

Dynamique des boisements spontanés dans la Chaîne des Puys ¹ : une approche par la modélisation

par Bernard PRÉVOSTO * et Patrick COQUILLARD **

Introduction

La surface boisée en France connaît une augmentation continue et l'on estime son accroissement en 150 ans à 5,5 millions d'hectares. Actuellement la progression annuelle est chiffrée à 40 000 hectares mais seulement 16% de cette surface sont liés à des reboisements artificiels (DERF, 1995). La plus grande part de l'extension forestière est en effet imputable à la progression spontanée de la forêt sur d'anciennes terres à usage agricole ou pastoral. Dans le Massif Central, et plus particulièrement dans le massif de la Chaîne des Puys, cette dynamique naturelle forte est le fait d'espèces pionnières comme le bouleau verruqueux et surtout le pin sylvestre. L'abandon de vastes surfaces peut être perçu comme un retour vers un " état naturel " des terres autrefois exploitées mais c'est surtout un sujet de préoccupation car l'absence de gestion s'accompagne de conséquences négatives, comme un risque de perte de la biodiversité biologique (disparition de

la faune ou de la flore des milieux ouverts) ou encore une dégradation de la qualité des paysages pouvant peser sur l'activité économique d'une région. Cependant, les peuplements issus de cette dynamique naturelle d'afforestation peuvent également constituer des ressources en bois susceptibles d'être exploitées et fournir un habitat pour la faune sauvage. Face à cette double problématique, les gestionnaires de l'espace sont demandeurs d'outils pour valoriser les peuplements spontanés déjà constitués, mais aussi pour prédire leur apparition, leur vitesse de constitution et leurs caractéristiques (densité, âge, hauteur...).

Notre travail s'inscrit dans ce cadre et nous avons cherché dans un premier temps à recenser les boisements spontanés existants, à les cartographier et à les décrire sur un plan dendrométrique et floristique. A partir de ce travail essentiellement descriptif, nous avons alors entamé une recherche concernant le développement de ces accrus pour trouver une réponse aux questions suivantes : comment les boisements spontanés de pin sylvestre se sont-ils mis en place et à quelle vitesse ? Quels ont été les facteurs essentiels de la colonisation qui peuvent expliquer les caractéristiques actuelles de ces boisements ? Peut-on envisager de prédire les dynamiques d'afforestation ? Ces questions multiples nous ont alors amenés à tenter de modéliser la dynamique de colonisation

des terres abandonnées, projet qui a été conduit en partenariat avec l'Université d'Auvergne, l'ISIMA (Institut Supérieur d'Informatique de Modélisation et des Applications) et le Cemagref.

1.- La Chaîne des Puys : un espace fortement dominé par une végétation forestière spontanée

La chaîne des Puys est un massif volcanique situé presque complètement à l'étage montagnard. Elle bénéficie d'un climat de type montagnard à influence océanique qui se caractérise par une pluviométrie abondante et régulièrement répartie, mais contrastée entre un versant Ouest plus humide et un versant Est asséché par un effet de foehn. La partie sud du massif est également plus xérique alors que la zone centrale, la plus élevée avec le Puy de Dôme culminant à 1465 m, est la plus arrosée. La Chaîne des Puys, constituée d'une centaine de volcans, présente des formations volcaniques diversifiées (scories basaltiques ou trachytiques, coulées de basalte) qui portent des sols dont la majorité sont

* Cemagref Clermont-Ferrand,
24 Avenue des Landais, B.P. 50085,
63172 Aubière cedex

** Université d'Auvergne, Laboratoire
Ecologie végétale et cellulaire,
Faculté de pharmacie, B.P.38, 63001
Clermont-Ferrand cedex

1 - Auvergne - Massif central

des sols intergrades entre les sols bruns et les andosols. La fertilité de ces sols est liée à la nature physique du substrat (sols superficiels sur le basalte en bloc, plus profonds sur les projections volcaniques), à la composition chimique des roches mères ainsi qu'au passé cultural des parcelles.

L'histoire agraire des dernières décennies est un élément clé pour comprendre le paysage et les formations végétales actuels. Le système traditionnel était fondé sur une utilisation extensive de l'espace par les troupeaux ovins qui pâturaient les landes des terrains sectionnaux, localisés généralement sur les zones planes éloignées des habitations et les pentes des puys (BAZIN *et al.*, 1983 ; MICHELIN 1992). Dans les années 50, ce système est abandonné au profit d'une agriculture spécialisée et intensive qui délaisse les vastes espaces autrefois parcourus par le troupeau. Une part importante de ces terrains est alors reboisée massivement en épicéa et le reste se couvre d'une végétation forestière spontanée. Les corylaies envahissent les édifices volcaniques et les cheires², le bouleau colonise des terrains dans la partie centrale du massif alors que le pin sylvestre envahit les anciens terrains de parcours de la partie sud. Cette dernière essence forme des peuplements spontanés nombreux mais fragmentés et de

superficie généralement restreinte. Les pinèdes actuelles sont monospécifiques et se sont mises en place en majorité il y a 30 à 50 ans, les stades pionniers sont en revanche peu nombreux en raison d'un fort ralentissement de l'abandon des terres ces dernières années.

