

Dynamique de la végétation Connaissances et processus

par Gilles BONIN

Quels sont les principaux outils scientifiques qui permettent d'évaluer la dynamique des écosystèmes ?

Dans cet article Gilles Bonin nous rappelle les principales approches de la dynamique de succession de la végétation à travers des exemples concrets pris sur le territoire méditerranéen.

La couverture végétale n'est jamais figée. Elle évolue et se transforme en permanence quel que soit son environnement, la latitude et l'altitude. Nombre de personnes ont conscience de cette situation générale sans connaître pour autant les fils conducteurs de cette dynamique. Dans le langage commun la dynamique de la végétation concerne avant tout la dynamique des paysages et non la transformation (succession) de groupements herbacés en formations arbustives puis forestières. On ne peut donc pas évoquer les questions de « naturalité » sans aborder les différents aspects de cette dynamique de la végétation qui aboutit à des forêts dans la plupart des cas. Dans un contexte bioclimatique changeant, cette dynamique revêt une importance toute particulière en région méditerranéenne, région qui offre une grande diversité bioclimatique, donc des schémas dynamiques tout aussi diversifiés. La description initiale du phénomène est due à CLEMENTS, en 1916, chercheur américain qui avait observé les groupements végétaux de régions peu impactées sur le continent nord-américain et qui avait reconstitué dans le temps l'enchaînement de groupements observés dans l'espace. La succession dynamique est donc la transformation progressive d'un couvert végétal pour aboutir à un stade stabilisé (en général forestier) d'organisation complexe appelé climax. Paradoxalement d'ailleurs, ce type de groupement de fin de succession avait déjà été identifié par COWLES (1899) avant les propositions de CLEMENTS.

Introduction

Photos 1 et 2 :

Illustration de la dynamique d'une steppe à Alfa devenant une brousse à *Olea*, lenticque et alfa.

Dans un milieu protégé et clôturé pour des raisons militaires en Tunisie, on observe une évolution de la steppe alfatière vers une formation arbustive et forestière basse dans des conditions climatiques pourtant difficiles.

De nombreux auteurs se sont penchés sur ce mécanisme naturel (Cf. LEPORT et ESCARRÉ 1983). Les articles sur le sujet sont très nombreux et variés (des descriptions aux modélisations...).

Notre objectif n'est pas de reprendre une analyse de ces nombreux travaux mais, simplement, de préciser les caractéristiques de cette dynamique en s'appuyant sur quelques exemples provençaux. L'approche diachronique permet de suivre l'évolution du couvert végétal en un lieu donné. On peut reconstituer l'enchaînement des groupements végé-

taux dans le temps. C'est la méthode la plus sûre mais difficile à réaliser sur une longue période. On est donc obligé de faire appel à des témoignages du passé (Cf. Photos 1 et 2). Autre restriction, cette approche est très localisée. L'autre méthode (spatio-temporelle) consiste à reconstituer dans le temps la dynamique du couvert végétal à partir d'observations faites dans l'espace (approche synchronique). Elle utilise l'échantillonnage systématique réalisé initialement dans un but d'identification et de hiérarchisation des groupements végétaux qui est pratiqué par la « phytosociologie » propre aux pays du Sud et de l'Est européen et en grande partie d'Afrique et d'Amérique du Sud. C'est dans les années 1950 que l'approche dynamique est apparue en s'appuyant essentiellement sur les groupements décrits par la phytosociologie pour ce qui concerne la région méditerranéenne continentale. C'est pourquoi nous partirons de cette base pour aborder les quelques exemples présentés ici. Ces exemples ont été choisis parce qu'ils sont parmi les plus caractéristiques du Sud-Est français.



Approches descriptives des successions dynamiques Séries de végétation et séquences de végétation

Les séries de végétation définies par GAUSSEN (1963) sont toutes identifiées par un groupement de fin de succession, stable (climax) qui donne son nom à la série et par des groupements qui conduisent à ce climax par évolution progressive, et par ceux qui en dérivent par dégradations successives. Les séquences de végétation se focalisent davantage sur l'enchaînement des groupements qui se succèdent dans le temps sur une partie de la succession et moins sur le stade ultime (ou supposé tel) qui donne son nom à la série. Ceci étant, les deux approches sont très semblables. Dans une revue de 1966 (documents pour la carte de la Végétation des Alpes), P. OZENDA présente la description des séries de végétation des Alpes du Sud. Cette synthèse reprend l'ensemble des travaux de ses collaborateurs et de lui-même au cours des années précédentes, apportant ainsi un panorama des successions dynamiques des Alpes du sud et de la côte médi-

