



HAL
open science

Evolution et diversité végétale en Corse suite à la déprise agricole.

Sonia Saïd, Jean-Claude Rameau, Jean-Jacques Brun

► **To cite this version:**

Sonia Saïd, Jean-Claude Rameau, Jean-Jacques Brun. Evolution et diversité végétale en Corse suite à la déprise agricole.. *Revue forestière française*, 2003, 55 (4), pp.309-322. 10.4267/2042/5196 . hal-03449455

HAL Id: hal-03449455

<https://hal.science/hal-03449455v1>

Submitted on 25 Nov 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

ÉVOLUTION ET DIVERSITÉ VÉGÉTALES EN CORSE SUITE À LA DÉPRISE AGRICOLE

SONIA SAÏD - JEAN-CLAUDE RAMEAU - JEAN-JACQUES BRUN

La recolonisation forestière naturelle suite à l'abandon des terres agricoles, c'est-à-dire la succession secondaire, a beaucoup été étudiée en région méditerranéenne (Tatoni et Roche, 1994), quoique plus rarement en Corse (Saïd *et al.*, 2001). Cette île méditerranéenne est pourtant une région très intéressante pour mener de telles études compte tenu de la complexité dynamique dérivant du pâturage, des incendies et de l'urbanisation.

En Corse, depuis une cinquantaine d'années, la pression anthropique à l'intérieur de l'île a fortement diminué (Saïd, 2000), ce qui a entraîné une recolonisation forestière naturelle après abandon d'une durée variable selon les sites. Ce changement d'usage des espaces a modifié plus ou moins rapidement la végétation (Barbero et Quezel, 1988), de façon qualitative et quantitative (Lepart et Escarré, 1983).

Cette recolonisation naturelle progressive intéresse non seulement les forestiers, pour la gestion et l'aménagement des territoires, mais aussi les scientifiques qui souhaitent mieux connaître la structure, le fonctionnement et la dynamique des communautés végétales au cours de la succession secondaire.

De plus, un grand nombre de communautés végétales héritées d'activités humaines (déboisement, pâturage ou incendie) sont classées au titre de la conservation de la biodiversité par l'Union européenne. Il est donc intéressant d'étudier le fonctionnement et la dynamique des communautés suite à l'abandon des terres.

Lors de l'étude de la biodiversité au cours des successions, les auteurs ont montré des résultats différents. En effet, certains ont observé une augmentation de la richesse spécifique (Bazzaz, 1975 ; Ursic *et al.*, 1997), d'autres une diminution progressive (Westman, 1981 ; Debussche *et al.*, 1996) ou encore une évolution irrégulière avec des pics observables au cours des successions (Vankat et Snyder, 1991 ; Tatoni et Roche, 1994). C'est pourquoi il nous a semblé important :

- d'évaluer les modifications des caractéristiques biologiques des espèces au cours de la succession (le type biologique, le mode de dispersion des graines ou la stratégie adaptative) ;
- de déterminer l'évolution de la diversité des communautés végétales en Corse (richesse spécifique, indice de diversité de Shannon et équitabilité) ;
- de quantifier le temps de passage et la durée de chaque stade dynamique au cours de la succession post-pastorale ;
- et d'émettre des hypothèses quant aux mécanismes mis en jeu lors des successions secondaires en Corse, en leur appliquant les différentes théories élaborées au cours du XX^e siècle.

SITE ET MÉTHODES D'ÉTUDE

La zone d'étude est constituée par les étages supraméditerranéen, montagnard et subalpin de la Corse cristalline, définie comme une région appartenant à l'ensemble méditerranéen, vaste ensemble relativement homogène par son climat, sa végétation mais également son histoire. Toutefois, son insularité, son relief, véritable "labyrinthe topographique" (Saïd et Auvergne, 2000 ; Saïd *et al.*, 2001), et son climat, méditerranéen au départ, mais modifié avec l'altitude, en font une mosaïque de microclimats qui conduit à des contrastes marqués sur de courtes distances.

La végétation potentielle se caractérise par du Pin maritime et du Chêne vert en dessous de 750 m d'altitude, de l'Aulne à feuilles en cœur au-dessus de 1 250 m d'altitude, du Hêtre et du Pin laricio entre 750 et 1 250 m d'altitude. À toutes les altitudes, on observe des milieux ouverts abandonnés, dominés par le Genévrier nain, l'Anthyllide, le Genêt de Lobel mais aussi les pelouses.

Le climat est celui de l'étage montagnard-méditerranéen avec des précipitations annuelles moyennes de 1 400 mm et une température annuelle moyenne de 7°C. Les sols concernés par notre étude sont majoritairement bruns acides.

Pour définir les processus de reforestation des espaces abandonnés, dont le déterminisme est écologique et social, une caractérisation de la composition floristique avec une approche synchronique (Tatoni *et al.*, 1994) a été réalisée. Cette approche consiste à reconstituer, à partir de l'étude simultanée (dans un court laps de temps) des relevés, les différentes phases de la succession secondaire en utilisant la végétation comme descripteur. La principale limite de cette méthode est l'absence de temporalité (relevés en un même lieu et à différentes époques). Nous avons contourné cette difficulté par des études dendrologiques (Saïd et Gégout, 2000), réalisées sur chacun des relevés mais aussi par une étude historique (Saïd et Auvergne, 2000) effectuée sur notre site d'étude. Ainsi, l'intérêt de notre recherche réside dans l'utilisation d'une variable chronologique, qui permet de travailler à l'échelle de la décennie jusqu'au siècle, afin de résoudre ce problème de temporalité. De plus, la réalisation d'un grand nombre de relevés effectués dans tous les stades physiologiques et suffisamment bien répartis sur toute l'île nous permettra de rendre le modèle généralisable.