2.- Les peuplements de pin sylvestre : une forte régularité et une composition floristique très liée aux antécédents

La caractérisation des peuplements spontanés de pin sylvestre et leur classification ont été effectuées en plusieurs étapes. La première étape a été la réalisation d'une cartographie de l'extension des principales pinèdes de la partie sud de la Chaîne des Puys à partir de différentes missions aériennes (1954, 1974, 1991). Cette cartographie a permis d'écarter les boisements artificiels pour ne conserver que les boisements d'origine spontanée. Cependant cette seule démarche n'a pas été d'une totale fiabilité, car comme il le sera indiqué plus loin, les boisements spontanés de pin se sont développés rapidement et massivement et il est parfois difficile

de différencier clairement sur les clichés aériens une dynamique naturelle forte d'un reboisement volontaire ; d'autant plus que la réalisation de semis de graines de pin a été pratiquée dans la région comme moyen d'installation de nouvelles pinèdes. Aussi une phase presque systématique de visite de terrain a été nécessaire pour confirmer ou non l'absence réelle de gestion des boisements identifiés comme spontanés.

Lors d'une seconde étape un échantillonnage de terrain a été conduit. Il a consisté à implanter une centaine de placettes de 400 m² sur lesquelles un relevé floristique et un inventaire dendrométrique exhaustifs ont été réalisés. Des mesures d'âge, de hauteur, de qualité des bois (note de la forme et de la branchaison sur quelques arbres par placette) ont complété les inventaires précédents. Les données floristiques ont ensuite fait l'objet d'analyses statistiques classiques (analyse factorielle des correspondances et classification ascendante hiérarchique) qui ont permis d'identifier des groupes de relevés. Ces groupes ont été caractérisés sur un plan dendrométrique, ce qui a conduit à une typologie des boisements spontanés de pin décrivant la composition floristique et forestière des peuplements. La présentation de cette typologie ainsi que la démarche ont été présentées plus complètement dans PRÉVOSTO *et al.* (1997) et PRÉVOSTO (1999), aussi nous ne rappellerons ici que les principaux résultats.

Les pinèdes naturelles de la Chaîne des Puys présentent une double caractéristique. Sur un plan floristique, elles ne s'identifient pas comme une formation à part entière. En effet, malgré un petit cortège d'espèces électives (*Orthilia secunda*, *Pyrola minor*, *Goodyera repens* par exemple), l'ensemble des espèces rencontrées peuvent se répartir entre des espèces relictuelles des milieux initialement ouverts, qui ont été colonisés par le pin, et les espèces sylvatiques témoignant d'une transition vers des milieux



Photo 1 : Versant en cours de colonisation par le pin sylvestre dans la Chaîne des Puys (Puy de Combegrasse)

Photo B.P.

2 - NDLR Cheires : coulées volcaniques qui présentent des inégalités (scories) - Le Petit Robert

nettement forestiers. Selon l'ancienneté de l'accru, son origine et les conditions stationnelles, l'une ou l'autre de ces compositions floristiques prédominent. Sur un plan sylvicole on peut constater que les accrus de pin de la Chaîne des Puys se présentent essentiellement sous la forme de peuplements aux dimensions modestes et fragmentés et qu'ils se caractérisent par une grande homogénéité de leur composition (le pin domine sans partage dans l'étage dominant) et une assez grande régularité des âges des arbres. Cette dernière observation permet de conclure à une installation rapide de la pinède dans la grande majorité des cas étudiés.

De manière schématique, les peuplements de pin se répartissent selon les trois catégories suivantes :

- Des pinèdes qui se sont installées, il y a 30 ou 40 ans, sur d'anciens terrains de parcours ou sur d'anciennes cultures reprises par le pastoralisme. Ces peuplements présentent une composition floristique proche de celles des landes (*Calluno-Ulicetea*) ou des pelouses (*Mesobromion*). Les peuplements sont denses, homogènes et la distribution des âges y est resserrée témoignant d'une colonisation rapide des milieux après leur abandon. La dynamique forestière y est encore faible mais en progression rapide surtout après les tempêtes de 1999 qui en ouvrant des trouées au sein des peuplements vont certainement accélérer l'installation des feuillus et du hêtre notamment.
- Des pinèdes installées sur les cheires volcaniques qui sont plus âgées et plus claires. Le fonds floristique dominant est celui de la hêtraie-chênaie mais la progression vers ce type de formation est lente : COQUILLARD *et al.* (1985) parlent de "pinèdes stabilisées". La raison essentielle réside dans les

conditions édaphiques qui sont limitantes : topographie chaotique liée à un fort enrochement de ce type de milieu caractérisé par des sols en mosaïque et généralement de faible épaisseur (rankers sur basalte).

- Des pinèdes matures sur des fonds de vallons ou des bas de pente et largement infiltrées par la hêtraie. C'est un type très fragmentaire dans la Chaîne des Puys et qui a été fortement touché par les tempêtes de 1999. On trouve ces pinèdes dans des zones planes sur d'anciennes cultures.