Etage bioclimatique	Type de sol		
	Calcicole xérophile	Mésophile	Silicicole ou hygrophile
Alpin	Série de l'Alpin calcicole		Série de l'Alpin silicicole
Subalpin	Série préalpine du pin à crochets	Série préligure du pin à crochets Série du mélèze	Série subalpine de l'épicéa
Montagnard	Série sup. pin sylvestre	Série mésophile du pin sylvestre Série de la hêtraie	Série de l'épicéa Série de la hêtraie-sapinière
Supraméditerranéen collinéen	Série supraméditerranéenne du chêne pubescent	Série du chêne sessile	Série acidophile du chêne pubescent
Méditerranéen supérieur	Série du genévrier de Phénicie	Série méditerranéenne du chêne pubescent	Série de l' <i>Ostrya</i>
Méditerranéen inférieur	Série du pin d'Alep	Série du caroubier	Série du chêne-liège

Tab. I :
Disposition schématique simplifiée des séries de végétation des Alpes Sud-Occidentales en fonction de leur écologie.
Selon OZENDA 1966.

terranéenne en prolongement des massifs alpins. Il convient de souligner que l'auteur situe les séries de végétation au sein des étages de végétation liés aux conditions climatiques. Il ne s'appuie que partiellement sur les descriptions de groupements végétaux faites par les phytosociologues. Bien sûr, il retient l'identification des unités phytosociologiques déjà décrites par d'autres chercheurs pour établir les stades de la succession, mais ceci dans un esprit dynamique et non pas dans un esprit de classification et de hiérarchisation des groupements.

Quelques exemples du Sud-Est méditerranéen français

Le tableau I donne une vue générale simplifiée des séries, de l'étage méditerranéen inférieur à l'étage alpin. Etages et séries s'articulent donc harmonieusement et montrent la dynamique en relation avec la bioclimatologie et le type de sol. Ainsi, pour les étages supraméditerranéen et méditerranéen, OZENDA avait identifié plusieurs séries concernant le chêne pubescent. Ces diverses successions portent le même nom, mais concernent deux étages différents parce qu'elles sont influencées par des conditions bioclimatiques différentes. L'élément déterminant, dans ce cas, est le changement d'étage de végétation. C'est la raison qui nous amène à nous arrêter sur ces successions comme premier exemple. Dans le

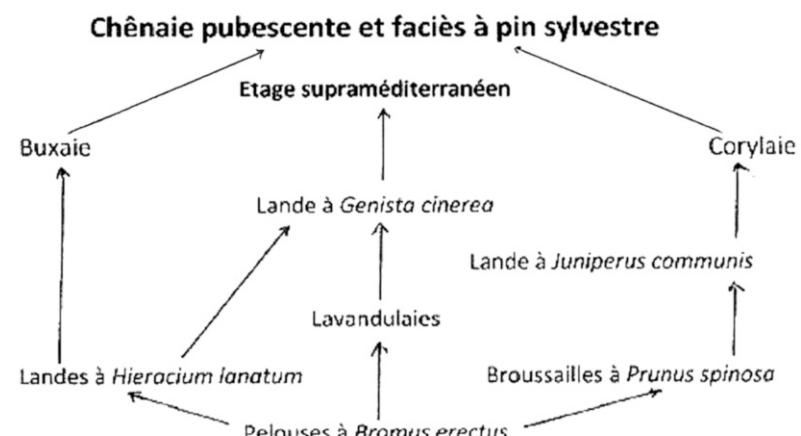
contexte méditerranéen, nous sommes tous familiarisés avec les chênaies de chênes pubescents (*Quercus pubescens*), un peu moins avec les groupements végétaux qui les précèdent dans la succession dynamique.

La figure 1 montre la **succession (ou série) du chêne pubescent de l'étage supraméditerranéen** telle qu'elle est décrite par OZENDA.

Cette présentation simplifiée montre trois enchaînements parallèles aboutissant à la chênaie à *Q. pubescens* supraméditerranéenne.

La série supraméditerranéenne du chêne pubescent est, de loin, la succession la plus importante des Alpes du Sud. Le stade cli-

Fig. 1 :
Succession (ou série) du chêne pubescent de l'étage supraméditerranéen (OZENDA).



Lathyro-Quercetum pubescens

Etage Méditerranéen

Avec *Q.pubescens*, *Lathyrus latifolius* et *Campanula medium* infiltré de *Q.ilex* et de *Pinus halepensis*.

