

DÉMOGRAPHIE DE PINUS SYLVESTRIS DANS LES CALLUNAIES DE L'ÉTAGE MONTAGNARD GRANITIQUE (MASSIF CENTRAL FRANÇAIS)

par Bernard DOCHE (1)

Introduction.....	22
I.- Méthodes d'étude.....	22
II.- Evolution de la strate chaméphytique en l'absence de colonisation par les phanéropytes	28
III.- Installation de <u>Pinus sylvestris</u> dans des Callunaies de biomasse épigée différente; mise en évidence de la pression défensive des landes	32
IV.- Développement et évolution de la structure des peuplements de résineux dans la séquence végétale majeure	37
Conclusion	41
Bibliographie	41

RESUME.- Dans l'étage montagnard granitique du Massif Central, le Hêtre ne peut s'installer qu'après une phase préliminaire à Pin sylvestre souvent nécessaire pour éliminer les landes à Calluna vulgaris.

Les groupements à Callune évoluent et vieillissent même sans installation de ligneux hauts. La composition floristique, la structure spatiale et la biomasse varient en fonction de l'âge des groupements (4 à 6 t.M.S./ha à 4 ans, 24 à 27 t.M.S./ha à 30-35 ans). La résistance à l'installation du Pin est estimée en étudiant la démographie du résineux dans des Callunaies de biomasse différente.

Dans la séquence végétale majeure nous avons analysé la vitesse d'installation, la densité et la structure spatiale des groupements de ligneux hauts.

SUMMARY.- In the granitic montane level-Massif Central, France- the beech (Fagus sylvatica) can only grow after a preliminary period during which Pinus sylvestris eliminates the Calluna vulgaris heathlands.

However, the Calluna vulgaris communities may also evolve and grow old for lack of high-tree establishment. The floristic composition, the spatial structure and the biomass depend on the age of the communities (4 to 6 t.M.S./ha for a 4 years old heathland, 24 to 27 t.M.S./ha for another else of 30-35 years old). The resistance of the community against colonization is estimated by the analysis of Pine-tree demography into increasing biomass heathlands.

In the main vegetal sequence, the implantation rate, density and spatial structure of high-tree communities have been measured.

(1) Laboratoire "Ecologie et Biogéographie des grands systèmes montagneux" de l'Université de Grenoble I, associé au CNRS (LA 242).

Adresse postale :

Université scientifique et médicale de Grenoble, Laboratoire de Botanique et Biologie végétale, BP 68, F38402 SAINT-MARTIN D'HERES CEDEX (France).

INTRODUCTION

Des études spatiales et diachroniques du dynamisme de la végétation dans l'étage montagnard granitique du Massif Central et l'établissement d'un document cartographique intégrant les vitesses et les mécanismes d'évolution (DOCHE, 1982 et 1983) ont souligné l'importance des Callunaies dans les enchaînements évolutifs de la série acidiphile du Hêtre (*Fageto-Deschampsietum*, LEMEE 1959).

L'installation naturelle de l'essence climacique étant impossible dans ces landes à Ericacées (inhibition racinaire), elles doivent être éliminées; c'est le rôle d'espèces à fort pouvoir de compétition comme par exemple *Pinus sylvestris*. Ces Pinèdes constituent alors des peuplements transitoires nécessaires à l'installation du groupement climacique.

Les processus et les vitesses d'évolution des Callunaies dépendent de leur environnement végétal mais aussi de la biomasse chaméphytique totale qui s'accroît au cours du vieillissement de la lande.

Dans cet article nous précisons le rôle "charnière" joué par ces groupements chaméphytiques en quantifiant leur évolution botanique et structurale au cours de leur vieillissement et en analysant le dynamisme du Pin sylvestre dans des landes de biomasse croissante. Le développement et l'évolution endogène des Pinèdes sont abordés par une étude des variations de la structure spatiale des strates ligneuses.

I - MÉTHODES D'ÉTUDE

Nous présentons dans ce paragraphe l'ensemble de nos démarches, la description sommaire des techniques utilisées et les limites de notre méthode; elle est axée sur l'étude spatiale en 1982 et 1983 de groupements végétaux à succession prévisible.

A - CHOIX DES PHYTOCÉNOSES

De tels travaux impliquent, pour chaque parcelle, une bonne connaissance de la chronologie des faits depuis l'abandon des activités anthropozoogènes. La date d'arrêt de la pression pastorale, les mécanismes évolutifs et les vitesses de succession des phytocénoses résultant de cet abandon ont été précisés par une étude diachronique grâce aux clichés aériens de 1948, 1956, 1966 et 1976-77 (DOCHE, 1983). Les propriétaires et les exploitants nous ont souvent aidé pour reconstituer cet historique.

Toutes les phytocénoses étudiées font partie de séquences végétales permettant, à des vitesses très différentes, l'installation d'une Hêtraie acidophile. Les parcelles ont toutes été choisies entre 1 100 et 1 200 m d'altitude, dans l'étage montagnard granitique afin que les variables écologiques soient les plus homogènes possibles. Elles sont localisées dans le département du Cantal, sur un territoire de 25 km² à l'intérieur duquel le dynamisme des phytocénoses entre 1948 et 1982 a été cartographié à 1/25 000 (DOCHE, 1983). Leur topographie permettait, avant l'exode rural, une exploitation intensive des herbages.

B - MÉTHODES ET TECHNIQUES D'ÉTUDE. LEURS LIMITES

1 - Evolution endogène des groupements végétaux.

a) Les landes à *Calluna vulgaris*.

Les pelouses abandonnées de façon échelonnée dans le temps sont occupées en 1982 par des Callunaies d'âges différents (l'âge de la lande est assimilé au nombre d'années écoulées depuis l'arrêt du pâturage). Les landes âgées, physionomiquement stables, sont dues à l'absence d'espèces à fort pouvoir de compétition dans l'environnement immédiat des pelouses abandonnées. Ces pionniers sont en effet capables de coloniser simultanément la parcelle avec l'Ericacée ou d'éliminer photiquement de jeunes landes âgées de moins de 10 ans. Les groupements

chaméphytiques de plus de 10-15 ans sont donc rares car le Pin sylvestre est partout présent dans l'étage montagnard inférieur et moyen de l'Aubrac, du Gévaudan et de la Margeride.

Nous avons étudié l'évolution endogène des Callunaies en comparant en 1982 quatre groupements âgés respectivement de 4, 9-11, 14-16 et 30-35 ans (l'année concernant l'arrêt du pâturage devient imprécise avec le temps). Notons aussi :

- pour chaque parcelle des imprécisions subsistent concernant la biomasse épigée des ligneux bas au moment de l'abandon du pastoralisme. En effet, la régression de la charge bovine qui précède généralement l'arrêt définitif du pâturage facilite le développement de l'Ericacée qui est toujours présente sur les pelouses non fertilisées artificiellement. Nos travaux permettent d'estimer à 1 tonne de matière sèche à l'hectare (t. M.S./ha) la biomasse chaméphytique aérienne en place au moment de l'interruption des activités pastorales; le dynamisme de l'Ericacée se manifeste alors par un envahissement de la pelouse mais aussi par une repousse des plants patûrés.

LOISEAU et MERLE (1981) ont constaté qu'au cours des premières années, la croissance annuelle des Callunaies sur les scories basaltiques de la Chaîne des Puys est de l'ordre de 1 t.M.S./ha. Ces résultats confirment l'estimation ci-dessus puisque dans notre séquence, quatre ans après l'arrêt du pastoralisme, la biomasse chaméphytique est de 5,3 t.M.S./ha.

- Le passage occasionnel d'un troupeau exerçant un piétinement trop ponctuel pour être quantifié a éventuellement pu se produire, principalement sur les parcelles abandonnées depuis longtemps. De tels événements trop isolés dans le temps ne semblent pas réellement affecter l'évolution botanique et structurale de ces landes.

- Enfin, nous n'avons pas trouvé de groupements chaméphytiques représentant un stade d'évolution intermédiaire entre la 15ème et la 35ème année.

Nous avons caractérisé les Callunaies par des relevés phytosociologiques et linéaires, par des études de biomasse épigée et de structure spatiale. Les sols prélevés permettront, dans une publication ultérieure, de préciser l'évolution pédologique induite par les Callunaies en fonction de leur temps de présence sur les parcelles.

Composition floristique.

Les relevés phytosociologiques ont été effectués sur une surface moyenne de 100 m²; cependant le coefficient d'abondance-dominance que nous avons utilisé ne donne pas le recouvrement de l'espèce sur ces 100 m² comme dans la méthode classique. Il s'agit de l'estimation de la surface couverte par l'espèce rapportée à celle occupée par la strate correspondante. (ex.: coeff. 3: l'espèce représente 25 à 50 % du recouvrement de la strate herbacée). Cette méthode permet d'avoir un choix de coefficient allant de + à 5 pour chaque strate même si celles-ci n'ont qu'un faible recouvrement.

Ces relevés phytosociologiques se sont avérés malgré tout insuffisants pour préciser l'évolution floristique de ces Callunaies, particulièrement dans les landes âgées de plus de 10 ans où les chaméphytes forment une strate continue et inextricable. Nous avons donc étudié la composition floristique de ces groupements par la méthode des points alignés (GOUNOT, 1969) ce qui nous a permis d'estimer les fréquences spécifiques et centésimales des ligneux bas et des espèces herbacées. Nous nous sommes alors aperçu que par la méthode des relevés phytosociologiques, nous avions parfois sous-évalué d'environ 20 % le recouvrement de la strate herbacée en négligeant celui des individus présents dans les plants chaméphytiques.

Chaque relevé linéaire est effectué dans une zone physionomiquement et floristiquement homogène comprenant le relevé phytosociologique classique; il est réalisé le long d'un transect de 50 m (2 lignes généralement espacées de 4 m et longues de 25 m). Tous les 50 cm (100 points) nous avons fiché en terre une tige cylindrique matérialisant une ligne fictive. 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.

Pour cette méthode, GOUNOT (1969) suggère de prendre par tâtonnement une maille de manière à obtenir, si possible, que la distribution des espèces le long de la ligne soit aléatoire (test du nombre de suites) et qu'il n'y ait pas de liaisons entre espèces (test du χ^2). Pour ces relevés nous nous sommes inspirés des travaux de DEBUSSCHE (1978) concernant l'analyse phytosociologique des peuplements à *Cytisus purgans* du Mont-Aigoual; comme lui, afin de pouvoir comparer les relevés entre eux nous avons choisi une maille unique, espacement qui aurait pu être modifié en fonction de l'âge des groupements. Cette distance (50 cm) correspond approximativement au diamètre d'un plant adulte de Callune.

Structure des Callunaies.

L'analyse linéaire renseigne sur la distribution horizontale des divers chaméphytes peuplant le groupement. La stratification verticale de la lande est aussi précisée par l'utilisation de coefficient; il est ainsi possible de donner les variations de hauteur du groupement tout le long du transect, de mettre en évidence les espèces végétales capables de se régénérer ou de s'installer en sous-strate et par conséquent de préciser les tendances évolutives de la lande.

L'évolution des Callunaies au cours de leur vieillissement nous a incité à quantifier la biomasse de ces landes; celle-ci participe à la pression défensive exercée par le groupement sur le dynamisme des phanérophyles pionniers.

Ces mesures de biomasse concernent cinq parcelles anciennement pâturées sur granite et une sur basalte; les dates d'abandon s'échelonnent entre 4 et 35 ans. Par manque de précision concernant l'historique de certaines parcelles, nous n'avons pas répété ces mesures dans des landes sensiblement de même âge sauf pour les catégories 14-16 et 30-35 ans. Nous nous sommes limités à l'étude de la phytomasse chaméphytique épigée; le système racinaire participe aussi à la pression défensive exercée par le groupement mais seul, nous ne pouvions entreprendre de telles mesures. D'après BAUDIERE (1972), il est cependant possible d'admettre que le volume de la partie souterraine des plants adultes de Callune correspond approximativement à celui de la partie aérienne.