Les caractéristiques de ces trois types d'accrus sont résumés dans le Tableau I, nous avons également indiqué les principaux atouts et contraintes pour une gestion éventuelle de ces peuplements.

La typologie peut constituer un outil intéressant pour la gestion des accrus mais elle ne permet pas de répondre aux questions sur la dynamique. En effet, on se contente de décrire des peuplements correspondant à quelques stades seulement de la dynamique, certains stades tels que les phases d'installation et de colonisation ne se rencontrent plus dans la Chaîne des Puys. De plus, les conditions stationnelles sont variables, la connaissance des antécédents et des modalités de mise en place des peuplements sont souvent difficiles voire impossibles. Il est alors très délicat d'élaborer des trajectoires dynamiques précises et encore plus de quantifier le processus d'afforestation. Cependant, la modélisation de la dynamique peut permettre d'apporter certaines réponses quantitatives sur les conditions de déroulement de la colonisation forestière et la constitution de l'accru.

Types	Milieu	Espèces fréquentes	Peuplement	Atouts et contraintes des peuplements et des milieux
Pinèdes rattachées à la composition floristique des landes ou pelouses.	Zone plane. Sols bruns andiques peu à moyennement épais sur scories volcaniques.	<u>Anciennes landes :</u> Calluna vulgaris, Festuca tenuifolia, Carex pilulifera, Deschampsia flexuosa <u>Anciennes pelouses :</u> Hieracium pilosella, Ranunculus bulbosus, Cerastium arvense, Helianthemum num., Prunella vulgaris.	Peuplements de 30 à 40 ans, denses avec un sous-étage faiblement développé. Aspect de " lande ou de pelouse boisée ".	Stade peu avancé de la dynamique mais introduction possible du hêtre. L'épicéa peut être fortement présent dans quelques cas et représenter un stade de " blocage ".
Pinèdes rattachées à la composition floristique des hêtraies-chênaies.	Zone chaotique des cheires volcaniques. Sols superficiels sur basalte compact.	Stachys officinalis Lathyrus montanus Teucrium scorodonia Oxalis acetosella Brachypodium pinnatum	Pinède généralement vieille et hétérogénéité assez forte des âges. Sous-étage développé (noisetier) présence du chêne rouvre et du hêtre.	Milieu en mosaïque à faible potentialité. La dynamique est très lente.
Pinèdes rattachées à la composition floristique des hêtraies eutrophes.	Fonds de vallon Sol brun andique épais sur scories basaltiques.	Paris quadrifolia Daphne mezereum Actaea spicata Polygonatum multiflorum Maianthemum bifolium	Pinèdes matures, densité faible, sous-étage abondant et forte présence du hêtre	Stade avancé de la dynamique forestière mais milieu très fragmentaire.

Tab. I : Principales caractéristiques des boisements spontanés de pin.

3.- La modélisation : un outil pour mieux comprendre la dynamique de colonisation

L'objectif est de modéliser une population d'arbres en expansion dans l'espace et au cours du temps en appréhendant l'évolution de ses principales caractéristiques dendrométriques (surface terrière, circonférence et hauteur moyennes, densité), la progression spatiale du couvert forestier ainsi que la vitesse de constitution du peuplement. Nous cherchons ainsi plus spécifiquement à comprendre les conditions qui ont prévalu dans la Chaîne des Puys pour permettre, en quelques décennies seulement, la constitution de peuplements spontanés de pin sylvestre presque réguliers aux dépens des anciens terrains de parcours.

La modélisation a été conduite pour simuler la colonisation de petites surfaces (un hectare ou moins), que l'on considère homogènes sur un plan stationnel, couvertes par une végétation offrant une résistance uniforme à la colonisation par le pin (par exemple une lande à callune), ne subissant



Photo 2 : Boisement spontané de pin sylvestre issu de la colonisation d'anciennes pelouses. Les caractéristiques du peuplement sont les suivantes : âge moyen 35 ans, densité 1600 tiges/ha, hauteur moyenne 16 m, surface terrière 50 m²/ha
Photo B.P.

aucune perturbation et aucune influence externe. Afin de répondre aux objectifs de la modélisation, il s'agissait de choisir une échelle de travail adaptée, le niveau de la population étant trop général et ne permettant pas de prendre en compte de manière satisfaisante les différents processus biologiques concourant à la dynamique ligneuse, le niveau de détail retenu est celui de l'arbre (on parle aussi de modèle individu-centré).

3.1.- L'élaboration du modèle

Le modèle est constitué de différents sous-modèles que nous présentons succinctement.

Le modèle de croissance.

Des modèles de croissance en circonférence, hauteur et largeur du houppier ont été élaborés à partir d'un échantillon d'arbres répartis entre arbres dominants, codominants, dominés et isolés sur lesquels des carottages et des mesures de cernes ont été effectués ainsi que les mesures de leurs dimensions (PRÉVOSTO *et al.*, 2000).