Groupements arbustifs :

Sur Silice sur Calcaire

Erico-Genistetum pilosae suffruticosi

Avec Cistus monspeliensis *Aphyllantio-Genistetum hispanicae*

Cistus salviaefolius, Pin mesogeen

Sur tous substrats:

Juniperaines à *Juniperus oxycedrus*

Rubio-Coriarietum myrtifoliae

Spartio-Clematidetum vitalbae

Groupements herbacés:

Potentillo-Geranietum lanuginosae

Diantho-Brachypodietum pinnate

Brachypodietum phoenicoidis

Fig. 2:

Série de la chênaie pubescente méditerranéenne (Loisel, 1976).

macique est une chênaie médiocre souvent infiltrée de pin sylvestre. La répartition des deux essences est variable, mais on peut estimer que le pin s'épanouit davantage quand le milieu est moins thermophile. Les stades de fruticées ou arbustifs sont dominés par le buis, le genêt cendré et la lavande qui identifient une étape bien marquée de la succession. Les pelouses précédant les forma-

tions arbustives sont caractérisées par *Brachypodium pinnatum*, par *Bromus erectus*, par *Festuca glauca* et *Festuca valle-siana*.

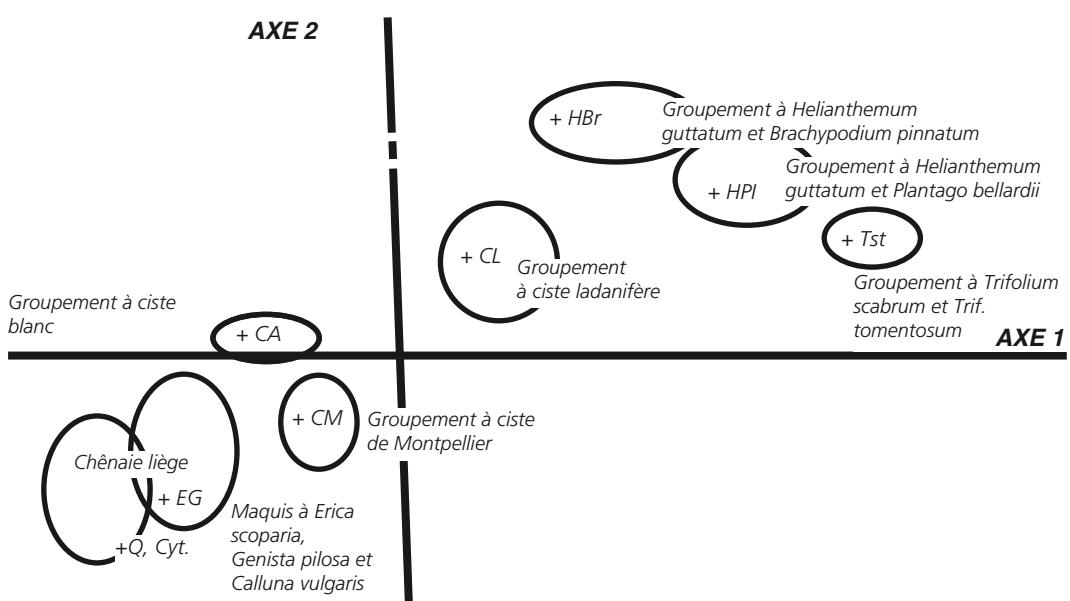
La série de la chênaie pubescente méditerranéenne est présentée ici en s'appuyant sur le travail de R. LOISEL (1976) dans une interprétation purement phytosociologique. Dans la figure 2, on constate que tous les groupements végétaux de la succession portent des noms de la nomenclature phytosociologique.

Le groupement forestier du *Lathyrо-Quercetum pubescens* est constitué de chênes pubescents souvent mélangés à des chênes verts et souvent enrésinés de pins d'Alep. Les groupements arbustifs sont différents sur calcaire (avec *Genista hispanica*, *Lavandula latifolia aphyllante*...), sur dolomie et sur silice (avec *Cistus monspeliensis* et *salviaefolius*). La série méditerranéenne du chêne pubescent est donc très différente de celle de l'étage supraméditerranéen.

La série du chêne-liège est mise en évidence ici en utilisant une méthode de statistique multidimensionnelle, l'analyse factorielle des correspondances (Cf. Fig. 3). Les relevés floristiques sur le terrain ont été réalisés selon la procédure classique de la phytosociologie, mais toute l'interprétation est basée sur des calculs statistiques. Le plan principal de cette analyse factorielle des correspondances montre de manière indiscutable les différentes étapes de la succession aboutissant à la chênaie-liège.

Fig. 3 : Représentation schématique de la dynamique successionnelle de la chênaie-liège dans les Maures.