Sur chaque parcelle, les échantillons prélevés sont situés dans le carré correspondant au relevé phytosociologique. Le groupement étant homogène, nous avons employé la méthode destructrice sur 1 m² pris au hasard (lancé d'objet) et répétée cinq fois. La phytomasse aérienne des ligneux bas est pesée à l'état frais, espèce par espèce, 48 heures après la coupe et séparément pour chaque carré (les pertes en eau constituent alors 15 à 20 % du poids frais initial). Trois échantillons par espèce (300 à 700 g) sont séchés à l'étuve (3 semaines à 80°C) afin d'exprimer la biomasse épigée en poids de matière sèche à l'hectare.

Une estimation de la phytomasse aérienne herbacée est réalisée sur les cinq surfaces de 1 m² par comptage des individus (poids moyen d'un individu X nombre).

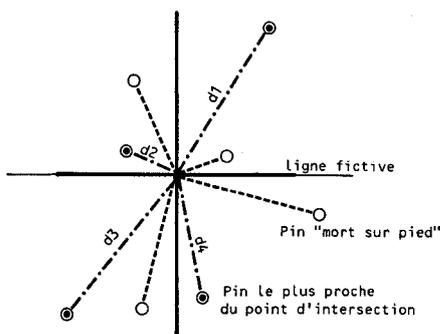
La biomasse verticale de la lande n'étant pas répartie de façon homogène, nous avons mesuré sur trois surfaces de 0,25 m² les phytomasses chaméphytiques comprises entre 0-10 cm, 0-20 cm et au-dessus de 20 cm. Les mesures sont réalisées dans des landes âgées respectivement de 10-12 ans et de 30-35 ans.

b) Les Pinèdes à Pinus sylvestris.

L'évolution des Pinèdes âgées nécessite de longues périodes ce qui rend imprécis l'étude de leur développement mais aussi l'historique de ces groupements. Par contre, les jeunes peuplements (moins de 40 ans) peuvent être étudiés de façon diachronique par comparaison photogrammétrique et de façon synchronique par l'analyse des structures de peuplements à succession prévisible. Nous avons limité notre étude à l'évolution de Pinèdes installées sur d'anciennes pelouses, ce qui correspond à la séquence majeure du dynamisme végétal dans l'étage montagnard granitique (DOCHE, 1983).

La structure des strates ligneuses est généralement très homogène au sein du même peuplement. Pour évaluer rapidement les densités d'arbres morts et vivants nous avons utilisé la méthode de mesure sans placette délimitée de COTTAM et CURTIS (in GREIG-SMITH, 1964), technique employée par Mc.QUEEN (1966) dans de jeunes Pinèdes en Margeride.

Le long d'une ligne fictive plusieurs points sont pris au hasard dans le même peuplement; chaque point est séparé par un nombre de pas défini avant de pénétrer dans le groupement. Deux lignes perpendiculaires sont tracées de manière à ce que leur intersection coïncide avec le point; elles déterminent une placette d'étude. Dans chaque quadrant on mesure alors la distance séparant l'arbre le plus proche du point d'intersection des deux droites.



Il a été démontré théoriquement (MORISITA, 1954 et 1957; CLARK et EVANS, 1954, in GOUNOT, 1969) que dans le cas d'une distribution au hasard de l'espèce, l'espacement moyen mesuré ($d_1 + d_2 + d_3 + d_4 / 4$) est égal à la racine carrée de l'aire moyenne occupée par un arbre. La densité d'arbres à l'hectare est donc de 10 000 m²/ (espacement moyen mesuré en m)²; les densités de Pin "mort sur pied" ou de Hêtre en sous-strate sont calculées de la même façon.

La hauteur moyenne du peuplement forestier, la surface terrière à 1,30 m, le volume occupé par les houppiers peuvent facilement être estimés en réalisant quelques mesures simples sur les arbres situés respectivement aux distances d_1 , d_2 , d_3 et d_4 de chaque placette d'étude (Mc QUEEN, 1966). Le recouvrement du houppier est obtenu en mesurant au sol deux de ces diamètres basaux pris perpendiculairement. En assimilant la couronne vivante des jeunes Pins à un cône et en mesurant sa hauteur (h) il est possible de calculer approximativement son volume ($V = 1/3 \pi r^2 h$; r = rayon moyen des 2 diamètres basaux). Pour les Pins âgés de plus de 60 ans il faut appliquer la formule: $V = 1/2 \pi r^2 h$. car le houppier a une forme parabolicoïde (Mc QUEEN, 1966).

Afin de cerner au mieux la structure de chaque groupement, toutes ces mesures sont répétées au moins sur six placettes et parfois vérifiées par comptages directs (pour les densités) ou par mesures systématiques des variables sur tous les arbres peuplant des surfaces de 100 m². Ainsi, à l'intérieur d'une futaie de Hêtre, le comptage direct des feuillus sur 7 placettes de 100 m² donne une densité moyenne de 728 arbres/ha (400 à 1 000 pl./ha); avec la méthode de COTTAM et CURTIS, la densité moyenne de sept placettes est de 780 pl./ha (452 à 1 189 pl./ha).

La technique des quadrants centrés sur un point permet à une personne seule, disposant d'un minimum de moyen matériel, de quantifier approximativement mais rapidement les variables caractérisant la structure d'un groupement forestier, ce qui constituait notre objectif. De plus, nos résultats peuvent être comparés à ceux de LONG et DAGET (1965), Mc QUEEN (1966) qui ont étudié les séquences végétales résultant d'une colonisation en masse par le Pin sylvestre d'anciennes terres labourées et jachères pâturées.

2 - Démographie du Pin sylvestre dans des landes à Calluna vulgaris de biomasse différente.

S'il fut facile de localiser de jeunes Callunaies en cours de colonisation par le résineux (premier stade de la séquence majeure du dynamisme végétal) il n'en n'a pas été de même pour trouver des landes de biomasse croissante non soumises à des activités anthropozoogènes et environnées en 1982 de Pins mûres, conditions indispensables à la réalisation de cette étude.

La densité des graines de résineux diminue rapidement avec l'éloignement du front de la Pinède ou de semenciers isolés (GUITTET, LABERCHE, 1974). Ces deux auteurs ont montré que sur pelouse xérophile en forêt de Fontainebleau, 93 % des graines disséminées par un Pin sylvestre isolé tombent à moins de 18 m du tronc. Nous avons donc disposé et limité nos placettes de telle façon que la distance maximale des arbres mûres par rapport au point le plus éloigné des placettes ne soit jamais supérieure à 30 m.

Dans les groupements chaméphytiques âgés de plus de 30 ans, les surfaces étudiées (1500 à 2020 m²) ont le plus fort taux de boisement et se caractérisent par la présence de résineux fertiles. Il aurait été intéressant pour toutes les placettes d'estimer la quantité annuelle de graines disséminées dans la lande par anémochorie, facteur de croissance des populations de résineux.

Après avoir quantifié la biomasse chaméphytique des placettes nous avons mesuré la densité totale de résineux. Dans les landes âgées nous avons compté directement les effectifs sur des surfaces comprises entre 560 et 2 020 m²; la méthode des quadrants centrés sur un point et le comptage direct furent employés dans les jeunes Callunaies où le nombre de semis est plus élevé.

Pour les densités par classe d'âge, nous avons carotté systématiquement, à la tarière de Pressler, tous les arbres implantés sur les placettes. Le carottage est réalisé à 50 cm au-dessus du sol et cinq années supplémentaires sont ajoutées au nombre de cernes comptées. Quelques mesures simples sont ensuite effectuées sur les arbres afin de définir leur structure (hauteur, diamètre à 1m30, recouvrement au sol, volume des houppiers). L'âge des jeunes Pins est estimé en comptant le nombre de verticilles le long de l'axe principal.

Notre hypothèse est que l'augmentation de la phytomasse des Callunaies accroît leur pression défensive vis-à-vis des phanérophytes. Le recensement des densités de Pin par classe d'âge est destiné à préciser cette influence.

II - ÉVOLUTION DE LA STRATE CHAMÉPHYTIQUE EN L'ABSENCE DE COLONISATION PAR LES PHANÉROPHYTES

A - ÉVOLUTION BOTANIQUE LIÉE AU DÉVELOPPEMENT PUIS A LA SÉNESCENCE DE LA STRATE CHAMÉPHYTIQUE

L'évolution floristique est reconstituée à partir de 26 relevés phytosociologiques effectués dans des groupements à succession prévisible (tabl. I); huit d'entre eux sont doublés par des relevés linéaires (tabl. II).

Calluna vulgaris et Potentilla tormentilla sont présentes dans tous les relevés botaniques de cette séquence; par contre, les trois quarts des espèces citées dans le tableau I ont une fréquence inférieure à 40 %.

La présence constante de Festuca rubra, Agrostis tenuis, Nardus stricta, Danthonia decumbens, Anthoxanthum odoratum, Potentilla tormentilla, Achillea millefolium, Hieracium pilosella caractérise les pelouses pâturées quelle que soit l'intensité de la pression pastorale. Cependant, la diminution de la charge bovine permet la prolifération de Calluna vulgaris.

L'abandon des activités pastorales facilite le développement de l'Ericacée qui occupe rapidement l'espace horizontal et vertical aux dépens des plantes herbacées qui régressent en densité et en nombre (32 espèces dans les pelouses pâturées, plus que 7 espèces dans les landes âgées). Le vieillissement de la Callunaie se manifeste par le développement de Genista pilosa et par l'apparition de Vaccinium myrtillus. Le recouvrement de la strate herbacée est alors inférieur à 1 %; si Potentilla tormentilla subsiste et constitue l'espèce la plus fréquente, Deschampsia flexuosa et Teucrium scorodonia accompagnent régulièrement cette Rosacée.

Les relevés linéaires complètent cette évolution floristique sur le plan quantitatif (tabl. II). Pour la séquence pelouse pâturée-Callunaie âgée de 30-35 ans, la somme des fréquences centésimales passe de 78,4 % à 1,7 % pour les herbacées (soit 177 présences à 3,3 en fréquence spécifique pour 100 points) et de 18,2 % à 97,6 % pour les chaméphytes (42 présences à 188). Dans les Callunaies de 30-35 ans, la répartition de cette fréquence centésimale est la suivante: (moyenne des 3 relevés linéaires)

<u>Calluna vulgaris</u> : 49 %	<u>Potentilla tormentilla</u> : 0,9 %
<u>Genista pilosa</u> : 28,5 %	<u>Teucrium scorodonia</u> : 0,3 %
<u>Vaccinium myrtillus</u> : 20,1 %	<u>Deschampsia flexuosa</u> : 0,2 %

espèces occasionnelles y compris les mousses et les lichens : 1 %

B - ÉVOLUTION DE LA BIOMASSE ET DE LA STRUCTURE CHAMÉPHYTIQUE

■ Les mesures de biomasse épigée totale et par espèce chaméphytique en fonction du vieillissement de la lande sont consignées dans le tableau III; les valeurs moyennes sont exprimées graphiquement dans la figure 1.

L'accroissement de la phytomasse aérienne des ligneux bas après abandon des activités pastorales est dû, pendant les quinze premières années, à Calluna vulgaris; la biomasse de l'Ericacée s'accroît d'environ 13 t.M.S./ha, celle de Genista pilosa ne progresse que de 1,2 t. Entre 15 et 35 ans la sénescence des plants de Calluna se manifeste par l'apparition de "places vides" rapidement colonisées par Genista pilosa; l'installation et le développement de Vaccinium myrtillus est une autre caractéristique du vieillissement de cette strate chaméphytique. 30-35 ans après l'abandon du pastoralisme, le poids de la Callunaie épigée est de 25-26 t.M.S./ha (moyenne des 2 landes étudiées: 25,6 t); 50 à 75 % de cette biomasse est constituée par Calluna vulgaris (16,6 t), 20 à 30 % par Genista pilosa (6,5 t) et 2 à 20 % par Vaccinium myrtillus (2,5 t). (DOCHE, 1983).