Afin d'appréhender toutes les phases dynamiques de la reconquête forestière, nous avons défini, à l'aide des photographies aériennes (Saïd et Delcros, sous presse), puis sur le terrain, cinq stades évolutifs basés sur la physiologie de la végétation (tableau I, ci-dessous) (Saïd et

TABEAU I Distinction des différents stades obtenus par photointerprétation des photographies aériennes

Interprétation photographies aériennes	Physiologie végétale
Strate basse homogène	pelouse
Strate de hauteur médiane (hauteur inférieure à 0,5 m) homogène, absence de ligneux haut	fruticée basse
Strate de hauteur médiane dominante et présence d'une strate arbustive (hauteur comprise entre 0,5 m et 2 m)	fruticée haute
Strate haute dominante (hauteur supérieure à 8 m) avec couvert non fermé (le sol se devine)	forêt claire
Strate haute homogène	forêt dense

Gégout, 2000). Comme ces stades ne traduisent pas réellement la succession végétale secondaire mais le recouvrement, nous avons par la suite effectué de nouveaux groupes dynamiques.

Les relevés au stade pelouse étant peu nombreux, nous avons préféré les rassembler avec les fruticées basses. Notre échantillonnage a été réalisé entre les mois de mai et septembre de trois années consécutives (1996 à 1998) et est constitué de 375 relevés floristiques comprenant 157 espèces vasculaires.

Les relevés floristiques ont fait l'objet d'un recensement exhaustif des espèces, codées en abondance-dominance, de + à 5 selon l'échelle de Braun-Blanquet (1932). L'aire échantillonnée dépend de l'aire minimale du stade étudié : 30 m² pour les pelouses et les fruticées basses, 100 m² pour les fruticées hautes et forêt claire, 400 m² pour les stades forestiers denses (Lepart et Escarré, 1983). À chaque relevé floristique sont associées des variables stationnelles (exposition, pente, altitude, topographie), dendrologiques (date d'abandon de la placette), des traits biologiques pour chaque espèce et le recouvrement des différentes strates.

Les caractéristiques fonctionnelles des espèces de chaque stade ont été utilisées afin de comprendre les mécanismes dynamiques inter-stades. Pour cela, nous avons étudié :

- la forme biologique (Raunkiaer, 1934 ; Molinier et Muller, 1936) : géophytes (plantes dont les organes de renouvellement sont enfouis dans le sol), thérophytes (plantes passant la saison défavorable à la végétation sous forme de graines), hémicryptophytes (plantes vivaces dont les bourgeons de renouvellement sont situés au niveau du sol), chaméphytes (plantes vivaces dont les bourgeons affrontant l'hiver sont situés au-dessus de la surface du sol, à moins de 50 cm) et phanéophytes (plantes ligneuses dont les bourgeons de renouvellement sont situés à plus de 50 cm au-dessus du sol) (Rameau *et al.*, 1993).

- le type de dispersion des graines (Molinier et Muller, 1936) : anémochore (par le vent), barochore (par la gravité), épi- ou endozoochore (par les animaux), ornithochore (par les oiseaux) et myrméochore (par les fourmis).

- le type de stratégie adaptative de Grime, correspondant à des ensembles de caractéristiques génétiques analogues et très largement répandues parmi les espèces dans le monde végétal, qui détermine le fait que ces espèces ont des similarités dans leur comportement écologique. Trois classes ont été constituées : les espèces stress-tolérantes (S, tolérantes aux contraintes physiques de l'environnement ou au stress), les espèces compétitives (C, des milieux peu perturbés, peu contraints et potentiellement riches), les espèces rudérales (R, s'adaptant à de fortes contraintes et de fortes perturbations) et tous les intermédiaires entre ces classes (Gloaguen *et al.*, 1994 ; Grime, 2001). Les espèces dont nous ne connaissons pas les caractéristiques fonctionnelles n'ont pas été prises en compte (13 % du nombre total d'espèces).

Afin de mieux appréhender la biodiversité au niveau des stades, nous avons utilisé trois indices :

- la richesse spécifique ou α , c'est-à-dire le nombre d'espèces pouvant être trouvées dans un espace homogène ;

- l'indice de diversité spécifique de Shannon (Shannon et Weaver, 1949) qui rend compte de l'importance relative de chacune des espèces dans la communauté.

$$H = -\sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i = \text{valeur de Shannon}$$

$$p_i = \frac{a_i}{\sum_{i=1}^S a_i}$$

a_i = recouvrement de l'espèce i , codé de 1 à 6.

S = nombre d'espèces.

— l'indice d'équitabilité (varie entre 0 et 1) est un indice mesurant l'équilibre de la répartition des différents individus entre les espèces : cet indice est égal à 1 lorsque toutes les espèces sont représentées par le même nombre d'individus et tend vers 0 lorsqu'il y a un déséquilibre important.

$$e = \frac{H}{\log_2 S}$$

$\log_2 S = H_{\max}$ = valeur maximale que peut atteindre H.

Seules les espèces apparaissant plus d'une fois ont été traitées par une analyse factorielle des correspondances (AFC) (Ter Braak, 1985), en utilisant le logiciel ADE-4, dont les deux premiers axes sont présentés ici.