Groupements arbustifs :
CL, cistaises
à ciste ladanifère,
CA, à ciste blanc,
CM, à ciste de
Montpellier,
EG, maquis à bruyère
et à *Genista pilosa*
O.Cyt. chênaie-liège.



L'analyse factorielle discrimine sans ambiguïté les groupements végétaux qui se succèdent dans une dynamique progressive. Les groupements arbustifs sont bien distincts : cistaies à ciste ladanifère (CL), à ciste blanc (CA), à ciste de Montpellier (CM), puis maquis à bruyère et à *Genista pilosa* (EG) qui se distingue de la chênaie-liège (Q.Cyt) apparaissant comme une entité particulière constituant un aboutissement secondaire de la succession ou un stade « bloqué ». Cette succession met aussi en évidence les stratégies des différents cistes. Par exemple le ciste blanc possède un pouvoir de compétition efficace sur le ciste ladanifère (émission de métabolites secondaires) mais aussi un pouvoir d'auto-régulation de ses propres populations.

Le versant nord du massif de la Sainte Baume (Cf. Fig. 4) est bien connu pour sa chênaie et sa hêtraie (MOLINIER R. 1934, MOLINIER Roger *et al* 1952) à propos de laquelle ont été développées de nombreuses hypothèses quant à son origine et à son maintien. L'objectif de la démarche présentée ici, est d'étudier plus en détail le rôle et la dynamique des principales essences forestières en réalisant un échantillonnage spécifique fait essentiellement au sein des groupements arbustifs, présylvatiques et sylvatiques. La prise en compte des principales essences forestières présentes sous forme de plantules (g), de jeunes arbres (a) et d'arbres adultes (A) permet de suivre la dynamique à partir du positionnement des trois états de chaque essence. Ceci permet de repérer les groupements où s'installent les plantules et de prévoir le devenir de ceux-ci et leur développement. Nous ne reprendrons pas les détails des enchaînements des stades de la succession aboutissant aux formations arborescentes. Celles-ci relèvent de la dynamique du chêne pubescent (dynamique méditerranéenne et dynamique supraméditerranéenne).

Trois niveaux peuvent être distingués dans cette analyse : CP5, CP6, CP8 et CP10 représentent les stades présylvatiques et sylvatiques de la dynamique de la chênaie pubescente. CP6 correspond à une forêt très ouverte infiltrée de plantules de pin sylvestre et de *Sorbus torminalis*. CP8 est un stade sylvatique plus fermé avec de nombreux jeunes plants ou arbustes de chênes pubescents ce qui annonce une évolution vers une chênaie plus mature de l'étage méditerranéen, comme CP10 qui constitue une chênaie à buis évoluée.

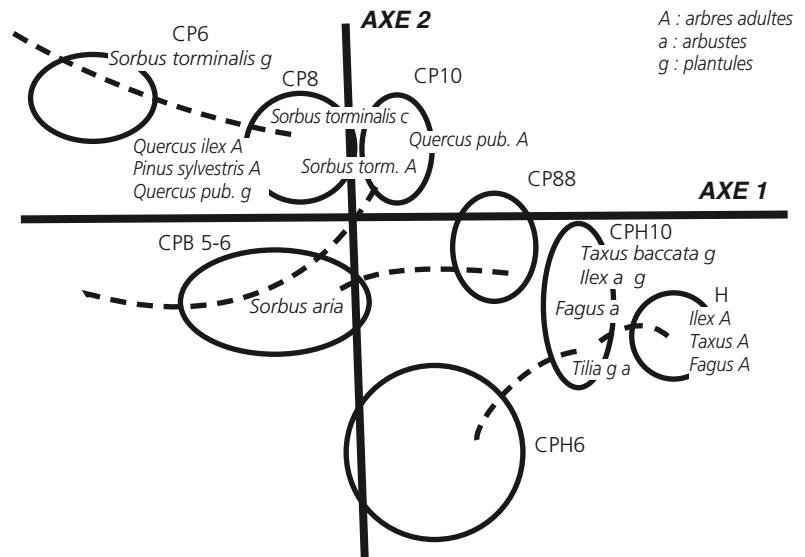


Fig. 4 :
Représentation schématique des deux successions du versant nord de la Sainte Baume.