Dans les jeunes landes, les variations locales de la biomasse chaméphytique épigée sont dues aux peuplements dispersés de Calluna installés avant l'abandon des activités pastorales. Dans les Callunaies âgées, les problèmes de compétition entre chaméphytes peuvent expliquer ces différences.

■ La production annuelle moyenne estimée des ligneux bas est consignée dans la figure 2. La croissance annuelle des jeunes Callunaies est de l'ordre de 1 t.M.S./ha; ce résultat est légèrement inférieur à celui obtenu dans la Chafne des Puys par LOISEAU et MERLE (1981) sur scories basaltiques, à 1 000 m d'altitude. Ces auteurs ont mesuré un incrément de 9 t.M.S./ha en 7 ans pour une Callunaie en repousse et de 12 t/ha en 13 ans pour une Callunaie en première installation.

TABLEAU II

Estimation quantitative de l'évolution floristique résultant de l'installation et du développement d'une lande à *Calluna vulgaris* (après régression puis arrêt de la pression pastorale) (cf. tabl. I pour l'évolution botanique).

ACTIVITES PASTORALES	Fréquence centésimale : $\frac{\Sigma \text{des "présences" de l'espèce}}{\Sigma \text{des "présences" de toutes les espèces}} \times 100$ (y compris les Muscinées et les Lichens)										Fréquence spécifique : $\Sigma \text{des "présences" de l'espèce pour chaque transect de 100 points}$									
	PELOUSE PATUREE					CALLUNAIE : arrêt de la pression pastorale depuis :					* 4 9-11 14-16 30-35 ans ans ans ans					(* : pelouse dégradée)				
	1*	a	2*	b	c	d	e	f	g	h	a	b	c	d	e	f	g	h		
Relevés linéaires	1*	a	2*	b	c	d	e	f	g	h	a	b	c	d	e	f	g	h		
Relevés floristiques (tabl. I)		6		11	12	17	18	23	24	25	6	11	12	17	18	23	24	25		
Strate ligneuse																				
<i>Calluna vulgaris</i>	5,2	12,9	19,7	39,7	41	49,2	50,5	53,3	47,7	46,2	29	83	93	97	97	97	92	93		
<i>Genista pilosa</i>	5,2	4	13,7	11,4	16,3	19,8	32,3	28,6	30	26,9	9	24	37	39	62	52	58	54		
<i>Chamaespartium sagittale</i>	2,6		2																	
<i>Genista anglica</i>		1,3	+		0,5	1,6					3			1	3					
<i>Cytisus scoparius</i>		0,4	+								1									
<i>Cytisus purgans</i>			+																	
<i>Vaccinium myrtillus</i>	0,8			0,4				12,1	21,2	26,9			1			22	41	54		
<i>Pinus sylvestris</i>				0,4									1							
Total %	13,8	18,6		51,1	58,1	69,5	84,4	94	98,9	100	42	107	132	137	162	171	191	201		
Strate herbacée																				
<i>Festuca rubra</i>	14,5	1,3	+	0,9	1,3	1					3	2	3	2						
<i>Agrostis tenuis</i>	10,4	0,4	3,9								1									
<i>Danthonia decumbens</i>	6,9	25	9,8	6,7	1,8	3					56	14	4	6						
<i>Nardus stricta</i>	2,6	11,2	3,9	3,8							25	8								
<i>Carex caryophylllea et Carex pilulifera</i>	6	6,7	15,5	5,7	9,3	12,7					15	12	21	25						
<i>Potentilla tormentilla</i>	5,2	4,9	2	1,4	8,8	2	1,6	2,7			11	3	20	4	3	5				
<i>Galium saxatile</i>	1,7	4,5	+								10									
<i>Achillea millefolium</i>	6,8	1,8	2								4									
<i>Plantago lanceolata</i>	2,6	1,3	+								3									
<i>Hieracium pilosella</i>	0,8	0,4	2	0,9	1,3						1	1	3							
<i>Thymus serpyllum</i>	4,3	2,2									5									
<i>Viola canina</i>	1,7	2,2						0,5			5				1					
<i>Lotus corniculatus</i>	1,7	0,9									2									
<i>Poa pratensis</i>	1,7	0,4									1									
<i>Holcus mollis</i>	4,3																			
<i>Agrostis canina</i>	1,7		2																	
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	0,8		+																	
<i>Trifolium pratense</i>	2,6		+																	
<i>Trifolium repens</i>	2,6																			
<i>Luzula campestris</i>	1,7		+	0,5								1								
<i>Leontodon hispidus</i>	0,8																			
<i>Hypochoeris maculata</i>	0,8																			
<i>Rumex acetosella</i>	0,8																			
<i>Polygala vulgaris</i>	0,8		+																	
<i>Potentilla verna</i>	0,8																			
<i>Ranunculus bulbosus</i>	0,8																			
<i>Festuca ovina</i>		1,8		2,8	0,4	1					4	6	1	2						
<i>Taraxacum sp.</i>		1,3									3									
<i>Jasione perennis et montana</i>		1,3	+								3									
<i>Deschampsia flexuosa</i>		1,3		2,2	1	2,1	0,5				3		5	2	4	1				
<i>Brunella grandiflora</i>		1,3									3									
<i>Silene inflata</i>		0,9	+								2									
<i>Betonica officinalis</i>		0,9		0,5				0,5			2		1			1				
<i>Cynosurus cristatus</i>		0,4									1									
<i>Euphrasia rostkoviana</i>		0,4									1									
<i>Veronica officinalis</i>		0,4		0,4							1		1							
<i>Centaurea nigra</i>		0,4									1		2							
<i>Vicia sp.</i>		0,4									1									
<i>Galium verum</i>		0,4	+	0,9			0,5				1	2			1					
<i>Antennaria dioica</i>		+	2,9	0,9	1,5						6		2	3						
<i>Arnica montana</i>		+	0,9	2,2	3						2		5	6						
<i>Meum athamanticum</i>		+																		
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>		+																		
<i>Conopodium majus</i>		+																		
<i>Platanthera bifolia</i>		+																		
<i>Stellaria graminea</i>		+																		
<i>Hypericum sp.</i>				0,5	0,4							1	1							
<i>Senecio adonidifolius</i>					2,6								6							
<i>Teucrium scorodonia</i>								1								2				
Graminées indéterminées	0,8	4		4,8	4	5	0,5				9	10	9	10	1					
Total %	86,2	78,4		34,1	35,6	30,2	4,7	5,2	0	0	177	71	81	60	9	10	0	0		
Strate muscinale	-	2,2	-	11	5,3			10,9	0,5	0,5	5	23	12		21	1	1	1		
Strate lichénique	-	-	-	3,8	0,9					0,5	8	2					1	1		
Sol à nu	-	-	9,8	-	-	-	-	-	-	-	5	5		1						
Litière	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	65	64	81	98	76	97	98	100		
Caillou	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	3					
en tonnes de M.S./ha																				
Biomasse chaméphytique																				
épigée																				
Biomasse épigée totale																				
Nombre de "point" sans aucun contact avec																				
1 espèce herbacée											8	44	42	60	91	90	100	100		
1 esp. ligneuse basse											63	9	3	0	0	0	0	0		
1 esp. végétale y compris les Muscinées											2	2	0	0	0	0	0	0		

1* et 2* : relevés effectués par KERGUELEN (1970). Sur 25 à 40 placettes de 25 cm² prises au hasard, notation que des espèces présentes sur chaque surface → fréquence relative ou fréquence centésimale.

Autres relevés : (lettres) : méthode des points alignés (GOUNOT, 1969). Echantillonnage systématique le long de 2 lignes de 25 m et espacées de 4 m (100 points par transect, chaque point étant espacé de 50 cm). Pour chaque point, notation des espèces présentes et non du nombre total de contacts de l'espèce.

Tous les relevés sont sur granite, excepté le n°18-e qui est sur basalte.

TABLEAU III
Mesures de biomasse épigée

Nb. d'années écoulées depuis l'arrêt du pâturage		4 ans					9 - 11 ans					14 - 16 ans									
roche-mère altitude		Granite 1 110 m					Granite 1 200 m					Granite 1 200 m					Basalte 1 100 m				
carrés (1 m ²) n° :		1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Biomasse en kg.M.S./m ²	C.v.	0,33	0,51	0,81	0,50	0,37	0,86	0,91	1,01	0,66	1,18	0,96	1,46	1,72	1,64	1,20	1,46	1,84	1,53	1,04	1,08
	G.p.	0,02	0,04	0,02	0,03	0,03	0,09	0,17	0,09	0,07	0,05	0,07	0,19	0,20	0,08	0,10	0,25	0,17	0,18	0,32	0,27
	V.m.																				
	Total	0,35	0,55	0,83	0,53	0,40	0,95	1,08	1,10	0,73	1,23	1,03	1,65	1,92	1,72	1,30	1,71	2,01	1,71	1,36	1,35
Biomasse moyenne en t.M.S./ha	C.v.	5,04 (3,3 à 8,1)					9,24 (6,6 à 11,8)					13,96 (9,6 à 17,2)					13,90 (10,4 à 18,4)				
	G.p.	0,28 (0,2 à 0,4)					0,94 (0,5 à 1,7)					1,28 (0,7 à 2)					2,38 (1,7 à 3,2)				
	V.m.																				
	Total	5,3 (3,5 à 8,3)					10,2 (7,3 à 12,3)					15,3 (10,3 à 19,2)					16,3 (13,5 à 20,1)				
Hauteur moyenne en cm		15,5 (14 à 17)					29 (27 à 31)					40 (38 à 42)					34 (32 à 36)				

Nb. d'années écoulées depuis l'arrêt du pâturage		30 - 35 ans									
roche-mère altitude		Granite 1 220 m					Granite 1 100 m				
carrés (1 m ²) n° :		1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Biomasse en kg.M.S./m ²	C.v.	1,73	1,84	1,77	2,54	2,05	1,84	0,23	1,18	2,62	0,81
	G.p.	0,54	0,48	1,21	0,32	0,40	0,42	0,45	1,25	0,53	0,94
	V.m.	0,13	0,01	0,12	0,03	0,03	0,06	1,44	0,20	0,05	0,42
	Total	2,40	2,33	3,10	2,89	2,48	2,32	2,12	2,63	3,20	2,17
Biomasse moyenne en t.M.S./ha	C.v.	19,86 (17,3 à 25,4)					13,36 (2,3 à 26,2)				
	G.p.	5,9 (3,2 à 12,1)					7,18 (4,2 à 12,5)				
	V.m.	0,64 (0,1 à 1,3)					4,34 (0,5 à 14,5)				
	Total	26,4 (23,3 à 31)					24,9 (21,2 à 32)				
Hauteur moyenne en cm		41,5 (39 à 44)					40,5 (39 à 42)				

C.v. : Calluna vulgaris
G.p. : Genista pilosa
V.m. : Vaccinium myrtillus.

Toponymes extraits de la carte IGN :
Nasbinals 1-2 à 1/25 000:

Lande âgée de
4 ans : Puy Fageoles
9-11 ans : au Sud-Ouest du Truc de Finiels
14-16 ans : granite - Sagne haute
basalte - Les Vergnes
30-35 ans : Puy de la Tuile; Monpic

Une quinzaine d'années après l'arrêt des activités pastorales, la phytomasse épigée produite annuellement diminue à cause de la sénescence du groupement chaméphytique. La croissance de Calluna vulgaris régresse, ce qui, sur le terrain, se manifeste par l'ouverture des plants d'Ericacée. Genista pilosa se développe dans ces "places vides" alors que Vaccinium myrtillus s'installe plus tardivement. Le rapport des croissances annuelles (Genista pilosa + Vaccinium myrtillus / l'ensemble des chaméphytes) tend alors vers 1.