L'effet du stade de la succession végétale sur l'ensemble des paramètres précédents a été testé par un test d'analyse de variance simple (logiciel STATVIEW F-5.0, 1998), afin de comparer les moyennes des variables : richesse α , diversité de Shannon, équitabilité, forme biologique, type de dispersion des graines, stratégies adaptatives, entre les différents stades (communautés végétales). Les différences entre les stades pris deux à deux ont été étudiées par un test de comparaison multiple de moyennes de Fisher.

RÉSULTATS

Analyse multivariée

L'axe 1 de l'analyse factorielle des correspondances des 375 relevés illustre l'individualisation des 4 grands groupes précédemment définis (figure 1A, p. 313) : les pelouses et fruticées basses, les fruticées hautes, les forêts claires et les forêts denses. Il correspond donc à un gradient dynamique sur lequel s'ordonnent régulièrement les différents stades représentés par des relevés pouvant être imbriqués les uns dans les autres, notamment pour les stades fruticées.

La représentation des espèces sur le plan factoriel 1-2 (figure 1B, p. 313) montre à l'extrémité négative de l'axe 1 des espèces héliophiles de milieu ouvert et souvent résistantes au pâturage telles que *Genista salzmannii* var. *salzmannii* ou *lobeloides*, *Juniperus communis*, *Thymus herbarona* et à l'extrémité positive des espèces de milieu fermé telles que *Fagus sylvatica* et *Fraxinus ornus*. Les faibles couverts se trouvant à l'extrémité négative de l'axe tandis que les couverts importants sont situés à l'extrémité positive. Cet axe n'étant pas ou que peu lié aux autres facteurs écologiques, on peut considérer qu'il traduit essentiellement la fermeture ligneuse. L'axe 2 oppose quant à lui le pôle des hêtraies mésohygrophiles à *Luzula pedemontana* à celui des pinèdes xérophiles. Il est de nature climatique (Saïd *et al.*, 2001).

Détermination des stades dynamiques

Le stade physionomique, obtenu avec le recouvrement des différentes strates, ne traduisant pas correctement la date d'abandon du relevé et donc pas non plus la position de ce relevé au cours de la dynamique successioneuse (figure 1, p. 313), nous avons utilisé l'âge du plus vieux ligneux de la placette pour étudier les communautés végétales au cours de la succession secondaire.

La figure 2 (p. 314) montre une forte variabilité de la durée d'abandon dans un même stade, surtout pour les stades fruticées hautes et forêt claires. Ces résultats nous ont incités à effectuer un nouveau découpage à l'aide de l'âge. Ainsi, en prenant en compte des changements de végé-

FIGURE 1A

AFC 1/2 SUR LES DONNÉES FLORISTIQUES
Les traits relient chaque relevé au barycentre des points de la classe

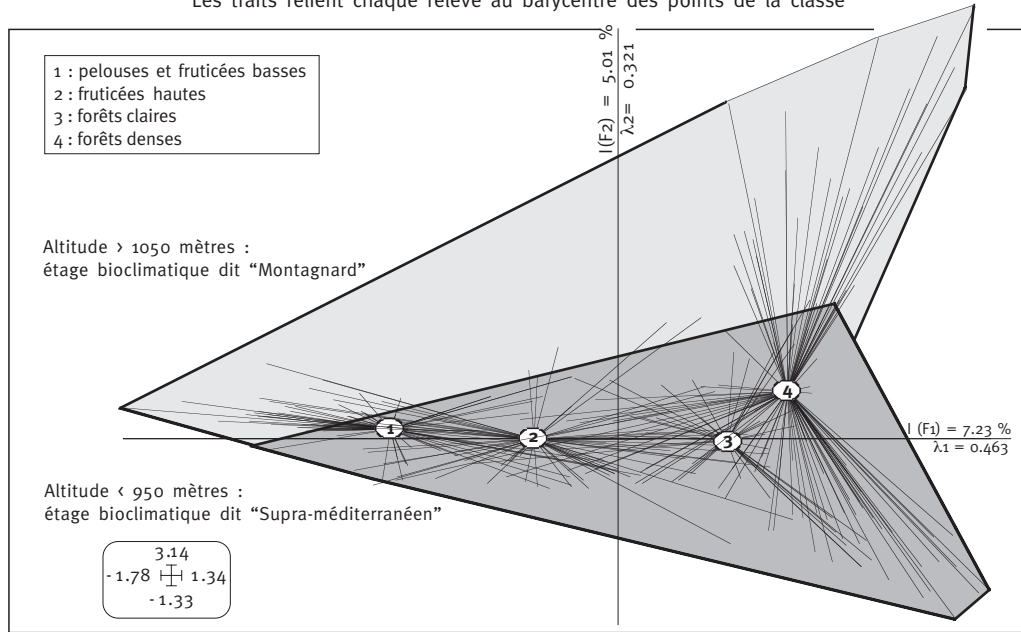


FIGURE 1B

PROJECTION DES PLUS FORTES CONTRIBUTIONS DES ESPÈCES

Les espèces les plus significatives pour l'axe 1 sont en gras, en italique pour l'axe 2 et en gras italique pour une contribution sur les deux axes. Le numéro indique, pour les espèces ligneuses, la présence en strate haute (1), basse (2) et plantule (3).