Photo 3 :
Vue du versant nord de la Sainte Baume : stade présylvatique dynamisant une zone dégradée.
Photo DA





Photo 4 :
Sondage à la main dans la tourbière du Lago Sirino en Basilicate (Italie du Sud) en 1975.

lum sous forme arborescente. H serait peut-être l'aboutissement de l'évolution de CPH10 qui abrite les germinations de *Taxus*, les germinations et arbustes *d'Ilex*, des arbustes et germinations de *Tilia* et des arbustes de *Fagus*. Donc la présence de germinations et d'arbustes d'espèces de la hêtraie dans les groupements extérieurs (CPB et CPH) à la hêtraie est indicative d'une évolution de ces chênaies mixtes mésophiles vers une hêtraie « supraméditerranéenne » qui ne paraît pas en danger d'extinction.

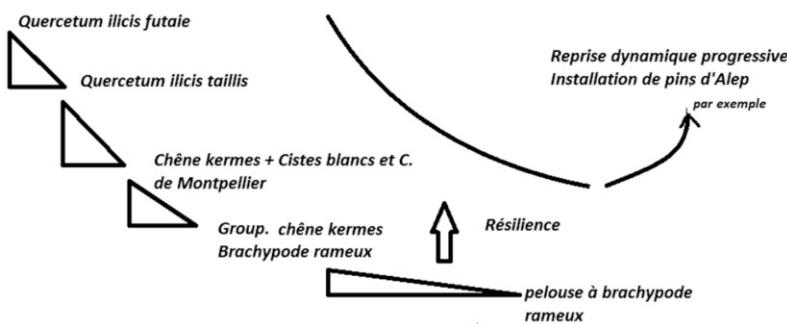
Terme de la succession progressive et réflexion sur la notion de climax

Le climax est le terme ultime de la succession progressive. Il représente un stade forestier fermé, stable. C'est donc un état

d'équilibre entre le groupement forestier issu de la succession et le milieu qui l'entoure. Dans beaucoup de cas, on a considéré comme climax un groupement forestier qui n'était pas la forêt « définitive ». Sans perturbations, la forêt issue de la succession n'est pas la « vieille » forêt que l'on pourrait imaginer avec sa dynamique interne et sa lente maturation. Les séries supraméditerranéenne et méditerranéenne du chêne pubescent peuvent servir d'exemple. Ces forêts sont bien différenciées par leur cortège floristique comme le sont les stades dynamiques aboutissant à ces séries. Une longue maturation de ces forêts n'atténuerait-elle pas ces différences ? Les débats ne sont pas clos sur ce sujet. On peut renvoyer aux travaux de WHITTAKER (1974) et à d'autres plus récents entre autres.

Le cas des pinèdes de pin d'Alep illustrent bien cette situation. Au nord de la Méditerranée, ces formations expansionnistes (BARBERO et QUÉZEL 1989) ne constituent qu'un stade forestier de colonisation dans la plupart des cas (Cf. Photo 7). Exceptionnellement, sur les zones littorales elles peuvent être considérées comme un climax, comme elles le sont en bien des endroits au Maghreb.

L'analyse pollinique, dans une démarche de paléoécologie, peut permettre de confirmer la dynamique sur un plus long terme et particulièrement les stades de stabilisation. C'est le cas en Basilicate (Italie du Sud) où un sondage pollinique réalisé en 1975, a montré que la hêtraie du Monte Sirino était présente depuis 3000 ans sans modifications significatives (Cf. Photo 4). On peut en déduire qu'il y a eu une grande stabilité bioclimatique sur ce territoire, mais aussi que ce type de forêt a maintenu un équilibre stable et sans perturbation significative durant cette longue période. On peut donc considérer qu'il s'agit là d'un climax.



Les dynamiques régressives et la résilience

Elles sont essentiellement déclenchées par l'Homme ou, très occasionnellement, par des catastrophes naturelles (vastes incendies). La figure 5 illustre bien l'enchaînement de la succession régressive.

Cette dégradation par paliers successifs suggère plusieurs interrogations : quel est le niveau le plus bas que peut atteindre cette dégradation compte tenu des facteurs du milieu ? Quelles sont les conditions de reprise d'une dynamique progressive ? D'où les considérations que l'on peut faire sur la résilience.

La résilience est l'état de plus forte dégradation subi par un écosystème lui permettant cependant de se redynamiser. En dessous de ce seuil, l'écosystème n'a plus la capacité de redémarrer une dynamique progressive. Il faut bien reconnaître que les potentialités naturelles des écosystèmes leur permettent des réactions positives souvent à un niveau de dégradation important. Encore faut-il que la répétition des perturbations ne constitue pas un blocage définitif avec une perte considérable de biodiversité.