Les quatre stades évolutifs (pionnier, construction, adulte et dégénérescence) décrits par BARCLEY-ESTRUP et GIMINGHAM (1969) pour les Callunaies de Grande Bretagne peuvent être discernés dans ces landes. Ces auteurs ont montré qu'à partir de la 25^{ème} année la productivité nette apparente de Calluna vulgaris devient nulle et que la biomasse du peuplement d'Ericacée diminue. Il serait donc intéressant de trouver une Callunaie âgée d'environ 25 ans afin de préciser l'évolution de la biomasse par espèce chaméphytique entre 15 et 35 ans. Il est possible que, pendant cette période, la phytomasse épigée de Calluna vulgaris atteigne un maximum et commence même à régresser.

En France, dans les Callunaies des Monts d'Arrée (CLEMENT et TOUFFET, 1976) et dans celles de la région des Dômes (LOISEAU et MERLE, 1981) trois ou quatre phases d'évolution similaires à celles définies par BARCLAY-ESTRUP et GIMINGHAM ont été observées.

— Les relevés botaniques et linéaires effectués dans des landes âgées de 4 à 16 ans montrent une distribution homogène de calluna vulgaris et de Genista pilosa; la présence de Genista anglica n'est qu'occasionnelle. Pour les 20 placettes de 1 m² prises au hasard, les biomasses de l'Ericacée représentent 80 à 97 % de la phytomasse chaméphytique totale (moyenne: 90 %), celles de Genista pilosa fluctuent entre 3 et 20 %.

Dans les landes âgées de 30-35 ans, la distribution des chaméphytes constamment présents est moins régulière. Pour les 10 carrés prélevés séparément, les biomasses fluctuent entre 10 et 88 % pour Calluna vulgaris (moyenne: 63 %), entre 11 et 48 % pour Genista pilosa (26 %) et entre 0,4 et 68 % pour Vaccinium myrtillus (11 %). Le vieillissement de la lande se manifeste donc par des modifications de structure. La Callune et le Genêt poilu se partagent plus ou moins équitablement la strate chaméphytique; la Myrtille, distribuée régulièrement, semble coloniser le groupement de part sa position en sous-strate. Très localement elle forme des plages denses dans lesquelles la biomasse des autres chaméphytes est faible.

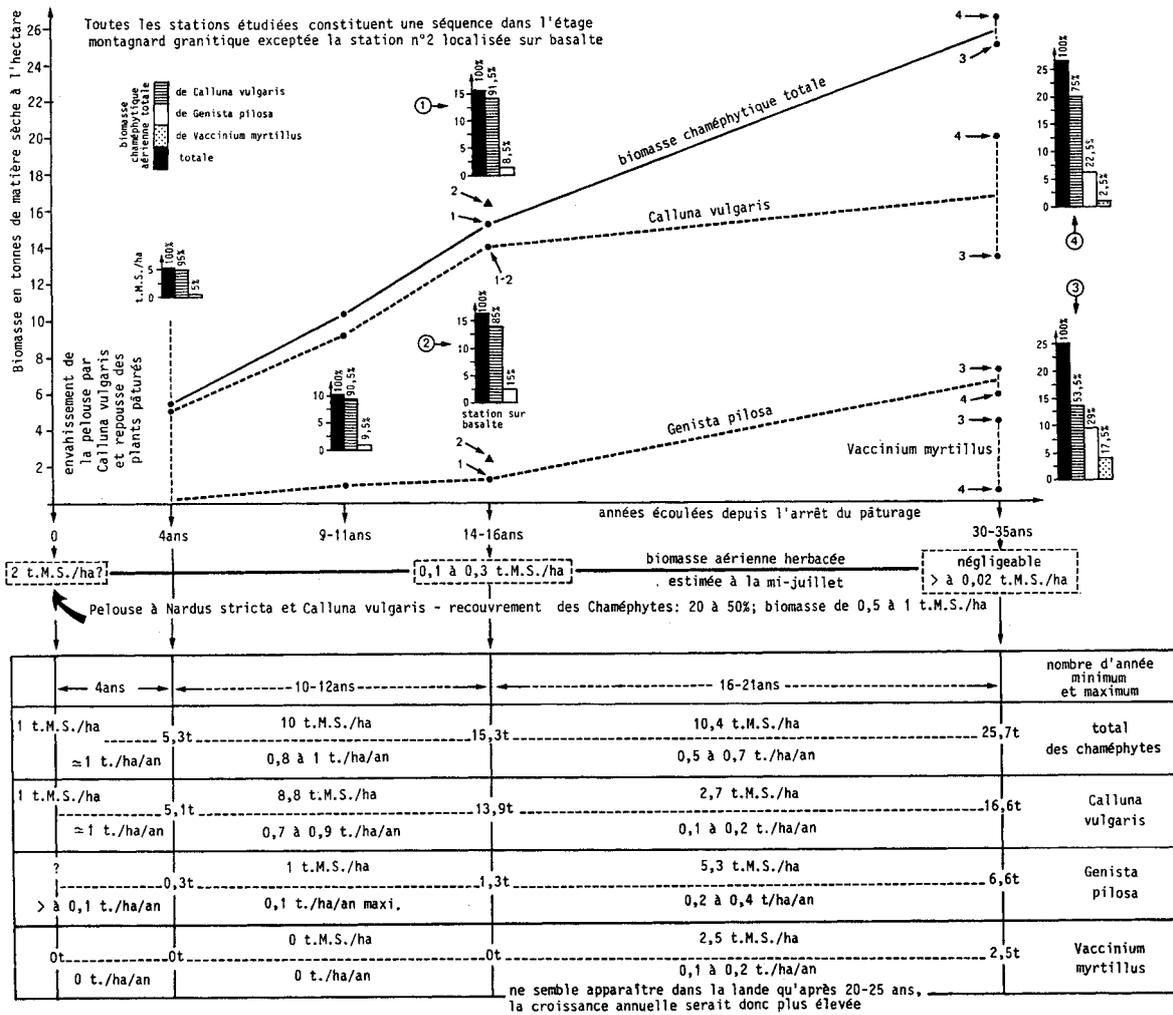


Fig.1.- Evolution de la biomasse aérienne chaméphytique dans une lande à *Calluna vulgaris* non pâturée.
 Fig.2.- Estimation de la production annuelle moyenne de la lande et par espèce chaméphytique (incrément en t.M.S./ha/an).
 Le premier chiffre est calculé en fonction du nombre d'années maximum séparant deux mesures, le second en fonction du nombre d'années minimum.

Le volume chaméphytique aérien (fig. 3) évolue rapidement dès l'arrêt du pastoralisme; 15 ans plus tard il est de l'ordre de 400 dm³/m² et reste globalement stable au cours du vieillissement de la Callunaie car la hauteur moyenne du groupement se stabilise entre 40-45 cm.

La biomasse chaméphytique aérienne (fig. 4) est déjà de 3,4 g.M.S./dm³, 4 ans après l'abandon des activités pastorales; ce chiffre élevé résulte du double processus de colonisation et de repousse qui caractérise les peuplements d'Ericacée. Entre la 4ème et la 15ème année, l'évolution de cette biomasse n'est que de 0,4 g.M.S./dm³ car le volume de la lande s'accroît dans le sens vertical; l'espace horizontal est déjà totalement occupé. Après 15 ans, la hauteur de la Callunaie tend à se stabiliser ce qui a pour effet de concentrer, dans le volume en place, la phytomasse produite annuellement.

Cependant, ces données ne tiennent pas compte de la structure de la lande caractérisée par une répartition verticale très irrégulière de la biomasse chaméphytique (tabl. IV).

50 à 55 % de la phytomasse aérienne se situent dans les dix premiers centimètres au-dessus du niveau du sol; dans les Callunaies âgées de 10-12 ans et de 30-35 ans, ces pourcentages correspondent respectivement à 6-7 t et à 12-14 t.M.S./ha. Dans les groupements les plus âgés, 75 % de la biomasse épigée se localisent dans les vingt premiers centimètres; ainsi, 19t.M.S./ha sur 25-26t se concentrent dans la première moitié du volume chaméphytique aérien, principalement sous forme d'un dense lacis inextricable de tiges et de branches couchées sur le sol. Les parties chlorophylliennes sont absentes de ces 20 premiers centimètres.

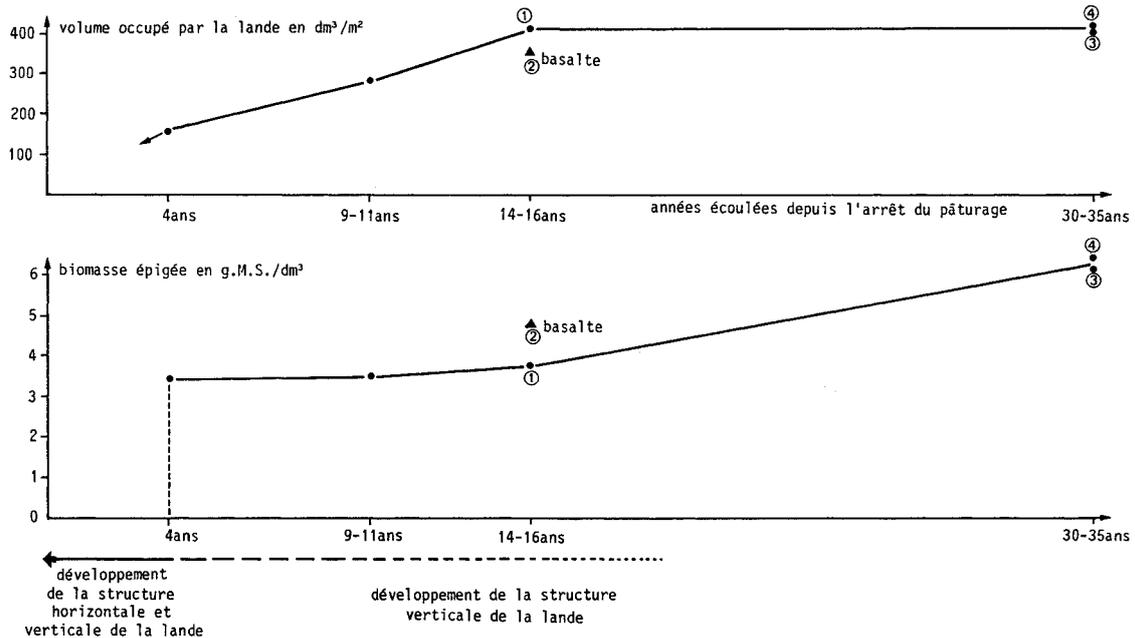


Fig.3.- Evolution du volume chaméphytique aérien par unité de surface.
Fig.4.- Evolution de la biomasse chaméphytique aérienne.

TABLEAU IV

Répartition verticale de la phytomasse chaméphytique dans des Callunaies âgées de 10-12 ans et de 30-35 ans.

carré n°		Callunaie de 10-12 ans				carré n°		Callunaie de 30-35 ans			
		1	2	3	moy. des 3 carrés			1*	2	3*	moy. des 3 carrés
0 à 10 cm	kg.M.S./m ²	0,62	0,68	0,68	0,66	0 à 10 cm	kg.M.S./m ²	1,54	1,28	1,78	1,53
	%	55,4	55,3	58,6	56,4		%	46,6	51,2	56	51,2
10 à 30 cm	kg.M.S./ha	0,50	0,55	0,48	0,51	10 à 20 cm	kg.M.S./m ²	0,74	0,69	0,71	0,71
	%	44,6	44,7	41,4	43,5		%	22,4	27,6	22,3	24,1
						20 à 40 cm	kg.M.S./m ²	1,02	0,53	0,69	0,74
							%	31	21,2	21,7	24,6
Biomasse chaméphytique totale kg.M.S./m ²		1,12	1,23	1,16	1,17	Biomasse chaméphytique totale kg.M.S./m ²		3,3	2,5	3,18	2,99

* Les carrés 1 et 3 correspondent à des biomasses maximales pour ce type de lande.