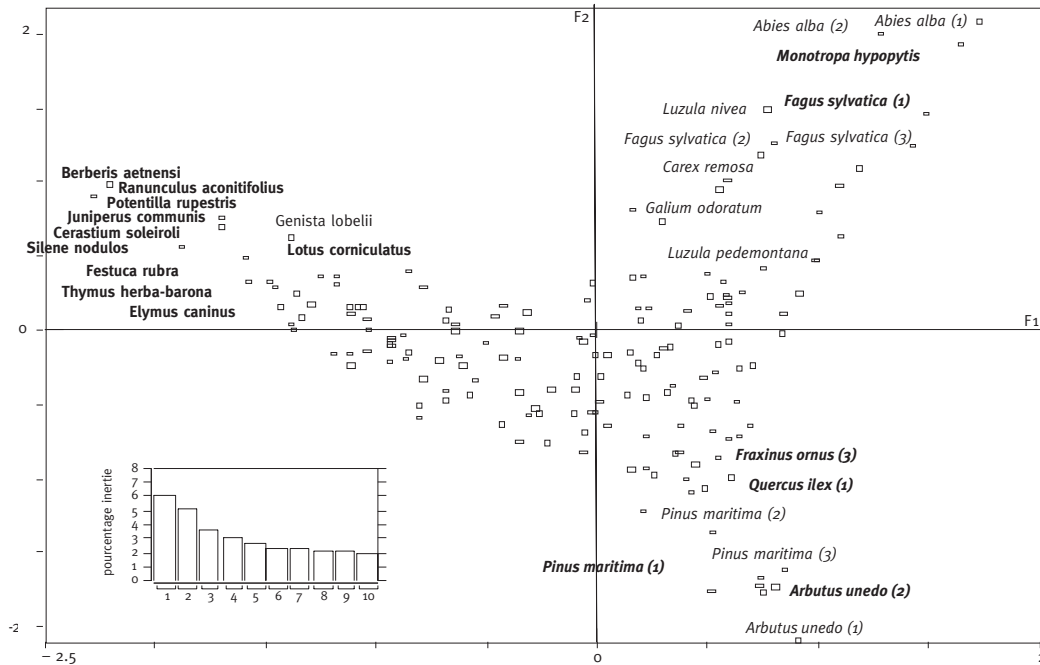
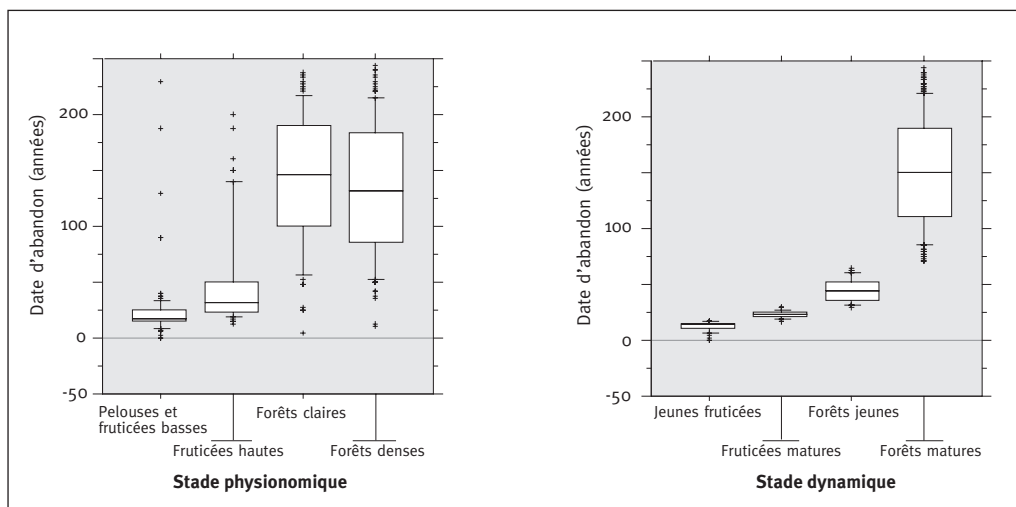


FIGURE 2 **DISTRIBUTION DE L'ÂGE DU PLUS VIEUX LIGNEUX DE LA PLACETTE en fonction des stades physiologiques définis à l'aide du couvert et des stades dynamiques redéfinis à l'aide du plus vieux ligneux**
(l'âge du plus vieux ligneux a été considéré comme équivalent à la date d'abandon des placettes)

Dans chaque stade, 50 % des placettes sont dans la boîte rectangulaire ; 80 % des placettes sont entre les deux traits horizontaux larges ; les 20 % restants sont figurés par de petits traits horizontaux.



tation observés sur le premier axe factoriel, nous nous référons à des stades qui traduisent mieux la dynamique. Le découpage a été fait en 4 classes d'âge : 0 à 17, 17 à 32, 32 à 70 et au-delà de 70 ans (tableau II, p. 315).

Évolution de la richesse et la diversité au cours de la succession secondaire

La richesse α et l'indice de diversité de Shannon sont relativement faibles pour les stades pelouses et fruticées basses. Ils augmentent ensuite pour se stabiliser dans les stades transitoires (fruticées matures et forêts jeunes) et diminuent pour les stades forestiers matures (figure 3, p. 315). De plus, la phase forestière évoluée se distingue des autres situations par une richesse α plus faible (figure 3, p. 315). Ainsi, on remarque que le nombre moyen d'espèces dans un relevé est plus important dans les milieux transitoires que dans les stades extrêmes. Les situations intermédiaires telles les phases forestières jeunes et les fruticées matures sont les milieux globalement les plus riches, du fait de leur position charnière.