Le statut compétitif a été quantifié au moyen d'un indice de compétition basé sur les caractéristiques géométriques de l'arbre étudié et des arbres voisins (PUKKALA et KOLSTRÖM, 1987 ; TOMÉ et BURKHART, 1989). L'indice de compétition retenu est calculé comme la somme des couvertures angulaires verticales (Cf. Fig.1). Il faut souligner que ce type d'indice ne prend pas explicitement en compte des processus fonctionnels (compétition pour la lumière ou l'eau par exemple). Ces indices empiriques sont cependant classiquement utilisés en foresterie bien qu'aucun ne soit imposé comme étant universellement le meilleur.

Dans le modèle l'indice de compétition est calculé, chaque année et pour chaque arbre. La croissance de chaque arbre, qui est dépendante de cet indice et de l'âge, est alors déterminée et les dimensions (hauteur, circonférence du tronc et rayon du houppier) calculées.

Le modèle de recrutement

Le modèle de recrutement se fonde sur l'hypothèse de distribution gaussienne des graines et donc des semis autour de l'arbre semencier : la quantité de graines est maximale à l'aplomb du houppier et décroît ensuite fortement avec la distance. Les paramètres de la courbe ont été calculés à partir des données de GUITTET et LABERCHE (1974). Dans le modèle on a considéré deux options : soit une production de graines à un âge fixe (20 ans), soit une production qui augmente régulièrement avec l'âge de l'arbre. La première option introduit un point singulier dans le modèle qui se répète tous les 20 ans quand les arbres se reproduisent alors que la deuxième option " lisse " ce phénomène.

Un pin sylvestre mature peut produire chaque année plusieurs dizaines de milliers de graines mais en raison d'une très forte mortalité (prédation, mortalité liée à la germination puis à la compétition) seuls quelques semis survivent encore à l'âge de 5 ans (GUITTET et LABERCHE, 1974). Aussi dans la modélisation a-t-on considéré pour un arbre la dissémination de graines " efficaces ", c'est-à-dire susceptibles de donner un jeune pin viable. La modélisation du processus de recrutement d'un pin se fonde sur la répétition de l'expérience suivante : une "graine efficace" est disséminée sur une zone de dispersion préalablement calculée et qui dépend de la hauteur de l'arbre. Une probabilité est alors calculée à l'aide de la gaussienne, elle est comparée à un nombre aléatoire tiré entre 0 et 1, si la probabilité

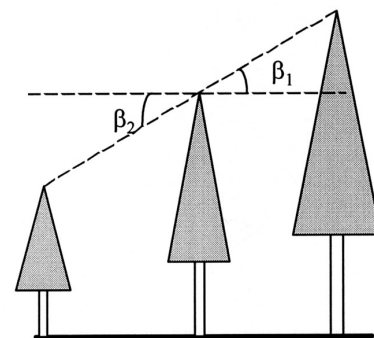


Fig. 1 : Construction d'un indice de compétition géométrique. La valeur de l'indice de compétition d'un arbre est égale à la somme des angles β des arbres voisins compris dans un rayon fixe.

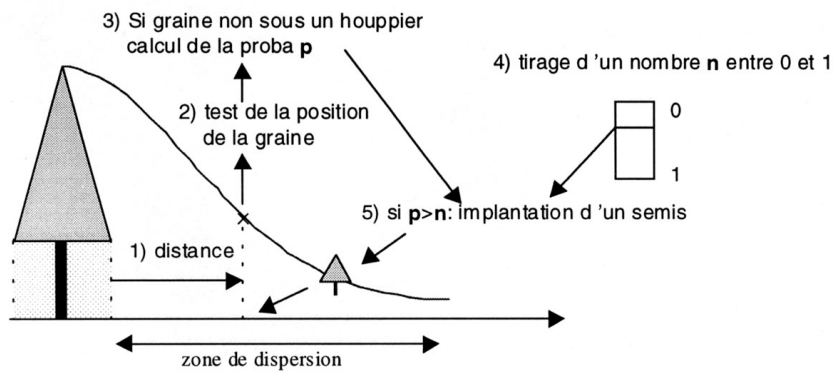


Fig. 2 : Représentation schématique de la modélisation du processus de dissémination et d'installation d'un jeune pin.

est supérieure à ce nombre et si la graine n'est pas située à l'aplomb d'un hêtre alors un semis est implanté (Cf. Fig. 2). Ainsi la répétition de 30 fois l'expérience précédente correspond, en moyenne, à la production de 0,7 semis par pin et par an, soit à peu près le taux de colonisation par le pin sylvestre d'une lande à callune (COQUILLARD, 1993).

Enfin, nous avons pris en compte une dissémination sur une plus grande distance mais très occasionnelle en permettant à un très faible nombre de semis de s'installer à une distance plus éloignée du semencier.

Le modèle de mortalité

La mortalité est sans doute un des points les plus délicats à prendre en compte. C'est en effet un événement rare qui nécessite de très vastes jeux de données pour être correctement appréhendé, c'est également le résultat d'interactions complexes entre les caractéristiques individuelles de l'arbre et celles de son voisinage, de son âge, de son statut génétique, des facteurs environnementaux.