Processus

Les successions conduisent l'écosystème à une complexité de plus en plus grande. Dans les exemples présentés dans ce texte, le processus successionnel a été étudié sur la base des modifications de la composition floristique (BARBERO *et al* 1987, BONIN *et al* 1983). En région méditerranéenne peu d'études ont permis d'appréhender les processus fonctionnels accompagnant le passage des stades pionniers aux stades les plus évolués de la succession. C'est pourquoi, il convient de s'appuyer aussi sur des travaux réalisés sous d'autres bioclimats. Le passage des stades pionniers aux stades les plus évolués entraîne des modifications des conditions stationnelles. Le remplacement des espèces végétales est étroitement lié à une évolution des flux, des bilans de nutriments et des bilans de métabolites secondaires (LOREAU 1996). Des travaux menées dans des formations à Ericacées montrent que toute augmentation du niveau de ressources minérales conduit à l'installation d'espèces nouvelles (AERTS et BERENDSE 1988) qui à leur tour modifient les teneurs en éléments minéraux du sol (BONIN *et al* 1984 ; MITCHELL *et al* 1997, 1999). Il existe une grande variabilité entre les différents stades de la succession (TILMAN 1988). Selon LOTKA *in* LOREAU, la nature maximise les flux d'énergie et de matière dans les écosystèmes, ce qui va conduire la succession vers un sys-



tème de plus en plus fermé, complexe et stable.

La capacité d'auto-transformation de chaque étape de la succession est étroitement inféodée à la composition spécifique de chacun des stades. La diversité spécifique va jouer un rôle important dans cette transformation favorisant le développement de certaines espèces végétales au détriment d'autres. La situation est identique pour la faune. Par exemple, les microarthropodes du sol vont modifier la nature de la litière au cours de la succession (ORGEAS *et al* 1998) tout comme les lombrics, ce qui va influencer le devenir de certaines espèces végétales et inversement. Il y aura un contrôle de la végétation sur la dynamique de la matière

Photo 5 (en haut) :
Zeenae de Kroumirie dégradée par les actions anthropiques

Photo 6 (en bas) :
Situation extrême de la dynamique régressive de la forêt de chênes zeen avec érosion importante mais avec encore des potentialités de reprise.

organique du sol (QUIDEAU 2001). Autre exemple, les communautés d'insectes coprophages se structurent en fonction de la physionomie de la station donc avec la dynamique du couvert végétal. On constate alors une succession de communautés d'insectes (LUMARET *in ROMANE F.* 1981). Chaque stade n'est pas un ensemble figé mais une machine aux rouages complexes dont certains ont fait l'objet de recherches très approfondies, soit sur des placettes dans des successions, soit en reconstituant en laboratoire des placettes expérimentales.

Les processus de compétition et de facilitation sont liés à la nature même des espèces en présence :

- capacité de diffusion plus ou moins grande ;
- compétition dans l'occupation de l'espace (cas des bruyères) ;
- compétition ou facilitation dans la mobilisation des nutriments en particulier, mobilisation des ressources en azote par certaines espèces ;
- compétition chimique par le biais de production de métabolites secondaires ou régulation des populations d'une même espèce. C'est le cas des cistaias étudiées dans la dynamique arbustive dans la série du chêne-liège dans les Maures (ROBLES *et al* 1999) où le ciste blanc contribue par sa production de métabolites secondaires à éliminer d'autres arbustes mais aussi à réguler son propre développement. C'est aussi le cas de la progression des pinèdes de pin d'Alep en Provence (BONIN *et al* 2007) avec les poten-

tialités de diffusion des graines du pin, mais aussi grâce à sa production de métabolites secondaires très agressifs vis-à-vis d'autres essences. Quand le pin perd en vieillissant cette qualité, la pinède est progressivement envahie par les chênes. On peut ajouter aussi l'influence des composés phénoliques (métabolites secondaires) sur les microorganismes du sol donc sur la fertilité du sol.

Enfin l'influence des facteurs climatiques peut nuancer localement (particulièrement en région méditerranéenne) ou globalement, la trajectoire d'une succession. C'est le cas au Maghreb où certains stades (les steppes à Alfa par exemple) se dégradent sous la pression anthropique mais aussi sous l'influence climatique qui accentue cette dégradation, jusqu'à dépasser le seuil de résilience donc sans possibilité de relancer une dynamique progressive.

L'histoire d'un territoire contribue fortement à déterminer les premières étapes de la dynamique progressive d'une succession. Les travaux réalisés par TATONI *et al* (1994) sur les terrasses de cultures abandonnées (Cf. Photo 8) ont montré la forte influence de la nature des antécédents agricoles dans la dynamique des successions secondaires en ce qui concerne les stades présylvatiques. Les différences dans les réponses s'estompent progressivement lorsque la succession atteint les stades arborescents avancés.