III - INSTALLATION DE PINUS SYLVESTRIS DANS DES CALLUNAIES DE BIOMASSE ÉPIGÉE DIFFÉRENTE; MISE EN ÉVIDENCE DE LA PRESSION DÉFENSIVE DES LANDES

Pour estimer la pression défensive des Callunaies et en suivre l'évolution nous avons recensé, par classe d'âge, les résineux déjà en place dans des groupements chaméphytiques de biomasse croissante; en 1982, des Pinèdes ou des semenciers isolés sont situés dans leur proche environnement (cf. chapitre I: Méthodes d'étude).

La démographie du Pin sylvestre est étudiée dans des landes âgées en 1982, d'environ 4 ans (4 à 6 t.M.S./ha), 10 ans (10-12 t./ha), 15 ans (14-17 t./ha) et de plus de 30 ans (24-27 t./ha); les valeurs de la phytomasse chaméphytique sont données pour un hectare de lande non parsemé de résineux.

A - COLONISATION DE CALLUNAIES EN REPOUSSE AGEES DE 4 ANS EN 1982.
(BIOMASSE CHAMEPHYTIQUE EPIGEE : 4 à 6 t.M.S./ha).

La station 1 (fig. 5) représente un exemple typique de prolifération de *Calluna vulgaris* et d'installation simultanée de *Pinus sylvestris* sur un pâturage abandonné; en 4 ans, 51 Pins se sont déjà installés sur 100 m² alors que la biomasse chaméphytique aérienne est en 1982 de 4 à 6 t.M.S./ha. Par la méthode de mesure sans placette délimitée de COTTAM et CURTIS (chapitre I, B.1b) la densité moyenne calculée de résineux est de 7 100 plants/ha; elle varie entre 1 750 et 15 850 pl/ha pour les six placettes prises au hasard à l'intérieur d'une bande large de 20 m et contiguë à la Pinède. La même méthode de mesure employée sur une portion de territoire distante de 20 à 40 m du groupement forestier montre que la densité de jeunes Pins âgés de 1 à 4 ans décroît rapidement. Le taux moyen de boisement est alors de 560 pl/ha; il fluctue entre 200 et 940 pl/ha pour les six placettes étudiées (biomasse de 5-6 t.M.S./ha). Ces résultats montrent que dans l'interface forêt-lande, un gradient de colonisation rapidement défavorable au phanérophyte se constitue avec l'éloignement de ses semenciers.

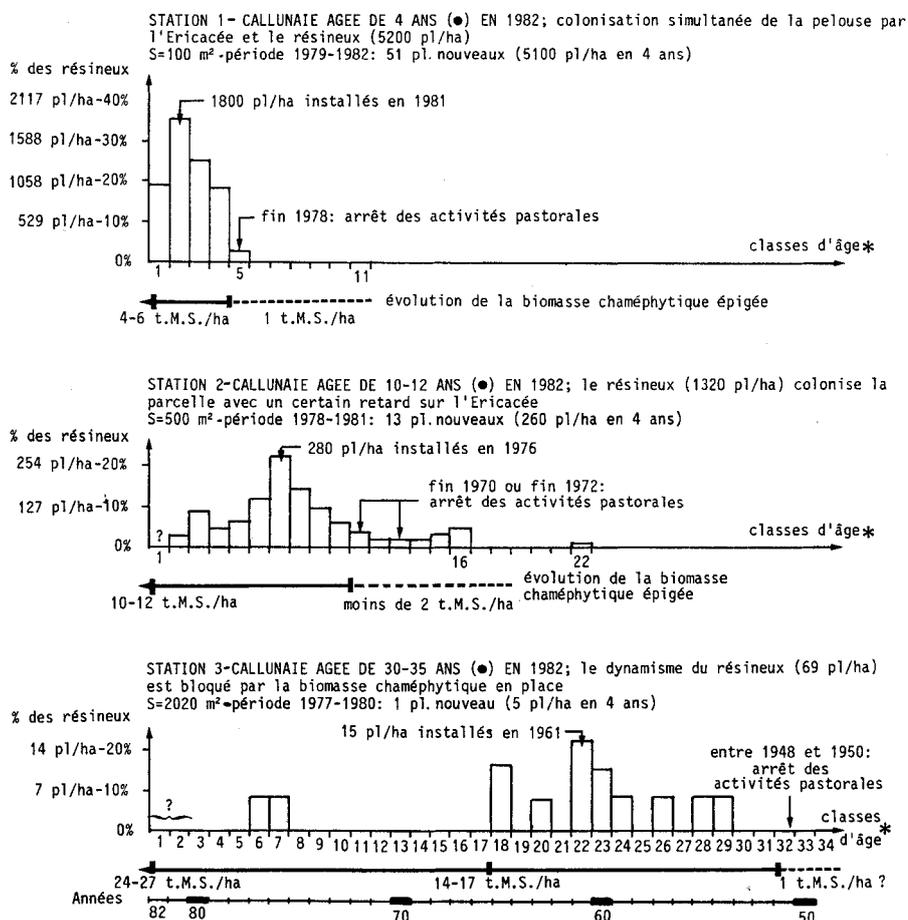


Fig.5.- Démographie de *Pinus sylvestris* dans des Callunaies de biomasse croissante environnées, en 1982, de résineux mûres (méthode de mesure par comptage direct)

- ● l'âge de la lande est assimilé au nombre d'années écoulées depuis l'arrêt des activités pastorales; le déclin de la pression pastorale précédent cet abandon a permis le développement des ligneux.
- * par convention, les plantules apparues en 1982 appartiennent à la classe d'âge 1 an; leur taux de mortalité élevé la première année diminue ensuite (GUITTET, LABERCHE, 1974).
- ? Dans les Callunaies âgées de 10-12 ans et 30-35 ans, le nombre de semis recensés pour les classes d'âge 1 et 2 ans est incertain (biomasse chaméphytique trop élevée).
- L'âge des résineux est donné à 2 ans près pour les arbres de plus de 15 ans; par conséquent les densités indiquées pour ces classes d'âge sont incertaines.

L'évolution floristique et structurale de tels groupements est rapide. La biomasse chaméphytique et la densité de résineux continuent de s'accroître pendant encore quelques années; ensuite le développement horizontal et vertical de la strate arbustive contribue rapidement, par concurrence photique, à faire régresser la lande, à éliminer les plus jeunes résineux tout en bloquant l'installation de nouveaux semis phanérophytiques. Dans les denses groupements arborés âgés de 10-15 ans (7 000 à 15 000 pl/ha) les ligneux bas sont totalement éliminés; le taux de boisement diminue rapidement pour atteindre 2 000 à 4 000 pl/ha dans les perchis de 20 à 30 ans (DOCHE, 1983). Dans les peuplements moins denses car éloignés du front de la Pinède, la compétition intraspécifique est beaucoup moins importante; l'étiollement puis l'élimination de la strate chaméphytique se fait progressivement au fur et à mesure de la fermeture de la strate phanérophytique.

**B - COLONISATION DE CALLUNAIES AGEES EN 1982 DE 10-12 ANS (10 à 12 t.M.S./ha)
ET DE 14-16 ANS (14 à 17 t.MS./ha).**

■ La station 2 (fig. 5) est divisée en trois placettes contiguës car la distribution des résineux n'est pas homogène (tabl. V). L'installation de quelques Pins avant l'arrêt définitif des activités pastorales s'explique par l'existence d'un pâturage extensif insuffisant pour la maîtrise des ligneux. En l'absence de toute pression pastorale, l'éloignement des semenciers n'a pas permis au Pin de coloniser massivement la station au moment de l'abandon du pâturage; à cette époque, la biomasse chaméphytique épigée avec moins de 3 t.M.S./ha, n'exerçait pas encore de véritable pression défensive. En quatre ans (période 1973-1976), 33 Pins se sont installés sur 500 m² (660 pl/ha); 14 sont d'ailleurs groupés sur 80 m². C'est en 1976 que sur chacune des trois placettes le nombre de semis implantés dans l'année fut le plus élevé. Les histogrammes de la figure 5 montrent que dans les stations 1 et 2, les premières années sans pâturage se caractérisent par une évolution similaire du nombre de phanérophytes implantés annuellement dans chacune des landes; les densités de Pins sont cependant très inférieures dans la station 2.

TABLEAU V

Colonisation par le Pin sylvestre d'une Callunaie âgée de 10-12 ans en 1982. (Biomasse chaméphytique épigée: 10-12 t.M.S./ha). Les trois placettes étudiées sont contiguës; l'arrêt des activités pastorales date de la fin de l'année 1970 ou 1972 (méthode par comptage direct et par mesure systématique des variables sur tous les résineux).

Placette	Nombre de résineux installés					Structure du peuplement de résineux en 1982				
	n°	surface	en 1982	avant la fin 1972	depuis la fin 1972	en 4 ans période 78-81	moyenne des ht. d'arbres*	surface terrière à 1,30 m	Houppiers	
								surf. basale *	vol. aérien	
1	80 m ² à 1'ha	30 pl 3 750 pl	1 pl 125 pl	29 pl 3 625 pl	10 pl 1 250 pl					
2	120 m ² à 1'ha	17 pl 1 416 pl	4 pl 333 pl	13 pl 1 083 pl	3 pl 250 pl	2,1 m (0,2 à 5 m)	446 cm ² 3,7 m ² /ha	36 m ² 3 000 m ² /ha	49 m ³ 4 083 m ³ /ha	
3	300 m ² à 1'ha	19 pl 633 pl	7 pl 233 pl	12 pl 400 pl	0	2,4 m (0,6 à 4,9 m)	574 cm ² 1,9 m ² /ha	60 m ² 2 000 m ² /ha	70 m ³ 2 333 m ³ /ha	
2+3	420 m ² à 1'ha	36 pl 857 pl	11 pl 262 pl	25 pl 595 pl	3 pl 71 pl	2,3 m (0,2 à 5 m)	1 020 cm ² 2,4 m ² /ha	96 m ² 2 286 m ² /ha	119 m ³ 2 833 m ³ /ha	
1+2	500 m ² à 1'ha	66 pl 1 320 pl	12 pl 240 pl	54 pl 1 080 pl	13 pl 260 pl					

* Les Pins isolés dans la lande n'élaguent pas leurs branches basales; la hauteur des houppiers peut donc être assimilée à celle des arbres et les surfaces de lande fortement étiolée ou éliminée sous les résineux correspondent aux surfaces basales des houppiers.

En 1982, les conditions sont plus favorables à l'ensemencement en résineux des placettes car des Pins semenciers sont présents dans la lande et dans son environnement immédiat. Cependant, le nombre d'individus implantés pendant la période 1978-1981 régresse; en quatre ans, 13 semis ont colonisé les 500 m² (10 sont groupés sur la placette de 80 m²). Les plantules de 1982 n'ont pu être dénombrées à cause de la densité de la lande. La forte implantation de Pin sur la placette 1 a déjà bien étioilé la Callunaie et par conséquent affaibli sa pression défensive.

Nous avons caractérisé en 1982 la structure du peuplement de résineux sur 420 m² (tabl. V) afin de préciser les mécanismes et les vitesses d'évolution. La placette de 80 m² n'a pas été prise en compte car avec une densité de 3 750 pl/ha l'élimination totale de la strate ligneuse basse va se faire en 10-15 ans par simple développement des résineux; une compétition photique intraspécifique éclaircira ensuite le peuplement (DOCHE, 1983).

Par contre, sur les deux autres placettes, la densité d'arbres est encore insuffisante (857 pl/ha) pour que le peuplement évolue rapidement en Pinède. La

phytomasse et la structure de la Callunaie âgée de 10 ans (cf. chapitre II, B) rendent déjà ce groupement résistant à la colonisation par les phanérophytes; le dynamisme des ligneux n'est cependant pas bloqué mais fortement ralenti. Les plants actuellement isolés participent à l'élimination progressive de la lande; l'accroissement en diamètre de leur houppier a pour conséquence l'étiollement des chaméphytes à la périphérie de l'arbre, créant ainsi des zones concentriques un peu plus favorables à l'implantation des semis de résineux. Quelques plants de Vaccinium myrtillus et une litière d'aiguilles se développent sous le phanérophyte là où l'éclaircissement est souvent insuffisant pour permettre l'installation de jeunes Pins.