La mortalité a été modélisée en calculant une probabilité de mortalité qui

tient compte de l'âge de l'arbre (les arbres trop âgés sont progressivement éliminés) et de la compétition via l'indice de compétition (les arbres les plus concurrencés sont les plus susceptibles de mourir). La réalisation de l'événement éliminant l'arbre est, comme précédemment, le résultat de la comparaison entre cette probabilité et un nombre aléatoire compris entre 0 et 1.

Faute de données suffisantes, la mortalité a été ajustée empiriquement pour donner des densités de peuplements réalistes mais il s'agit bien entendu d'un point qui méritera d'être étudié plus complètement.

Les trois modèles sont intégrés dans un modèle global qui permet de simuler la dynamique de colonisation sur une petite parcelle. Les variables d'entrée principales sont le nombre initial d'arbres, leur âge (ce qui permet de calculer leur taille initiale), la résistance du milieu (on indique le nombre de répétitions de l'expérience de recrutement : un nombre faible correspond à un milieu résistant, un nombre élevé à un milieu qui se colonise facilement) et la durée de la simulation (en années). Il est possible de fournir en début de

simulation un fichier indiquant la position initiale des arbres et leur âge. Le simulateur fournit en sortie de simulation des images de la colonisation en deux ou trois dimensions (Cf. Fig. 3) et des fichiers de statistiques (nombre d'arbres, circonférence et hauteur moyennes, surface terrière par année....).

3.2.- Fonctionnement du modèle

Nous avons cherché, à l'aide du modèle, à comprendre dans quelles conditions de colonisation il était possible d'obtenir des peuplements dont la distribution des âges soit resserrée comme on l'observe classiquement dans la Chaîne des Puys. Pour ce faire nous avons procédé à des simulations à partir d'une placette mesurée sur le terrain de dimensions 60 m par 80 m. La placette porte 5 semenciers initiaux qu'il a été possible d'identifier précisément à l'aide de photos aériennes agrandies et en sondant ces arbres pour connaître leur âge. La position de ces arbres sur la placette a été mesurée. Cette placette abandonnée il y a 36 ans est maintenant colonisée aux trois quarts seulement car une clairière subsiste dans le coin inférieur droit. Les arbres ont été mesurés, les caractéristiques dendrométriques de la placette sont les suivantes : densité 930 tiges/ha ; hauteur moyenne 9,8 m ; circonférence moyenne 52 cm à 1m30 et surface terrière de 24 m²/ha. De plus, environ un quart des arbres a été sondé afin d'établir la répartition des effectifs par classes d'âge.

Nous avons effectué deux simulations sur une durée de 36 ans en initialisant le simulateur avec les 5

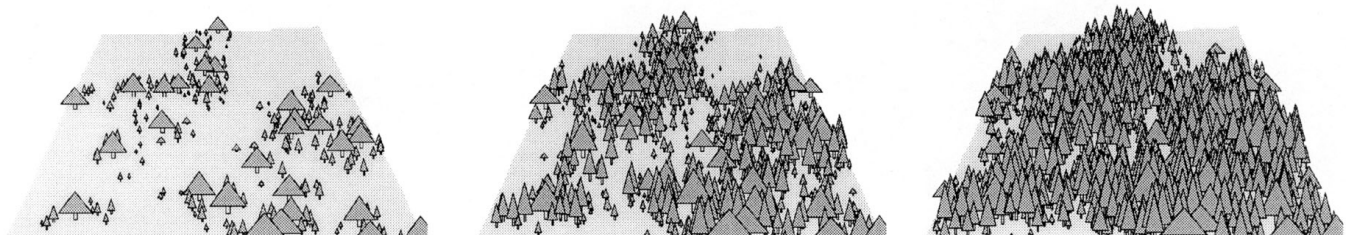


Fig. 3 : Images 3D de la colonisation d'une lande de 1 ha à partir de 30 semenciers pour un milieu résistant (30 graines/an/arbre) et pour les temps de simulations 10, 30 et 50 ans.

semenciers de la placette rigoureusement positionnés. La première correspond à un milieu résistant dont la résistance est uniforme et élevée au cours des 36 années (le nombre de graines " efficaces " par an est de 30). La seconde correspond à une simulation pour laquelle le milieu offre une résistance très faible les 5 premières années (250 graines/an) suivant l'abandon puis une résistance forte les autres années (15 graines/an).

La première simulation fournit au bout de 36 années un nombre d'arbres approchant celui de la placette actuelle. Cependant la distribution des effectifs par classe d'âge donnée par la simulation montre une représentation forte des classes d'âge les plus jeunes (classes 0-10 ans et 10-20 ans) alors que les arbres de la placette sont majoritairement présents dans la classe d'âge 20-30 ans (Cf. Fig. 4.). Ce sureffectif dans les classes d'âge jeunes entraîne une surface terrière et une circonférence moyenne très faibles (6 m²/ha et 25 cm respectivement) par rapport aux valeurs observées sur la

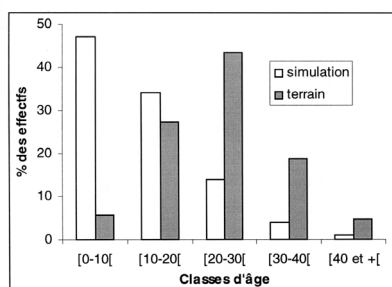


Fig. 4 : Distribution des effectifs en pourcentage selon les classes d'âge, comparaison entre la placette de terrain et la première simulation (milieu résistant de façon constante).