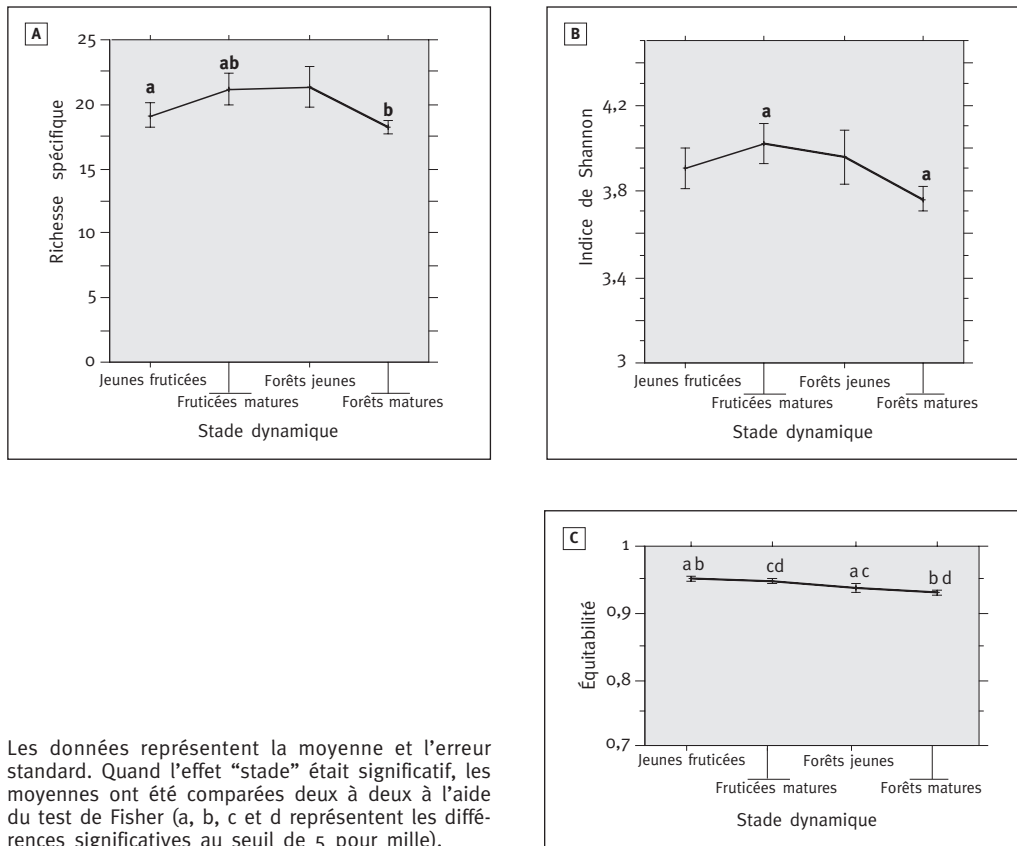
L'analyse de variance effectuée sur le facteur "stade" sur les indices de diversité met en évidence une forte corrélation entre les stades dynamiques et ces indices ($p < 0,03$ pour la richesse α et $p < 0,09$ pour la diversité de Shannon).

Nous pourrions constater que les courbes d'évolution de ces indices de diversité inter-stades suivent approximativement la même trajectoire au cours de la succession végétale secondaire (figure 2, ci-dessus). De plus, l'indice de diversité de Shannon et la richesse α sont très fortement corrélés ($n = 375$; $r^2 = 0,93$). En revanche, au cours de la succession secondaire, l'équité ne suit pas la même trajectoire que les autres indices de diversité et semble être stable au cours de la succession avec une légère tendance à diminuer au cours du temps. En effet, avec le test de Fisher, au seuil de 5 %, on ne remarque pas de différences significatives entre les stades transitoires et le stade fruticée jeune.

TABEAU II Âge moyen défini avec l'âge du plus vieux ligneux de la placette pour chacun des stades physiologiques définis lors de l'échantillonnage

Stade physiologique	Nombre de relevés	Âge moyen des stades physiologiques (\pm déviatiion standard)	Stade dynamique	Nombre de relevés	Âge moyen des stades nouvellement définis (\pm déviatiion standard)
Pelouses et fruticées basses	111	23,7 (\pm 30,1)	Jeunes fruticées	67	12,7 (\pm 4,1)
Fruticées hautes . . .	57	51,4 (\pm 48,3)	Fruticées matures . .	65	24,3 (\pm 4,3)
Forêts claires	80	141,0 (\pm 60,4)	Forêts jeunes	52	46,7 (\pm 9,7)
Forêts denses	126	135,7 (\pm 57,1)	Forêts matures	191	152,1 (\pm 47,9)

FIGURE 3 ÉVOLUTION DE LA DIVERSITÉ [richesse spécifique (A), indice de diversité de Shannon (B) et équitabilité (C)] DURANT LES SUCCESSIONS SECONDAIRES



Les données représentent la moyenne et l'erreur standard. Quand l'effet "stade" était significatif, les moyennes ont été comparées deux à deux à l'aide du test de Fisher (a, b, c et d représentent les différences significatives au seuil de 5 pour mille).