Le nombre de plantules colonisant chaque saison estivale la Callunaie ne peut maintenant que décroître face à l'augmentation annuelle de la phytomasse chaméphytique; la fermeture du couvert arborescent va se faire par un processus de cicatrisation tendant à transformer la lande arborée en Pinède clairière, puis en véritable groupement forestier. Ce mécanisme d'évolution est donc différent de celui résultant d'une colonisation massive et simultanée du pâturage par le résineux et l'Ericacée.

Cette colonisation échelonnée dans le temps ralentit la vitesse d'apparition du groupement forestier; 20 à 30 ans après l'arrêt des activités pastorales, le peuplement phanérophytique aura une composition floristique plus diversifiée et une structure moins homogène que celles d'un perchis équié résultant d'une colonisation massive. L'évolution tendra alors à uniformiser ces deux groupements qui tout en résultant de chronoséquences végétales différentes, ont la même appartenance phytosociologique et le même mode d'action sur la dynamique des Callunaies.

— Le recensement des Pins par classe d'âge dans une Callunaie âgée de 14-16 ans en 1982 (14 à 17 t.M.S./ha épigée) confirme l'augmentation de la pression défensive exercée par la strate chaméphytique face à la colonisation des phanérophytes. Sur 560 m², 16 résineux et 6 Sorbiers se sont implantés en 16 ans, période écoulée depuis l'arrêt des activités pastorales. Cette faible densité (393 pl/ha) s'explique par la rareté des phanérophytes semenciers dans le proche environnement de la parcelle à la date de son abandon; non concurrencée, la Callunaie s'est donc rapidement développée. Actuellement, le groupement chaméphytique est environné de résineux qui l'ensemencent chaque année; quelques porte-graines sont même isolés dans la lande. Malgré ces conditions favorables, un seul Pin s'est implanté dans la Callunaie au cours des quatre dernières années; l'âge des autres plants varie entre 5 et 16 ans, 75 % d'entre eux ont de 8 à 16 ans. L'implantation du résineux est donc fortement dépendante de la phytomasse des ligneux bas, donc de l'âge du peuplement chaméphytique.

C - COLONISATION DE CALLUNAIES AGEES DE 30-35 ANS EN 1982 (24 à 27 t.M.S/ha).

Le dynamisme des phanérophytes est étudié dans deux Callunaies distinctes mais ayant des caractéristiques floristiques et structurales similaires. Depuis une dizaine d'années ces landes sont régulièrementensemencées par des résineux devenus mûres.

— La station 3 (fig. 5 et 6) appartient à une lande âgée de 30-35 ans couvrant au total une vingtaine d'hectares. La placette étudiée mesure 2 020 m²; elle se caractérise par la plus forte densité de phanérophytes qu'il soit possible de trouver actuellement dans la lande (14 résineux et 4 jeunes feuillus, soit 89 pl/ha). 86 % des conifères sont âgés, à 2 ans près, de 18 à 29 ans; ils se sont implantés dans la Callunaie avant 1968, à une période où la biomasse chaméphytique épigée était inférieure à 15 t.M.S./ha. La répartition des résineux fertiles (fig. 6) permet actuellement d'ensemencer par anémochorie toute la placette; la distribution des graines est cependant irrégulière car un gradient négatif existe de l'arbre vers son environnement.

Entre 1968 et 1982 seuls 2 résineux âgés de 6 et 7 ans et 4 Sorbiers hauts de 0,5 à 1,2 m se sont développés dans cette station; la densité de phanérophytes ne s'est donc accrue en 15 ans que de 30 pl/ha (1968: 59 pl/ha-1982:89 pl/ha). Les deux jeunes Pins sont implantés à moins de 2,2 m du tronc de leurs congénères âgés de plus de 20 ans (fig.6); il existe donc un dynamisme excessivement lent, localisé essentiellement dans la lande affaiblie, à la périphérie d'arbres adultes, là où la biomasse chaméphytique épigée est moindre. Quelques surfaces très restreintes de lande non concurrencée photiquement se caractérisent également par une phytomasse inférieure à la moyenne (21 t.M.S./ha minimum) car les plants âgés de Callune ne sont pas colonisés en leur centre par d'autres chaméphytes; ces surfaces peuvent éventuellement permettre la germination et le développement d'un nombre très limité de phanérophytes.

D'autres colonisateurs comme Sorbus aucuparia, Sorbus aria, Juniperus communis et Rubus idaeus participent aussi très ponctuellement à la lente

élimination de cette Callunaie âgée. En 1982, la lande étiolée ou éliminée ne représente en surface que 7 % de la station étudiée soit 140 m² sur 2 020 m².

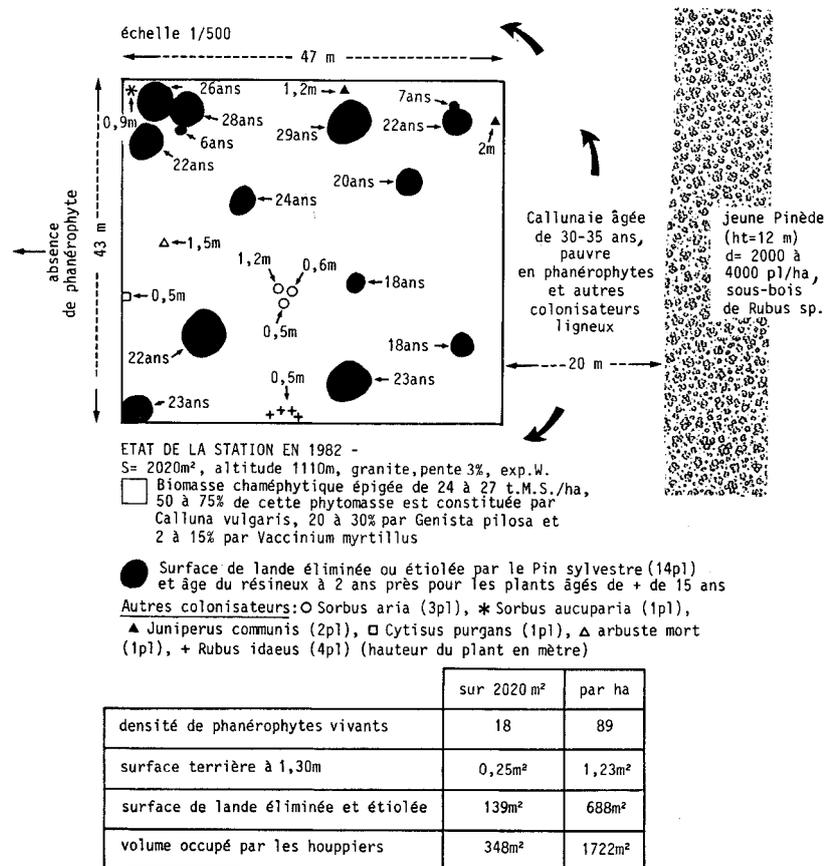


Fig.6.- Localisation et environnement floristique de la station n°3 (cf. fig.5). Répartition et influence des résineux sur une Callunaie âgée de 30-35 ans en 1982.

Le deuxième groupement chaméphytique âgé de 30-35 ans a une densité maximale de 120 phanérophytes/ha soit, sur 1 500 m², 6 Pins sylvestres (le plus jeune est âgé de 8 ans) et 12 Sorbiers (3 seulement sont inférieurs à 0,5 m, 8 ont une taille comprise entre 0,5 et 2 m). Ces observations traduisent un dynamisme très lent car le nombre d'individus implantés au cours des dernières années est peu conséquent, ce qui confirme les résultats acquis précédemment. Il faut cependant noter, qu'en raison du faible nombre de résineux fertiles installés dans la lande en 1982, l'ensemencement annuel de la parcelle doit être moins dense et plus irrégulier que dans la station 3 étudiée ci-dessus.

La dissémination par zoochorie des fruits de Sorbiers peut expliquer l'implantation de ces phanérophytes en pleine Callunaie même lorsque les semenciers sont éloignés. Leur participation à l'étiollement photique de la lande est beaucoup moins efficace que celle des résineux et cela à tous les stades de leur développement (couvert plus léger, absence de branches au niveau du sol).

D - CONCLUSION

Si la colonisation simultanée d'une pelouse par *Calluna vulgaris* et *Pinus sylvestris* permet en 30 ans l'installation d'un peuplement arboré dense (DÔCHE, 1983), l'absence de résineux mûres dans l'environnement de la parcelle abandonnée conduit au développement d'une Callunaie dont la résistance à la colonisation par divers phanérophytes croît avec l'âge. La biomasse chaméphytique épigée devient importante et tend à se répartir uniformément dans l'espace horizontal avec, cependant, quelques zones de phytomasse moindre pouvant constituer des taches de plus faible résistance à la colonisation. Dans les landes âgées de plus de 15 ans,

la distribution verticale de cette biomasse se caractérise par un amoncellement de tiges et de branches couchées ce qui, mécaniquement, gêne le développement des plantules phanérophytiques. La faible luminosité arrivant au sol, l'accumulation de matière organique sous forme de litière sont également des facteurs défavorables à la germination des colonisateurs héliophiles.

L'inhibition racinaire de Calluna vulgaris empêche l'installation directe dans la lande de l'essence climacique (Fagus sylvatica) (notion de protoclimax édaphique: BAUDIERE, 1970). Cependant, dans les Callunaies âgées de plus de 30 ans, l'existence de zones dominées par Genista pilosa et Vaccinium myrtillus mais aussi le déclin de l'activité inhibitrice au cours de la sénescence des plants d'Ericacée (BARCLAY-ESTRUP, GIMINGHAM, 1969) devraient faciliter l'implantation du Hêtre; en réalité, à ce stade de développement, tout comme pour le résineux et les autres pionniers ligneux, c'est essentiellement un facteur d'ordre mécanique qui "bloque" l'installation du feuillu.

IV - DÉVELOPPEMENT ET ÉVOLUTION DE LA STRUCTURE DES PEUPELEMENTS DE RÉSINEUX DANS LA SÉQUENCE VÉGÉTALE MAJEURE

Nous appelons séquence majeure (DOCHE, 1983) non pas une séquence théorique mais la succession de phytocénoses la plus fréquente, réalisée dans des conditions chorologiques et écologiques optimales. Dans l'étage montagnard granitique, après une colonisation simultanée de pelouse par Calluna vulgaris et Pinus sylvestris, un perchis dense de résineux puis une Pinède à sous-étage de Hêtre occupent la parcelle respectivement 30 ans et 70 ans plus tard; deux siècles après l'arrêt des activités pastorales, la Hêtraie proclimacique est en place.

Les premiers stades du dynamisme dépendent principalement de l'environnement végétal et du mode d'exploitation des parcelles abandonnées. Toutes les séquences convergent ensuite, à des vitesses très différentes, vers un même groupement floristique transitoire ou directement vers la formation proclimacique.

A-DYNAMISME DES RESINEUX SUR D'ANCIENNES CULTURES, JACHERES ET PELOUSES ABANDONNEES

La recolonisation de parcelles abandonnées à des stades cultureux distincts mais de même environnement végétal (Pinède à sous-étage de Hêtre) conduit, en 10 ans, à l'installation de jeunes peuplements de résineux très différents du point de vue densité, structure et floristique.

En 5 ans, le Pin sylvestre peut s'implanter massivement sur des cultures abandonnées (terres récemment labourées); une intense compétition intraspécifique éclaircit ensuite le peuplement (courbe 1, fig. 7). L'envahissement d'anciennes jachères et pelouses pâturées est tout aussi rapide mais les densités de plants restent inférieures (courbes 2 et 3); en 8 à 10 ans, elles peuvent cependant atteindre plus de 30 000 tiges/ha sur d'anciennes friches (MARQUESTAUT, 1978). Ces colonisations de parcelles, après arrêt du pâturage, sont gênées par le tapis herbacé mais aussi par l'installation et le développement d'espèces très prolifères comme Cytisus scoparius et Calluna vulgaris qui concurrencent le résineux dans la conquête des "placés vides".