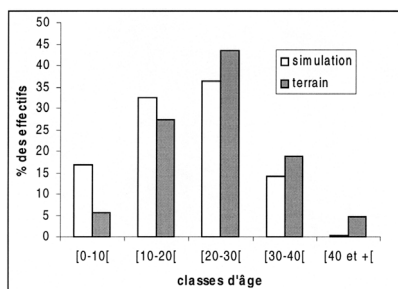


Fig. 5 : Distribution des effectifs en pourcentage selon les classes d'âge, comparaison entre la placette de terrain et la deuxième simulation (milieu très peu résistant les 5 premières années).

placette. Ces résultats nous permettent de conclure que la colonisation n'a vraisemblablement pas pu s'effectuer à partir d'un milieu résistant de manière constante dans le temps. Dans ce dernier cas en effet, on aurait un peuplement très fortement irrégulier avec les classes d'âge jeunes les plus abondantes contrairement au peuplement actuel régularisé dans une classe d'âge intermédiaire.

Les résultats de la seconde simulation sont exposés Fig. 5. Il est possible de constater que la distribution des effectifs dans les classes d'âge est voisine de celle de la placette : on observe en effet un effectif maximum entre 20 et 30 ans dans les deux cas. Cependant, il faut souligner que certaines caractéristiques dendrométriques ne sont pas simulées de manière satisfaisante. Le nombre d'arbres final est en effet beaucoup trop élevé dans la dernière simulation (environ 3 fois plus d'arbres que dans le peuplement actuel).

Nous avons alors cherché à savoir si la colonisation de l'espace par les 5 semenciers était correctement simulée en comparant l'image de la projection des houppiers de la deuxième simulation à 36 ans et la structure du couvert forestier actuel (Cf. Fig. 6). On observe une étroite similitude entre les deux images, la simulation génère correctement la mise en place d'une clairière dans la partie inférieure droite de la placette. Des simulations complémentaires permettent de vérifier que la position initiale des semenciers joue un rôle fondamental dans la progression et la structuration du couvert forestier dans l'espace.

Cette seconde simulation illustre qu'il est possible de modéliser de manière réaliste le processus de colonisation par une espèce. Cependant il apparaît clairement, en l'état actuel du simulateur, que l'ensemble des paramètres ne peuvent être simultanément correctement restitués. Ainsi, si la progression du couvert forestier et la répartition en fréquence dans les classes d'âge sont correctement simulés, ce n'est pas le cas pour le nombre d'arbres. Cela montre que certains processus biologiques, comme la dissémination, sont appréhendés de manière satisfaisante au regard de nos

objectifs de modélisation alors que pour d'autres le modèle n'est pas entièrement adapté comme c'est le cas pour la mortalité.

3.3.- Les enseignements sur la dynamique de colonisation dans la Chaîne des Puys

Au terme de ces deux simulations ainsi que d'autres non présentées dans cet article, il est possible de dégager certaines conclusions sur la dynamique des pinèdes dans la Chaîne des Puys. L'hypothèse d'une colonisation régulière après abandon, sur un milieu résistant de manière constante, conduit à des peuplements très irréguliers en âge, ce qui est en contradiction avec la régularité assez forte que l'on observe dans la plupart des peuplements naturels de pin. De tels peuplements, où une classe d'âge est dominante et les autres faiblement représentées, ne peuvent être simulés de façon adéquate qu'en admettant une nécessaire très faible résistance du milieu dans les premières années suivant l'abandon. Le scénario qui se dégage serait le suivant : après l'arrêt brutal du passage du troupeau, les formations végétales en place n'offrent qu'une résistance faible à l'installation du pin sylvestre qui colonise alors fortement l'espace à partir des semenciers existants. Au cours du temps, la résistance des zones non encore colonisées augmente, soit parce que la végétation initiale se restaure, soit parce qu'un autre type de végétation se substitue à la première. L'implantation du pin sylvestre est alors ralentie, voire stoppée dans certains cas. Le fait que la résistance d'un milieu ne soit pas une donnée statique et permanente n'est pas nouveau, cela a été démontré même pour des milieux réputés très homogènes et pérennes. Ainsi les callunaies, végétation largement représentée dans la Chaîne des Puys dans les formations initiales avant colonisation, peuvent connaître des phases de sénescence cycliques et être colonisées brutalement par une espèce pionnière (pin ou bouleau) déjà présente dans l'environnement (KHOON et GHIMINGHAM, 1984 ;



Photo 3 : Aspect d'un semencier initial ("loup") au sein de pinèdes spontanées
Photo B.P.

COQUILLARD, 1995). L'impact des perturbations sur la sensibilité à la colonisation a été également largement reconnu (LODGE, 1993). A ce titre, on peut mettre en avant dans la Chaîne des Puys l'arrêt brutal du pastoralisme et la pratique des écobuages comme facteurs clés ayant permis une colonisation rapide des terres abandonnées.

