes Callunaies

par Pinus sylvestris ; cependant la régénération de l'essence climacique sous de tels peuplements est impossible.

### CONCLUSION

Les études synchroniques destinées à l'établissement des cartes de végétation s'avèrent le plus souvent incomplètes pour connaître les processus évolutifs et réaliser une interprétation phytodynamique précise. Ainsi, sur le document cartographique final publié à moyenne échelle, à chaque série de végétation n'est généralement rattachée que la séquence majeure du dynamisme; les successions végétales secondaires, les vitesses d'évolution et de substitution des phytocénoses sont souvent éludées par manque d'informations.

Dans cet article, l'étude diachronique du dynamisme et son expression cartographique sur un territoire biologiquement homogène montre la diversité et la complexité des mécanismes régissant la dynamique végétale dans la série acidiphile du Hêtre sur granite. Malgré l'importance du Pin sylvestre dans l'évolution dynamique des phytocénoses chaméphytiques, les peuplements de résineux sont tous voués, en l'absence d'activités humaines, à céder la place au climax forestier de Hêtre.

L'étude des chronoséquences végétales pourrait être envisagée pour approfondir la connaissance de séries de végétation décrites de manière trop succincte, particulièrement au niveau des enchaînements évolutifs. Cependant, de tels travaux ne peuvent s'effectuer que sur des territoires privilégiés caractérisés par une anthropisation déclinante depuis déjà plusieurs décennies. Ces recherches contribueraient à préciser le concept de série de végétation.

### BIBLIOGRAPHIE

- ACHERAR (M.), 1981.- La colonisation des friches par le Pin d'Alep (Pinus halepensis Mill) dans les basses garrigues du Montpelliérais. Thèse de 3ème cycle, Montpellier II, 210 p.
- BARCLAY-ESTRUP (P.), GIMINGHAM (C.H.), 1969.- The description and interpretation of cyclical processes in a heath community. I- Vegetational change in relation to the Calluna cycle.- J. Ecol., 57, 737-758.
- BAUDIERE (A.), 1970.- Recherches phytogéographiques sur la bordure méridionale du Massif central (les Monts de l'Espinouze).II - Les landes et les groupements édaphiques. Thèse d'Etat, Univ. Montpellier, 319-567.
- BOCK (C.), PRELLI (R.), 1975.- Notice explicative de la carte des groupements végétaux du cirque de Chaudefour (Mont Dore). Arvernia Biologica, Bot., Nouvelle série, fascicule n°2.
- BRAUN-BLANQUET (J.), 1923.- L'origine et le développement des flores dans le Massif Central de France. L'Homme Editeur. Paris et Beer et C, Zurich, 282 p.
- CLEMENT (B.), TOUFFET (J.), 1976.- Biomasse végétale aérienne et productivité des landes des Monts d'Arrée (Bretagne). Oecol. Plant. Fr., 11 (4), 345-360.
- DAGET (Ph.), 1967.- Etude phytoclimatique d'une région de moyenne montagne: la Margeride. C.E.P.E., Doc. n°36, 186 p.
- DAGET (Ph.), 1979.- Etudes sur la végétation du Massif Central. III. Place du Pin sylvestre dans le climax du Hêtre en Margeride. Bull. Ecol., 10 (4), 315-325.
- DEBUSSCHE (M.), 1978.- Etude de la dynamique de la végétation sur le versant N.W. du Mont Aigoual. Thèse docteur-ingénieur, Montpellier, Univ. Sci. et Techn. Languedoc, 2 vol., 67 et 77 p.
- DELORD (J.M.), 1981.- Les classes de productivité pour le Pin sylvestre dans le Cantal. Rev. forest. franç., XXXIII, 39-42.
- DOCHE (B.), 1976.- L'Aubrac: analyse des relations entre le milieu naturel et son utilisation par l'homme. Doc. Cart. Ecol., vol. XVIII, 57-76, Grenoble, 1 carte couleur h.t. à 1/100 000.
- DOCHE (B.), 1982.- Contribution à l'étude du déterminisme de la dynamique végétale: cas de l'Aubrac montagnard (Massif Central français). Doc. Cart. Ecol., vol. XXV, 23-50, Grenoble.
- DOCHE (B.), 1982.- Vitesses de colonisation et d'évolution des Callunaies de l'Aubrac montagnard. Colloque international "Ecologie et Biogéographie des milieux montagnards et de haute altitude", GABAS, centre d'Ecologie montagnarde, 10-12 sept.82 ( à paraître dans les Actes du Colloque).
- DOCHE (B.), 1983.- Contribution à l'étude d'une séquence majeure du dynamisme végétal dans l'étage montagnard granitique du Massif Central (Cantal). Bull. Ecol., 14 (2), 7 p., 1 carte monochrome h.t. à 1/12 500.
- DUPIAS (G.), LAVERGNE (D.), 1968.- Carte de la végétation de la France. Aurillac 1/200 000. CNRS, Toulouse.
- ESTIENNE (P.), 1956.- Recherches sur le climat du Massif Central français. Mém. Météo. Nat., Paris, Impr. Nat., 242 p.

- GOUNOT (M.), 1969.- Méthodes d'étude quantitative de la végétation. 313 p., Masson et Cie, éditeurs.
- GUITTET (J.), LABERCHE (J.C.), 1974.- L'implantation naturelle du Pin sylvestre sur pelouse xérophile en forêt de Fontainebleau. II - Démographie des graines et des plantules au voisinage de vieux arbres. Oecol. Plant., 9 (2), 111-130.
- LOISEAU (P.), MERLE (G.), 1981.- Production et évolution des landes à Callune dans la région des Dômes (Puy de Dôme). Acta Oecologica/Oecol. Applic., 2 (4), 283-298.
- LONG (G.), DAGET (Ph.), 1965.- Contribution à l'étude écologique du massif de la Margeride. Observations sur la pédogénèse et le dynamisme de la végétation sur les granites. Ann. Agron., 16 (4), 401-432.
- Mc QUEEN (D.R.), 1966.- La répartition quantitative des racines absorbantes de Pin sylvestre et de Hêtre d'une série évolutive naturelle en Margeride (Massif Central). CNRS - CEPE, Doc. n°27, 163 p.
- METAILLE (J.P.), 1982.- Le rôle du feu dans la dynamique des landes supraforestières des Pyrénées centrales. Colloque international "Ecologie et Biogéographie des milieux montagnards et de haute altitude", GABAS, Centre d'Ecologie montagnarde, 10-12 sept. 82 (à paraître dans les Actes du Colloque).
- OTTORINI (J.M.), NYS (C.), 1981.- Application des données de l'inventaire forestier national à l'étude de la production du Pin sylvestre en Margeride. Ann. Sci. Forest., 38 (2), 223-236.
- REILLE (M.), PONS (A.), 1982.- L'histoire récente de *Pinus sylvestris* L. en Margeride (Massif Central, France) et la signification de cette essence dans la végétation actuelle. C.R. Acad. Sc. Paris, t. 294, série III, 471-474.
- ROUSSEAU (S.), LOISEAU (P.), 1982.- Structure et cycle de développement des peuplements à *Cytisus scoparius* L. dans la chaîne des Puys. Acta Oecologica/Oecol. Applic., 3 (2), 155-168.
- 

Adresse de l'auteur:

Laboratoire de Botanique et Biologie végétale  
de l'Université I de Grenoble et Laboratoire  
"Ecologie et Biogéographie des grands systèmes  
montagneux" associé au CNRS (LA 242), BP 68,  
38402, St-Martin d'Hères, Cédex - France.