Photo 7 :

Stratégie expansioniste du pin d'Alep dans les friches, ici à Lauris (Vaucluse).
Photo DA.

Conclusion

La bibliographie concernant la dynamique de la végétation est très volumineuse, abordant des aspects théoriques et des descriptions concrètes à partir d'observations de terrain. Il n'était pas envisageable ici de reprendre tous les aspects de cette thématique mais simplement de focaliser notre attention sur quelques exemples provençaux dans des paysages qui nous sont familiers. Ces exemples ont permis de montrer à partir de successions concernant le chêne pubescent, que les premiers stades peuvent s'enchaîner dans des trajectoires parallèles aboutissant à un tronc commun forestier. Ces premières étapes de la succession sont beaucoup plus sensibles aux conditions environnementales que ne le sont les stades forestiers terminaux.



Une approche plus fine comme celle concernant la forêt de la Sainte Baume montre l'importance de la prise en compte des différents états de chaque essence forestière pour mieux apprécier les potentialités du couvert forestier. On peut ainsi constater que cette hêtraie est susceptible d'accroître son territoire. Il serait intéressant, trente ans après, de reprendre cette démarche et de comparer les résultats.

Les processus fonctionnels constituant le moteur de la dynamique successionale sont des processus naturels qui existent sous toutes les latitudes et à toutes les altitudes. C'est pourquoi, il est justifié d'aborder les problèmes de dynamique dans le cadre d'une thématique « Nature et systèmes productifs en région méditerranéenne ». Face au pouvoir dynamique des systèmes naturels, les perturbations (essentiellement humaines) sont les seuls éléments de dysfonctionnement. Perturbations, équilibres, variabilité environnementale ne constituent pas l'unique cadre des systèmes naturels comme le souligne SPRUGEL (1991). La dynamique est un phénomène aux potentialités adaptatives qui se développe toujours dans la même direction. C'est donc un phénomène naturel remarquable souvent ralenti par les perturbations mais très rarement bloqué.

G.B.

Références bibliographiques

Aerts R., Berendse F., 1988 – The effect of increased nutrient availability on vegetation dynamics in wet heathlands. *Vegetatio* 76:63-69.
 Barbero M., Quézel P., 1989 – Structures, architectures forestières à sclérophylles et prévention des incendies. *Bull. Ecol.* 2, 7-14.
 Bonin G., Gamisans J., Gruber M., 1983 – Etude des successions dynamiques de la végétation du massif de la Sainte Baume (Provence). *Ecologia mediterranea*, tome IX, 3-4, 129 – 171.
 Bonin G., Aubert G., Barbero M., Gamisans J., Gruber M., Loisel R., Quézel P., Sandoz H., Thinon M., Vedrenne G., 1983 – Mise en évidence de la dynamique de quelques écosystèmes forestiers et préforestiers provençaux aux étages méditerranéens s.l. à l'aide de taxons indicateurs. *Vegetatio* 54, 79-96.
 Bonin G., Sandoz H., Thinon M., Vedrenne G., 1984 - Relations entre la dynamique de la végé-



tation (Chênaie-Hêtraie) et les caractéristiques édaphiques dans le massif de la Sainte Baume. *Ecologia Mediterranea*, IX: (3-4)

Bonin G., & al, 2007 – Expansion du pin d'Alep. Rôle des processus allélopathiques dans la dynamique successionale. *Forêt Méditerranéenne*, 28(3), 211-218.

Lepart J., Escarré J., 1983 – La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique. *Bull. Ecol.* 14,133-178.

Loisel R., 1976 – La végétation de l'étage méditerranéen dans le Sud-Est continental français. Thèse Doct. Etat Marseille

Loreau M., 1996 – Coexistence of multiple food chains in a heterogeneous environment: interactions among community structure, ecosystem functioning and nutrient dynamics. *Math Biosci.*, 134: 163-188.

Loreau M., 1998 – Ecosystem development explained by competition within and between material cycles. *Proc. of Royal Society London B*, 265: 33-38.

Mitchell R., Marrs R.H., Le Duc M., Auld M.H.D., 1997 – A study of succession on lowland heaths in Dorset, southern England: changes in vegetation and soil chemical properties. *Journal of applied Ecology*, 34: 1426-1444.

Molinier René, 1934 – Etudes phytosociologiques et écologiques et Provence occidentale. *Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille*. 27:1-274.

Molinier Roger, Pialot H., 1952 – Carte des groupements végétaux de la Ste Baume. au 1/20.000. CNRS.

Orgeas J., Ballini C., Poinsot-Balaguer N., 1998 – Dynamics of holm oak (*Quercus ilex* L.) litter decomposition in isolated habitats, in grape-growing ecosystems. *Ecology*, 29,(3):459-466.