Conclusion

Il nous paraît utile de souligner au terme de cette étude que la démarche écologique descriptive, l'analyse fonctionnelle et la modélisation des processus biologiques, loin de s'exclure, sont des méthodes complémentaires pour comprendre la dynamique d'un système. La modélisation du processus de colonisation par le pin sylvestre des terres abandonnées nous a apporté une aide précieuse pour comprendre comment les peuplements se sont constitués dans le cas de la Chaîne des Puys. Rappelons en effet qu'une grande partie des premiers stades de la colonisation sont actuellement manquants, ce qui ne permet pas de retracer facilement les trajectoires évolutives par des méthodes classiques. Nous avons alors utilisé la modélisation pour reconstituer la dynamique dans son intégralité. Les résultats ont mis en lumière le poids de certains paramètres comme le nombre et la disposition initiale des semenciers. Si la colonisation des milieux s'est produite rapidement c'est d'abord le fait d'une forte connectivité des milieux ouverts par rapport aux zones forestières sources de semences. Dans la Chaîne des Puys, à l'inverse des Causses par exemple, la colonisation a concerné de petites surfaces localisées dans un paysage très com-

partimenté. La connaissance des semenciers à l'origine de l'accru, de leur nombre et de leur disposition sont des éléments déterminants dans la dynamique de colonisation. La forte pression séminale sur les parcelles abandonnées s'est conjuguée avec l'effondrement de la résistance du milieu après l'arrêt brutal du pastoralisme. Cette invasion rapide des formations végétales initiales concernant à la fois des végétations peu résistantes (pelouses par exemple) ainsi que d'autres réputées beaucoup plus résistantes comme des landes à callune. La forte colonisation de ce dernier type de milieu peut s'expliquer d'une part en recherchant les perturbations qui, en diminuant la résistance de la lande, ont permis au pin de s'installer ; d'autre part en tenant compte de la dynamique de fonctionnement de ces milieux (fonctionnement cyclique des callunaies). L'invasion ligneuse, qui a permis dans le cas de la Chaîne des Puys la constitution de peuplements très régularisés, serait donc le résultat de la coïncidence de plusieurs événements qui interviennent de façon épisodique dans le temps parmi lesquels la disponibilité en semences et la dynamique de la communauté végétale en place apparaissent comme des facteurs clés.

B.P.

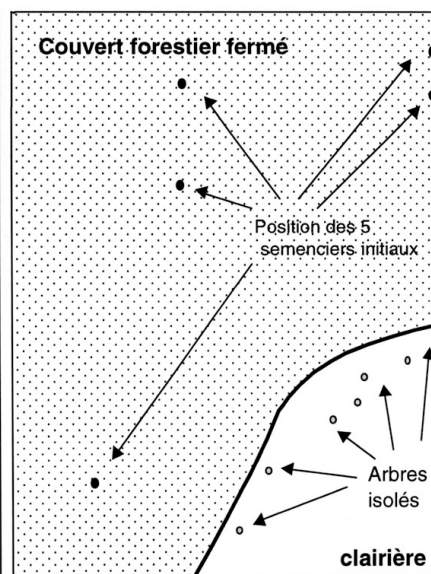
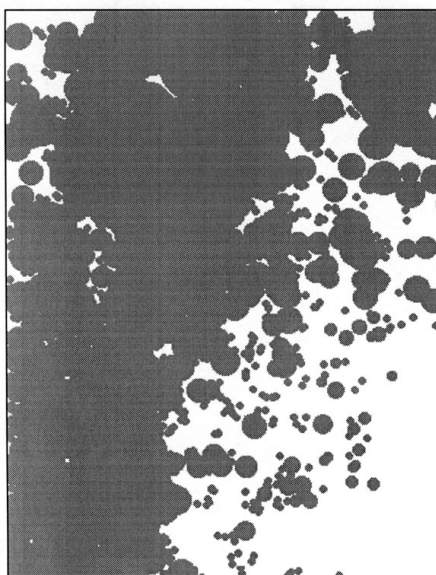


Fig. 6 : Projection des houppiers à 36 ans à partir de la deuxième simulation (à gauche) et schéma de la placette actuelle (à droite).

Références bibliographiques

- BAZIN G., LARRERE G.R., DE MONTARD F.X., LAFARGE M., LOISEAU P., 1983. Systèmes agraires et pratiques paysannes dans les Monts Dômes. INRA (Ed.), Paris, 318 p.
- COQUILLARD P., GUEUGNOT J., GUILLOT J., 1985. A propos de la dynamique des hêtraies de basses altitudes sur le rebord oriental du plateau de la Chaîne des Puys. Exemple du bassin versant du Lac d'Aydat. *Revue Sciences Naturelles d'Auvergne*, 51 : 9-23.
- COQUILLARD P., 1993. Dynamique des systèmes agro-pastoraux de l'étage montagnard du Massif du Sancy et de la Chaîne des Puys : variations biologiques et fonctionnelles ; exemple d'application au modèle à *Calluna vulgaris* (L.) HULL. Thèse Doctorat es Sciences, Univ. Aix-Marseille, 266 p.