Après 30 à 40 ans de sélection naturelle, toutes ces jeunes Pinèdes sont généralement homogènes du point de vue physiologique et floristique. La neige participe efficacement à la diminution de la densité moyenne d'arbres en réalisant de nombreuses trouées dans les peuplements. D'après MARQUESTAUT (1978), une formation de 11 500 tiges/ha, âgée de 16 ans et haute de 6 m, est encore très sensible aux chablis dus à la neige.

Si tous ces peuplements sont environnés de Hêtres fertiles, leur transformation en groupement forestier proclimacique (Fageto-Deschampsietum, LEMEE 1959) suit alors la même chronoséquence.

B - DEVELOPPEMENT ET EVOLUTION DU PEUPELEMENT PHANEROPHYTIQUE NECESSAIRE A L'INSTALLATION DU PROCLIMAX FORESTIER

L'évolution de la structure spatiale du peuplement est étudiée en comparant des Pinèdes à divers stades de maturité. Tous ces peuplements implantés spontanément sur d'anciennes pelouses sont placés, pour leur développement et leur évolution future, dans des conditions chorologiques et écologiques optimales. Pour chaque stade, nous avons précisé les densités par espèce phanérophytique et

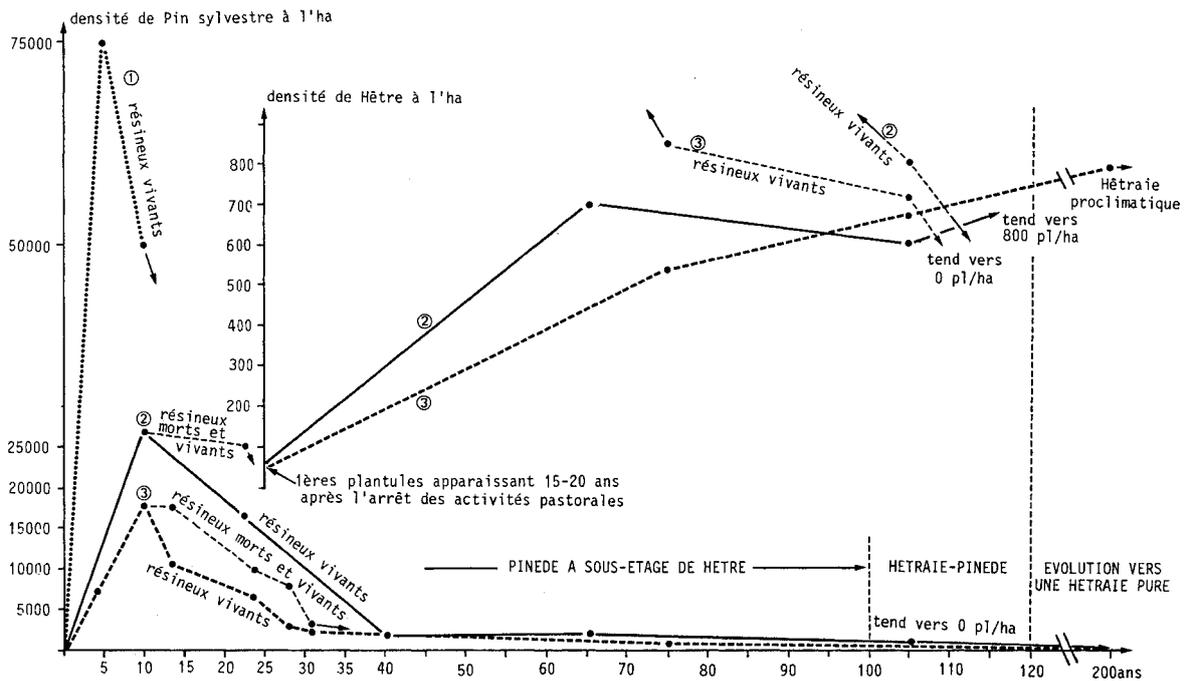


Fig.7.- Evolution des densités de Pin sylvestre et de Hêtre sur des parcelles abandonnées à des stades culturels différents et environnées de résineux et de feuillus fertiles.

- Courbe n°: ① - en 5 ans, envahissement par le résineux de cultures abandonnées
 ② - en 7 à 10 ans, envahissement par le résineux de jachères pâturées (après arrêt des activités pastorales).
 1 et 2 d'après les travaux de LONG et DAGET (1965) et Mc. QUEEN (1966).
 ③ - colonisation de pelouse abandonnée; *Pinus sylvestris* est alors concurrencé par *Calluna vulgaris*; 4 ans après l'arrêt des activités pastorales la biomasse épigée de la lande en repousse est de 5-6 t.M.S./ha (séquence majeure).

réalisé, sur les peuplements de résineux et de feuillus, des mesures pour estimer l'évolution de leur hauteur et de leur surface terrière; les surfaces couvertes et les volumes occupés par les houppiers sont également quantifiés. Ces résultats sont consignés sous forme de graphiques (fig. 8).

- 1 - Croissance en hauteur des peuplements phanérophytiques (fig. 8a);
 estimation de la productivité des résineux à partir des travaux de DELORD (1981), OTTORINI et NYS (1981).

La croissance en hauteur des jeunes peuplements de résineux est rapide car accélérée par la compétition photique. Ce développement vertical se ralentit entre 30 et 80 ans; il est ensuite faible et s'annule même après 120 ans alors que la croissance radiale des arbres continue (Mc QUEEN, 1966). Quant à la hauteur moyenne des résineux morts sur pied, elle augmente avec l'âge du peuplement contrairement aux densités qui elles diminuent.

DELORD (1981) a défini, pour le Pin sylvestre dans le Cantal, quatre courbes de croissance correspondant à cinq classes de productivité; chacune des courbes est caractérisée, à un âge donné, par une hauteur dominante distincte (hauteur moyenne des sept plus gros arbres peuplant une placette circulaire de 15 m de rayon). L'analyse a porté sur 14 000 hectares de futaie régulière répartis en 181 unités de sondage échantillonnées au hasard, et localisées pour les deux tiers en Margeride (sources: Inventaire Forestier du département du Cantal réalisé en 1977). L'auteur ne précise pas la nature de la roche-mère qui doit être essentiellement granitique; les sols développés sur les matériaux volcaniques ont une potentialité forestière supérieure.

Les peuplements que nous avons étudiés se caractérisent par des arbres sensiblement de même âge et de même dimension; il est donc possible d'assimiler leur développement à celui de futaies régulières. La hauteur moyenne et l'âge moyen des plus grands arbres nous ont permis de situer les Pinèdes dans les classes de

productivité II et III. Les accroissements courants * (exprimés en m³ sur écorce, bois fort ** , par hectare et par an) seraient donc de l'ordre de 3,5 à 5 m³ entre 10 et 30 ans, de 6,8 à 7,2 m³ entre 30 et 50 ans, de 5,4 à 6,8 m³ entre 50 et 70 ans. Ces deux classes représentent 47 % des surfaces en futaie régulière étudiées par DELORD; elles correspondent, pour le Cantal, à des Pinèdes de productivité moyenne puisque les accroissements courants minimum (classes IV et V) et maximum (classe I) sont respectivement de 2,3 et 6,6 m³ (10-30 ans), de 4,5 et 10,2 m³ (30-50 ans), de 4,4 et 11,8 m³ (50-70 ans).

En Margeride, OTTORINI et NYS (1981) ont étudié la production du Pin sylvestre à partir de 277 unités d'échantillonnage provenant de l'Inventaire Forestier National. Ces placettes sur granite se caractérisent par des conditions d'exposition et de pente similaires; elles portent des peuplements suffisamment denses pour être équiennes. Les auteurs ont estimé l'effet de l'altitude sur la productivité des résineux en identifiant cette productivité à la hauteur moyenne des arbres dominants et co-dominants à l'âge de 50 ans (H50). Pour un âge donné, la croissance verticale (donc la productivité) ne varie pas sensiblement de 600 à 1 040 m (H50 est d'environ 14,3 m); par contre, au-dessus de cette limite, elle décroît linéairement lorsque l'altitude augmente (H50: 11 m à 1 250 m, 8,4 m à 1 450 m).

Pour les courbes schématisant la croissance en hauteur des Pins à 1 040 m, 1 250 et 1 450 m, les auteurs précisent que les meilleures stations sont sous-estimées et qu'il ne s'agit que de valeurs indicatives n'ayant réellement de sens que pour un grand nombre de cas en moyenne. Notre territoire d'étude étant situé entre 1 100 et 1 200 m d'altitude, la hauteur dominante dans les peuplements équiennes de résineux âgés de 50 ans devrait donc se situer entre 12 et 13,5 m. L'intense compétition photique ayant sévi dans les jeunes peuplements peut aussi expliquer, en partie, le fait que les valeurs mesurées soient sensiblement supérieures de 2 à 3 m.

OTTORINI (1981) a ensuite réalisé une étude consacrée à l'estimation de la production totale en volume du Pin sylvestre en Margeride. L'auteur propose des tables de production simplifiées pour les Pinèdes situées à des altitudes de 1 040, 1 250 et 1 450 m, ce qui correspond à trois classes de fertilité (tabl. VI). Il précise cependant que ces valeurs ne semblent pas être le reflet de futaies régulières denses mais plutôt celui de peuplements un peu clairsemés appelés bois de ferme. Les Pinèdes que nous avons étudiées ont un nombre de tiges à l'hectare supérieur; cependant elles peuvent être rattachées à la première classe de fertilité par l'évolution de leur hauteur (fig. 8a), mais aussi par le fait que ces peuplements sont situés entre 1 100 et 1 200 m d'altitude, sur un territoire attenant et très analogue à la Margeride.

L'installation progressive du Hêtre dans les jeunes Pinèdes explique l'hétérogénéité de structure caractérisant chaque peuplement de feuillus apparaissant en sous-bois; la méthode synchronique employée reste très insuffisante pour préciser, dans la séquence végétale majeure, l'évolution de cette strate ligneuse.

En Margeride, les Hêtres de l'étage montagnard inférieur et moyen atteignent généralement 16 m à l'âge de 60 ans; cette croissance en hauteur devient ensuite très faible contrairement à celle en diamètre qui se poursuit normalement (DAGET, 1967). La longévité des résineux au sein du peuplement de Hêtre est donc favorisée par ce lent développement vertical des feuillus âgés de plus de 60 ans.

TABLEAU VI

Tables de production simplifiées (d'après OTTORINI, 1981).

Classe	Age	Hauteur en m	Densité par ha	Volume sur pied m ³ /ha	Production totale m ³ /ha
1 1040 m	30	10,9	1036	126	173
	50	15	801	227	376
	90	19,2	576	357	714
2 1250 m	30	8,2	935	71	94
	50	11,2	710	132	208
	90	14,4	503	210	403
3 1450 m	40	6,6	701	45	55
	50	7,5	616	59	79
	90	9,6	428	97	166

Les arbres dont le diamètre, à 1,30 m, est inférieur à 7,5 cm ne sont pas pris en compte.

* Accroissement périodique annuel moyen calculé sur la période de 5 ans précédant l'année civile du sondage.