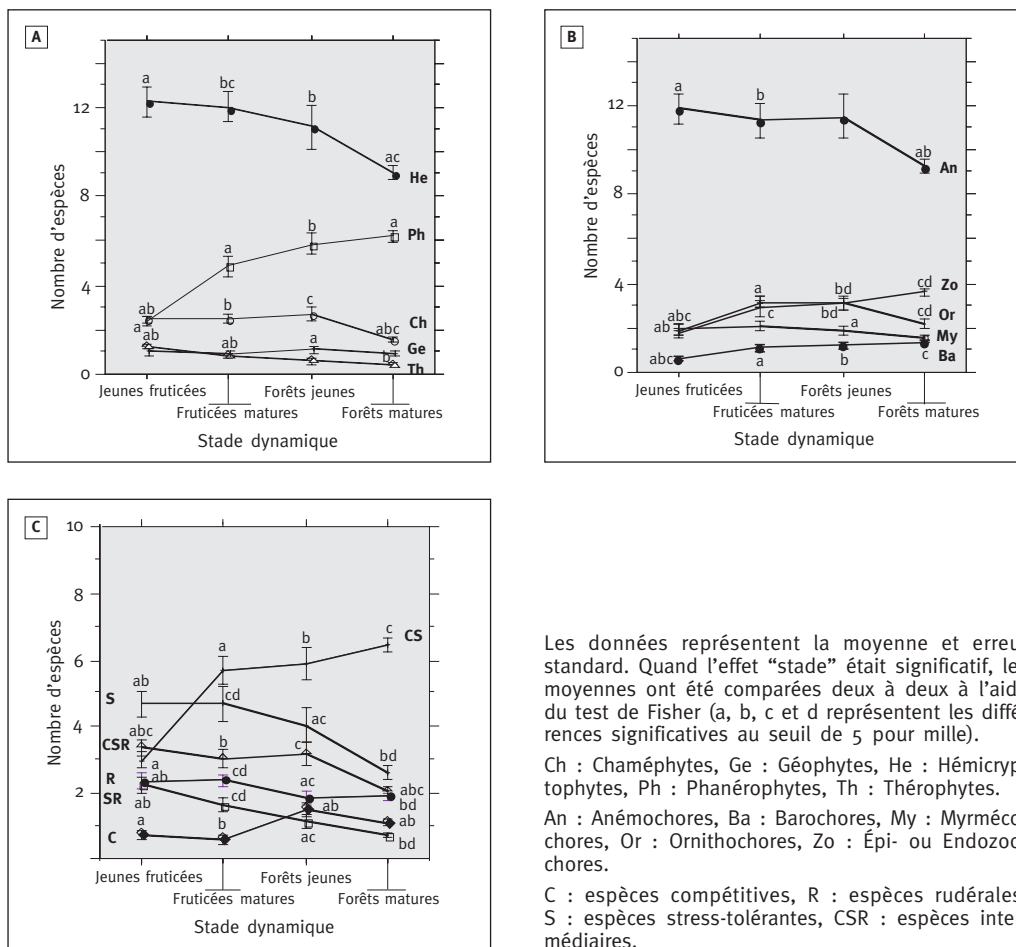
Évolution de la forme biologique des espèces contenues dans un stade au cours de la succession secondaire

L'analyse de variance effectuée montre un effet "stade dynamique" très significatif pour tous les types de forme biologique, sauf les géophytes : la reforestation s'accompagne d'une diminution progressive des hémicryptophytes, dominantes dans les premiers stades d'abandon, des thérophytes et des chaméphytes au bénéfice des espèces phanérophytes (figure 4, ci-dessous).

Évolution du mode de dissémination des espèces contenues dans un stade au cours de la succession secondaire

Quel que soit le mode de dissémination étudié, le type de dispersion des graines est fortement relié au stade de la succession. Après abandon des terres, les espèces anémochores, généralement annuelles, sont les premières à coloniser les espaces nus. Par la suite, la reconquête fores-

FIGURE 4 ÉVOLUTION DE LA FORME BIOLOGIQUE (A), DU MODE DE DISSÉMINATION (B) ET DES STRATÉGIES ADAPTATIVES DE GRIME (C) DES ESPÈCES DURANT LES SUCCESSIONS SECONDAIRES



Les données représentent la moyenne et erreur standard. Quand l'effet "stade" était significatif, les moyennes ont été comparées deux à deux à l'aide du test de Fisher (a, b, c et d représentent les différences significatives au seuil de 5 pour mille).

Ch : Chaméphytes, Ge : Géophytes, He : Hémicryptophytes, Ph : Phanérophytes, Th : Thérophytes.

An : Anémochores, Ba : Barochores, My : Myrmécochores, Or : Ornithochores, Zo : Épi- ou Endozoochores.

C : espèces compétitives, R : espèces rudérales, S : espèces stress-tolérantes, CSR : espèces intermédiaires.

tière s'accompagne d'un changement de la structure verticale et d'une modification du microclimat, ce qui se traduit par un changement de végétation au profit des espèces épi- ou endozoochores et barochores (figure 4, p. 316). La dissémination ornithochore des arbres et arbustes se produit au milieu de la succession, dans les stades intermédiaires (essentiellement fruticées matures), les fourmis sont également actives dans ces situations.

Les stratégies adaptatives adoptées par les espèces au cours de la succession

Nous observons une évolution des stratégies adaptatives en lien étroit avec les stades de succession proposés. Les espèces de type SR et S, sensibles à l'apparition des espèces compétitives, présentes dans les premiers stades après abandon (pelouses et fruticées jeunes), sont remplacées par des espèces de type CS et C dans les stades forestiers et, entre ces deux extrêmes, on observe un gradient. Ces résultats indiquent l'installation progressive d'espèces capables de croître de façon optimale dans des conditions non ou faiblement perturbées, alors que les espèces de milieux perturbés deviennent moins concurrentielles au fur et à mesure de la succession (figure 4, p. 316).