- COQUILLARD P., 1995. Simulation of the cyclical process of heathlands. Induction of mosaics structures, evolution to irreversible states. *Ecological Modelling*, 80 : 97-111.
- 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. *Oecologia Plantarum*, IX (2) : 111-130.
- DERF, 1995. Direction de l'Espace Rural et de la Forêt. La gestion durable des forêts françaises. 67 p.
- KHOON G.W., GIMINGHAM C.H., 1984. Birch regeneration in heath vegetation. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 85 B : 73-84.
- LODGE D.M., 1993. Biological invasions: lessons from ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 8 : 133-136.
- MICHELIN Y., 1992. Le Plateau Occidental des Dômes : histoire d'un paysage. Contribution à la mise en évidence des interactions Homme-Milieu dans une moyenne montagne tempérée. Thèse de Géographie et Aménagement, Univ. de Clermont-Ferrand, 208 p.
- PRÉVOSTO B., CURT T., BOURHIS O. 1997. Typologie et dynamique des peuplements spontanés de *Pinus sylvestris* en moyenne montagne volcanique : la Chaîne des Puys (Massif Central Français). *Colloques phytosociologiques*, 27-29 octobre 1997, Bailleul, pp. 315-328.
- PRÉVOSTO B., 1999. La typologie des boisements spontanés : un outil pour la gestion. Application aux peuplements naturels de pin sylvestre dans une moyenne montagne volcanique d'Auvergne : la Chaîne des Puys. *Ingénieries EAT*, 1999, N° spécial, pp. 141-149.
- PRÉVOSTO B., CURT T., GUEUGNOT J., COQUILLARD P. 2000. Modeling mid-elevation Scots pine growth on a volcanic mountain. *Forest Ecology and Management* 231 : 223-237.
- PUKKALA T., KOLSTRÖM T., 1987. Competition indices and the prediction of radial growth in Scots pine. *Silva Fennica*, 21 : 55-67.
- TOMÉ M., BURKHART H.E., 1989. Distance-Dependent Competition Measures for Predicting Growth of Individual Trees. *Forest Science*, 35 : 816-831.

Résumé

La Chaîne des Puys, massif volcanique du Massif Central, se caractérise par une forte présence de boisements spontanés, notamment de pin sylvestre, qui se sont mis en place à la suite de la déprise agricole et pastorale de ces dernières décennies. Nous avons étudié ces boisements sur un plan floristique et sylvicole pour en proposer une typologie. Afin de comprendre les conditions qui ont pu permettre la constitution de ces boisements, caractérisés en particulier par une distribution des âges resserrée, nous avons entrepris la modélisation de la colonisation forestière. Le modèle conçu est un modèle individu-centré et prend en compte les processus de croissance, de compétition, de mortalité et de recrutement. L'analyse de simulations à partir d'un cas réel permet de dégager des enseignements sur la dynamique d'afforestation. Le nombre et la disposition des semenciers ainsi que la résistance du milieu au cours du temps sont des facteurs qui semblent essentiels pour expliquer la mise en place rapide des boisements spontanés de pin dans la Chaîne des Puys.

Summary

Dynamics of natural Scots pine stands after field abandonment : a modelling approach

The Chaîne des Puys, a series of volcanic mountains in the French Massif Central, is characterised by widespread natural stands, especially of Scots pine established over recent decades on former agricultural and pastoral lands. Scots pine stands were studied on the basis of floristic and dendrometric surveys and a classification of these stands has been proposed. In order to understand the initial conditions that lead to the establishment of stands characterised by a narrow range of ages, a model of the colonisation process was designed. An individual-based model was set up taking into account growth, competition, mortality and recruitment processes. Simulations were achieved using data from a measured stand and their analysis provided some conclusions from natural stand establishment. Parameters such as the number of parent trees and their spatial distribution as well as the susceptibility of the resident vegetation to colonisation could explain the fast establishment of natural Scots pine stands after field abandonment.

Resumen

Dinámica de las formaciones naturales del pino sylvestre en la Sierra des Puys : estudio mediante la modelización.

La Sierra des Puys, cordillera volcánica del Macizo Central francés, se caracteriza por una fuerte regeneración natural espontánea, mayoritariamente de pino silvestre, que se establece en antiguos pastos y cultivos abandonados en el transcurso de las últimas décadas. Estas masas han sido estudiadas desde un punto de vista florístico i dendrométrico para establecer en ellas una clasificación tipológica. Para entender los factores que han permitido la constitución de estas formaciones, caracterizadas por una estrecha distribución de edades, se ha propuesto un modelo de colonización forestal. El modelo, centrado en el individuo, toma en cuenta los procesos de crecimiento, competencia, mortalidad y reclutamiento. El análisis de simulaciones en las que se utilizan datos procedentes de masas reales, permite progresar en el conocimiento de los procesos de instalación de estas formaciones. El número y la disposición de los árboles padre, así como la resistencia del medio a la colonización son factores que parecen esenciales para la comprensión del rápido establecimiento de formaciones naturales de pino silvestre sobre los terrenos abandonados (de la Sierra des Puys).