** Bois de la tige ou axe principal ayant 7 cm de diamètre minimum (22 cm de circonférence).

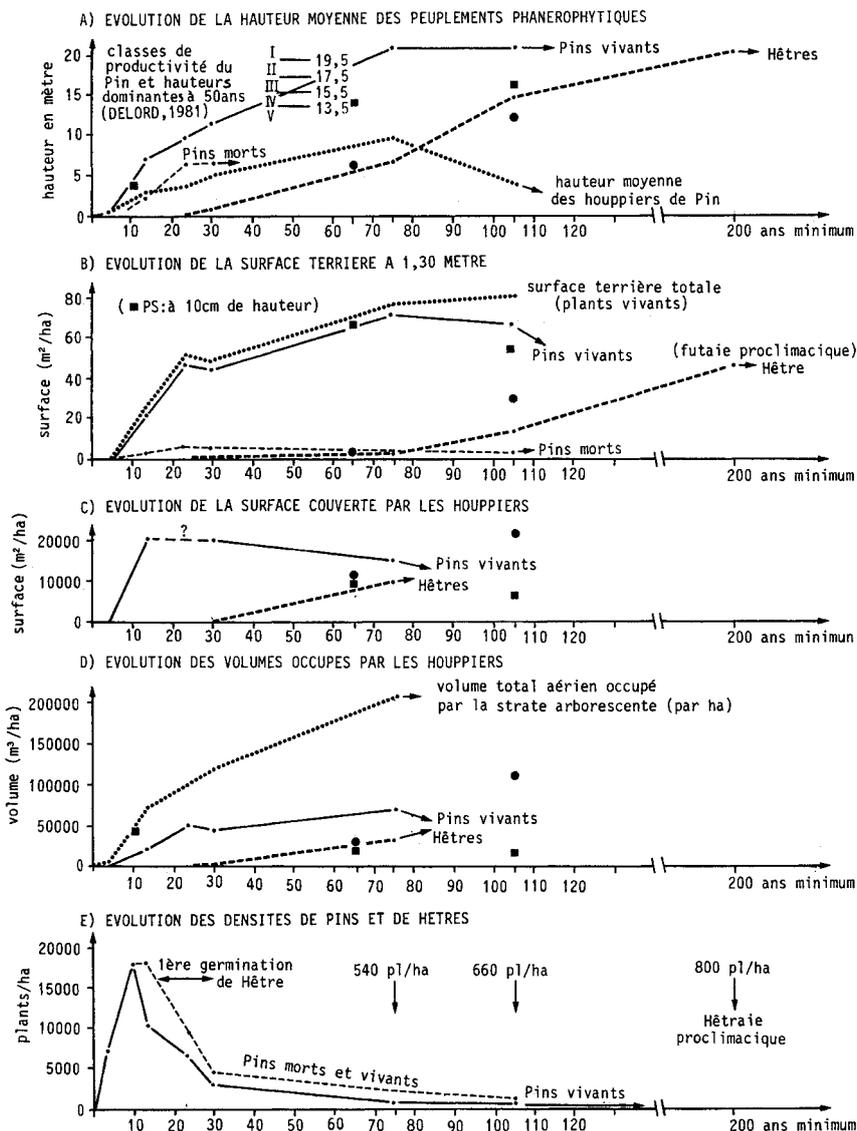


Fig.8.- Evolution de la structure spatiale des peuplements phanérophytiques résultant d'une colonisation simultanée de pelouse par *Calluna vulgaris* et *Pinus sylvestris* (temps 0: année d'arrêt des activités pastorales).

Les points isolés (● Hêtre - ■ Pin) correspondent aux valeurs données par Mc. QUEEN (1966) pour des peuplements âgés de 10, 65 et 105 ans (historique et densités d'arbres, indiqués dans la figure 7, courbe 2). Les valeurs tiennent compte des résineux coupés dans la formation de 65 ans.

2 - Evolution de quelques autres variables caractérisant la structure spatiale

La hauteur moyenne des houppiers de résineux augmente jusqu'à l'âge de 70-80 ans, période pendant laquelle la compétition photique intraspécifique entraîne entre autres, par élagage naturel, la matérialisation de fûts nets de branches. Après cette période, le développement du Hêtre en sous-étage accélère ce processus, ce qui a pour conséquence de faire régresser la hauteur des houppiers de résineux qui ne subsistent alors plus qu'au-dessus de la cime des feuillus (fig. 8a). La tolérance du Hêtre pour l'ombre est illustrée par un lent élagage de ses branches situées au ras du sol, ce qui fait que, pendant une cinquantaine d'années, les hauteurs de l'arbre et du houppier sont souvent similaires. En occupant ainsi l'espace vertical sous les résineux, les feuillus modifient rapidement l'ambiance forestière du sous-bois.

Les autres variables étudiées (fig. 8b - c et d) évoluent négativement pour les stades gaulis et bas-perchis dans lesquels se manifeste une forte sélection naturelle; les valeurs redeviennent ensuite positives dans les hauts-perchis et les jeunes futaies sauf celles concernant l'évolution de la surface couverte par les houpriers.

Les jeunes peuplements de résineux résultant soit d'une colonisation simultanée de pelouse par *Calluna vulgaris* et *Pinus sylvestris*, soit d'un envahissement rapide de jachère par le résineux (fig. 8) sont physionomiquement homogènes; en 10 ans la fermeture de la strate ligneuse haute uniformise la composition floristique des stades initiaux de colonisation. Cependant, l'étude quantitative des jeunes peuplements phanérophytiques montre des structures spatiales distinctes; ces différences s'atténuent ensuite dans les stades perchis et jeune futaie puis tendent à disparaître avec le développement d'un sous-étage de Hêtre. Pour ces deux successions végétales, les mécanismes, les vitesses d'évolution et d'apparition du climax forestier sont donc identiques. Elles ne peuvent être différenciées qu'au cours des premiers stades séquentiels, soit au maximum pendant une cinquantaine d'années; l'installation de la Hêtraie proclimacique nécessite plus de deux siècles.

CONCLUSION

L'intensité de la compétition s'exerçant entre le résineux et l'Ericacée dès l'arrêt des activités pastorales modifie les mécanismes et les vitesses d'installation de la Pinède. L'évolution de ce peuplement forestier transitoire vers la Hêtraie climacique est ensuite très difficile à analyser par la méthode synchronique principalement parce que l'historique des peuplements étudiés est toujours incertain.

En l'absence de toute colonisation par les ligneux hauts, la composition floristique des landes se modifie qualitativement et quantitativement avec le temps. Lorsque le peuplement de *Calluna vulgaris* envahit l'espace horizontal et vertical, la production annuelle épigée des ligneux bas est élevée; elle régresse ensuite progressivement avec la sénescence des plants d'Ericacée tout en restant positive car d'autres chaméphytes (*Genista pilosa*, *Vaccinium myrtillus*) s'installent et se développent au sein du groupement.

L'étude quantitative de l'implantation de *Pinus sylvestris* dans des Callunaies montre, qu'au fur et à mesure de leur vieillissement, les landes accroissent leur pression défensive, ce qui s'explique par une accumulation progressive de la biomasse chaméphytique; 25 à 26 t.M.S. épigée à l'hectare s'amoncellent en 30-35 ans, formant un matelas organique dense et épais de 40 cm. De plus, une répartition verticale très irrégulière de cette phytomasse (50 à 55 % de celle-ci se concentrent dans les dix premiers centimètres au-dessus du sol) accroît encore la résistance de ces landes à toute colonisation.

Dans les Callunaies âgées de 30-35 ans, le dynamisme des ligneux hauts semble bloqué; en réalité, le recensement par classe d'âge des résineux déjà implantés dans de tels groupements montre une évolution excessivement lente, centrée principalement autour des semenciers isolés. Même à la faveur de zones de biomasse moindre, l'installation en pleine lande de ligneux hauts est rare. La période nécessaire à l'implantation d'un peuplement de résineux suffisamment dense pour éliminer totalement le groupement chaméphytique ne peut être que supérieure à un siècle.

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'Epinouze). II- Les landes et les groupements édaphiques.- Thèse d'Etat, Univ. Montpellier, 319-567.
- BAUDIERE (A.), 1972.- Contribution à l'étude de la végétation des landes des Monts de l'Epinouze (Cévennes occidentales). *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 119, 65-109.

- BERANGER (Cl.), HEDIN (L.), KERGUELEN (M.), PETIT (M.), TEISSIER (J.H.), 1970.- Production fourragère et méthodes d'élevage. L'Aubrac, tome 1. Géographie-Agronomie-Sociologie économique. Ed. CNRS, Paris, 104-165.
- BOULLARD (B.), 1964.- Mycorhizes et reboisement des landes à Calluna vulgaris. Rev. forest. fr., n°2, 140-143.
- CLEMENT (B.), TOUFFET (J.), 1976.- Biomasse végétale aérienne et productivité des landes des Monts d'Arrée (Bretagne). Oecol. Plant. Fr., 11 (4), 345-360.
- CLARK (P.J.) et EVANS (F.C.), 1954.- Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations. Ecology, 35, 445-453.
- COCHET (P.), 1964.- La Forêt. Encyclopédie des connaissances agricoles. Hachette, 303 p.
- DAGET (Ph.), 1967.- Etude phyto-climatique d'une région de moyenne montagne: La Margeride. C.E.P.E., Montpellier, 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., XXXVIII, 39-42.
- DOCHE (B.), 1976.- L'Aubrac: analyse des relations entre le milieu naturel et son utilisation par l'homme. Doc. Carto. Ecol., Vol. XVIII, 57-76, Grenoble, 1 carte couleur h.t. à 1/100 000.
- DOCHE (B.), 1979.- Aubrac-Ecologie. Edit. CNRS, 128 p.
- DOCHE (B.), 1982.- Contribution à l'étude du déterminisme de la dynamique végétale: cas de l'Aubrac montagnard (Massif Central français). Doc. Carto. Ecol., Vol. XXV, 23-50, Grenoble.
- DOCHE (B.), 1982.- Vitesses de colonisation et d'évolution des Callunaies de l'Aubrac montagnard. in: Ecologie et Biogéographie des Milieux Montagnards et de Haute Altitude, Actes Colloq. Int. GABAS, LARUNS, 10-12 sept. 1982; Edit. J.J. LAZARE, R. MARTY & R. DAJOZ, Documents d'Ecologie Pyrénéenne, Vol. III-IV, LARUNS, 1984.
- 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), 79-85, 1 carte monochrome h.t. à 1/12 500.
- DOCHE (B.), 1983.- Dynamisme des phytocénoses de la série acidiphile du Hêtre pour la période de 1948-1982 dans le Massif Central français. Doc. Carto. Ecol., Vol. XXVI, 49-60, 1 carte couleur h.t. à 1/25 000.
- GIMINGHAM (C.H.), 1978.- Calluna and its associated species: some aspects of co-existence in communities. Vegetatio, Vol. 36, 3: 197-186.
- GOUNOT (M.), 1969.- Méthodes d'étude quantitative de la végétation. Masson et Cie., éditeurs, 314 p.
- GREIG-SMITH (P.), 1964.- Quantitative plant ecology (2e éd.).- Butter worths, London, 256 p. (1ère éd., 1957).
- 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 des vieux arbres. Oecol. Plant., 9 (2), 111-130.
- KERGUELEN (M.), 1970.- Composition botanique des prairies de l'Aubrac. L'Aubrac, tome 1. Géographie - Agronomie - Sociologie économique - Ed. CNRS, Paris, 199-206.
- LEPART (J.), ESCARRE (J.), 1983.- La succession végétale, mécanismes et modèles: analyse bibliographique. Bull. Ecol., 14 (3), 133-178.
- 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.
- MARQUÉSTAUT (J.), 1978.- Quelques données sur les peuplements de Pin sylvestre en Margeride. Annales de recherches sylvicoles, AFOCEL, 318-351.
- MORISITA (M.), 1954.- Estimation of population density by spacing method. Mem. Fac. Sc. Kyushu Univ., Série E, 1, 187-197.
- MORISITA (M.), 1957.- A new method for the estimation of density by spacing method applicable to a non-randomly distributed population. Seiro-Seitai, 7, 134-144.
- 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. A- Etude de la croissance en hauteur. Ann. Sci. Forest., 38 (2), 223-236.
- OTTORINI (J.M.), 1981.- Application des données de l'Inventaire Forestier National à l'étude de la production du Pin sylvestre en Margeride. B- Etude de la production totale en volume. Ann. Sci. Forest., 38 (4), 487-502.
- ROBINSON (R.K.), 1972.- The production by roots of Calluna vulgaris of a factor inhibitory to growth of some mycorrhizal fungi. J. Ecol., G.B., 60, n°1, 219-224.