DISCUSSION

Différenciation des stades évolutifs

Nous avons détecté les stades physiologiques d'une série de végétation et déterminé leur date d'apparition grâce à l'analyse de l'âge du plus vieux ligneux de la placette couplé à l'analyse factorielle des correspondances. Cette approche permet de montrer le lien entre la durée d'abandon et la différenciation de la végétation définie par les stades. Cette variable permet de formaliser le caractère dynamique de cet axe. Cette approche permet également de lier les compositions floristiques propres à chaque stade à un âge d'abandon.

En Corse, les fruticées hautes apparaissent environ 10 ans après installation des fruticées basses issues de l'arrêt des perturbations et, 20 ans après, elles sont remplacées par les stades forestiers (figure 2, p. 314). Cette évolution de la végétation est très rapide. En effet, nos travaux montrent qu'il faut en moyenne moins d'un demi-siècle pour passer d'un stade pelouse à un stade forestier avec une dynamique beaucoup plus rapide dans les premiers stades. Notre étude de la dynamique linéaire post-pastorale en Corse permet une quantification de la durée de chaque stade dynamique ainsi que du temps nécessaire pour observer des changements de végétation et des variations de diversité au cours de la succession secondaire. L'utilisation des stades physiologiques définis avec le recouvrement a l'inconvénient de ne pas traduire la date d'abandon d'un site (figure 2, p. 314). La grande variation d'âge à l'intérieur d'un même stade se traduit par un âge moyen plus élevé dans le stade forêt claire (141 +/- 60,4) que dans le stade forêt dense (135,7 +/- 57,1), du fait de la prise en compte des stations primaires sur rocher ayant un faible recouvrement forestier mais un âge important. La nouvelle classification qui intègre la date d'abandon mais aussi les changements floristiques (figure 2, p. 314) permet de dépasser cette difficulté et de constater, qu'en Corse, il faut moins de 70 ans après arrêt des perturbations pour observer une végétation forestière potentielle (figure 2, p. 314) et que, au-delà, la végétation ne change pratiquement plus. Les groupes dynamiques traversent donc les groupes physiologiques.

On constate qu'au cours de la succession secondaire, il y a une augmentation des espèces à feuilles caduques et sempervirentes et une diminution des espèces annuelles, bisannuelles mais aussi vivaces, les espèces piquantes diminuant ($p = 0,0003$) au cours de la succession secondaire.

Diversité floristique

L'arrêt des perturbations se traduit par une augmentation puis une diminution de la diversité spécifique d'un point de vue végétal, au cours des successions secondaires (figure 3, p. 315). La diminution du nombre d'espèces des phases forestières évoluées est due à la disparition des espèces annuelles, très présentes dans les stades fruticées, qui ne sont pas compensées par l'apparition d'espèces herbacées forestières. Dans ces phases forestières évoluées, on observe un faible recouvrement d'herbacées et l'indice d'équitabilité le plus faible, même si les variations restent mineures. En revanche, la faible diversité des stades fruticées basses s'explique par le pâturage faible mais toujours présent dans ces stades.

Nos résultats confirment les travaux de Taton et Roche (1994) sur la végétation en région méditerranéenne et de Muller (1992) en montagne ; ceux-ci observent une évolution irrégulière de la biodiversité au cours des successions, culminant dans les stades intermédiaires.

En revanche, Bazzaz (1975) constate une augmentation continue de la diversité végétale au cours des stades successifs de colonisation des friches dans l'Illinois. En fait, il semble que le stade le plus avancé, étudié par Bazzaz (1975), n'ait pas plus de 40 ans, et coïncide avec les zones de transitions, entre 20 ans et 55 ans après abandon des terres, où l'on observe encore des espèces héliophiles mais aussi le début de l'installation des espèces sciaphiles et de demi-ombre, et où l'on trouvera la plus grande hétérogénéité et diversité d'habitats (figure 3, p. 315). Ces résultats concordent avec ceux de Delcros (1999), qui constate qu'il faut attendre une vingtaine d'années afin d'obtenir l'optimum de diversité au niveau de la flore. En revanche, l'arrêt du pâturage engendre très rapidement une augmentation de la richesse et la diversité taxonomique de la faune du sol (Alard *et al.*, 1998).

Les mécanismes en jeu

On constate, en Corse, une fermeture des espaces abandonnés avec un changement de la diversité inter-stades (figure 3, p. 315), mais aussi de la composition des communautés végétales (Taton et Roche, 1994 ; Debussche *et al.*, 1996). Une période de déprise agricole succédant à une période de pâturage a permis l'installation d'espèces anémochores (figure 4, p. 316), héliophiles et peu exigeantes sur la qualité des sols, c'est-à-dire des espèces herbacées, SR (*Lotus corniculatus*, *Teucrium marum*) ou tolérantes au stress (*Aira caryophyllaea*, *Nardus stricta*, *Petrohragia saxifraga*) souvent présentes sur les pâtures, avant abandon, mais à l'état de dormance (Lepart et Escarré, 1983). Dans les premiers stades de la succession, on observe également des ligneux piquants, bien qu'ils soient caractéristiques des montagnes méditerranéennes. Il semblerait que la présence de quelques troupeaux ait favorisé la sélection des espèces résistantes au pâturage, c'est-à-dire piquantes (*Genista lobelii* var. *lobeloides*, *Juniperus communis*), odorantes (*Helichrysum italicum*) ou toxiques (*Helleborus lividus* subsp. *corsicus*) (Saïd et Gégout, 2000).