Ozenda P., 1966 – Perspectives nouvelles pour l'étude phytogéographique des Alpes du Sud. *Doc. Cart. Végét. Alpes*, IV, 1-198.

Quideau S.A. et al, 2001 – Vegetation control on soil organic matter dynamics. *Organic Geochemistry*, 12, 247-252.

Photo 8 :
 Recolonisation
 d'anciennes terrasses de
 culture par le pin d'Alep
 en Provence.
 Photo P. Quézel.

Gilles BONIN
 Professeur émérite
 de l'Université
 de Provence
 Forêt
 Méditerranéenne
 Mél : bonin.gilles@wanadoo.fr

- Robles C., Bonin G., Garzino S., 1999 – Potentialités autotoxiques et allélopathiques de *Cistus albidus* L. *C.R. Acad. Sci. Paris. Sciences de la Vie.* 322, 677-685
- Romane F., 1981 – Comparaison de plusieurs successions végétales et animales dans quelques séquences de végétation du Languedoc. Compte rendu de fin de contrat. Ministère de l'Environnement et du cadre de vie / CNRS.
- Sprugel D., 1991 – Disturbance, Equilibrium, and Environmental Variability: What is « Natural » Vegetation in a changing environment ? *Biological Conservation*, 58 (1991), 1-18
- Tattoni T., Magnin F., Bonin G., Vaudour J., 1994 - Secondary successions on abandoned cultivation terraces in calcareous Provence. I-Vegetation and soil. *Acta Oecologica*, 15(4), 431 – 447.
- Tillman D., 1988 – *Plant strategies and dynamics of structure of plant communities*. Princeton University Press.
- Whittaker R.H., 1974 – Climax concepts and recognition. *Vegetation dynamics* R. Knapp ed. W. Junk The Hague – p 138 – 154.

Résumé

Les successions dynamiques de la végétation constituent un des mécanismes naturels majeurs de l'évolution de la couverture végétale. Elles sont intuitivement intégrées dans l'esprit des utilisateurs du milieu naturel sans en connaître leur organisation et leurs mécanismes. L'objet de cet article est en premier lieu, d'illustrer à partir de quatre exemples du territoire provençal, comment ces successions sont appréhendées et quels sont leurs principaux stades dynamiques. Ces exemples illustrent des méthodes d'étude différentes mais toutes basées sur le concept de séries de végétation. Ils sont focalisés sur les séries de végétation du chêne pubescent des étages supraméditerranéen et méditerranéen, sur la série du chêne-liège dans les Maures et sur le complexe dynamique chênaie pubescente-hêtraie du massif de la Sainte Baume. Les processus fonctionnels liés à cette dynamique sont évoqués.

Mots clés : successions, végétation, Provence, processus fonctionnels.

Summary

Vegetation dynamics: knowledge and processes

The dynamic of successive vegetation patterns is a major natural mechanism in the evolution of plant cover. Such patterns are intuitively integrated into the minds of the users of the natural environment without their understanding either their organization or their mechanisms. The purpose of this article is firstly to show, by four examples from the Provence region (S.-E. France), how these successions are perceived and what their main dynamic stages are. These examples illustrate different methods of study but all are based on the concept of series in vegetation. They focus on the series of supra-Mediterranean and Mediterranean vegetation levels (*Quercus pubescens* series), on the *Quercus suber* formations in the Maures region and on the complex *Quercus pubescens* - *Fagus* dynamic on the Sainte-Baume Mountain. The functional processes related to the dynamics are discussed.

Resumen

Dinámica de la vegetación: conocimientos y procesos

Las sucesiones dinámicas de la vegetación constituyen uno de los principales mecanismos naturales de la evolución de la cubierta vegetal. Son intuitivamente integradas en la conducta de los usuarios del medio natural sin conocer su organización y sus mecanismos. La finalidad de este artículo es en primer lugar, ilustrar a partir de cuatro ejemplos del territorio provenzal, como estas sucesiones son entendidas y cuales son sus principales estapas dinámicas. Estos ejemplos ilustran diferentes métodos de estudio pero todos basados en el concepto de series de vegetación. Están focalizados en las series de vegetación del roble pubescente de los pisos supramediterráneo y mediterráneo, en la serie del alcornoque en los Maures y sobre el complejo dinámico robledal pubescente-hayedo del macizo de la Sainte Baume. Son mencionados los procesos funcionales vinculados a esta dinámica.

Palabras clave: sucesión, vegetación, Provenza, procesos funcionales.