Le premier stade correspond donc à un milieu fortement perturbé avec la dominance d'espèces moins compétitives au moment de l'abandon des terres agricoles, ce qui valide les résultats de Tilman et Paccala (1993) et infirme les résultats de Novakova (1997), qui observe la présence majoritaire d'espèces plus compétitives (C et CSR) dans des prairies sur substrat acide. Par la suite, ces espèces de pelouses et fruticées, souvent opportunistes (Stratégie de type r), ne pouvant ni envahir, ni croître en présence d'autres espèces, vont rapidement (10 ans) faciliter l'installation de quelques ligneux qui, par leur présence, vont former une structure verticale pouvant servir de perchoirs aux oiseaux (Callaway et Walker, 1997). Ainsi, l'accumulation de déjections et de régurgitations au pied de l'arbre faciliterait l'installation de nombreuses espèces ornithochores dans ce stade. La myrmécochorie semble être due à la facilitation de ces espèces par les fourmis suite à un brûlis effectué dans les stades pelouses et fruticées basses, les

graines accumulées dans la fourmière avant incendie pouvant germer rapidement après destruction de la végétation (Lepart et Escarré, 1983). Par la suite, à leur tour, ces espèces seront remplacées par des barochores plus compétitives (Grime, 1979 ; Callaway et Walker, 1997) à stratégie C (*Abies alba*, *Fraxinus ornus*) mais aussi des espèces CS à dissémination principalement zoochore (*Fagus sylvatica*, *Quercus pubescens*, *Rubia peregrina*, *Quercus ilex*) (Lepart et Escarré, 1983). Ces espèces ont souvent des réserves importantes, ce qui leur permet de faire face aux contraintes du milieu et à la compétition avec les autres espèces mais pas de s'installer rapidement (Lepart et Escarré, 1983). Contrairement à d'autres auteurs (Lepart et Escarré, 1983), on observe une quantité importante d'espèces anémochores même dans les stades forestiers (plus de 40 % du nombre total d'espèces à ce stade). Ceci doit être mis en relation avec le fait que la plupart des forêts corses d'altitude sont des pinèdes à Pin laricio ou à Pin maritime ; ces espèces sont non seulement anémochores, mais elles ne forment pas de couvert important, ce qui permet l'installation d'espèces héliophiles, souvent anémochores.

Facilitation et succession

L'ensemble de ces résultats nous permet d'émettre des hypothèses quant aux mécanismes en jeu lors des successions secondaires.

La colonisation des espaces ouverts et peu fertiles par des espèces pionnières, héliophiles, piquantes telle *Juniperus communis* subsp. *alpina* va faciliter l'installation d'espèces sciaphiles, sensibles aux pâturages, telles *Fagus sylvatica*, *Quercus pubescens*, *Abies alba*, en améliorant de façon directe les conditions microclimatiques (lumière, humidité ou température) et les caractéristiques du sol. Ces plantes "nurses" vont également avoir un rôle indirect, en protégeant les jeunes arbres contre les herbivores et en éliminant les compétitives potentielles (Callaway, 1995). En revanche, si elles sont résistantes aux pâturages, elles tolèrent peu l'ombre (Grubb *et al.*, 1996) et vont disparaître au profit des espèces forestières.

Il semble qu'en Corse la présence quasi systématique d'espèces pionnières piquantes (Saïd et Gégout, 2000) dans les premiers stades de la succession s'explique par le rôle d'amélioration de la survie et de la croissance d'une plante par une autre (Callaway, 1997). Ainsi, la plante bénéficiaire, souvent appétante, va probablement avoir un effet négatif sur la croissance et la survie de la plante "nurse", non compétitive (Callaway et Walker, 1997), une fois qu'elle aura franchi la canopée de cet arbuste. Ainsi, la colonisation des espèces en Corse dépend des interactions entre les plantes d'une communauté et du rapport de force entre des relations de compétition et de facilitation entre espèces (Callaway et Walker, 1997).

Implications sur la gestion des espaces protégés

L'intérêt de notre recherche a été de pouvoir quantifier la durée de chaque stade de la succession secondaire, afin de mieux connaître la durée de la période charnière durant laquelle on constate un maximum de diversité et de richesse α , ce qui coïncide avec la période de transition des espèces et un changement de stratégie adaptative des espèces aux conditions de milieux, à la concurrence entre les espèces, à la dissémination. De plus, notre recherche nous a permis de montrer que les successions secondaires sont dues à des corrélations entre stratégies adaptatives (tolérance aux stress, compétitivité, durée de vie, type de dispersion, mode d'adaptation aux perturbations passées), la nature et l'intensité de ces corrélations variant selon l'âge de l'espèce et les conditions de milieux. Nos résultats traduisent bien les concepts de compétition et de facilitation de Callaway et Walker (1997).

Dans une perspective de recherche, il faudrait se pencher sur la diversité des processus et le rôle de chacune des espèces présentes au cours de la succession. En effet, il est important de

protéger l'ensemble des processus liés aux espèces structurantes même si certaines semblent banales en elles-mêmes. Cet aspect montre bien l'importance de fonder la gestion de tels espaces sur une connaissance écologique approfondie des espèces formant chacune de ces communautés végétales. L'enjeu serait d'étudier les espèces prises individuellement, mais aussi dans leurs communautés, et de considérer le paysage dans son entité et pas uniquement les éléments qui le constituent. Ainsi, lorsqu'on attribue à un site le statut de réserve ou d'espace protégé, on doit prendre en compte le fait qu'il sera soumis à une évolution rapide gouvernée par l'expression des traits biologiques du "pool" d'espèces présentes dans le paysage. En effet, nos résultats montrent que la succession est due à une série d'interactions rapides, à caractère de compétition entre espèces et non d'un processus déterministe.

Sonia SAÏD
Chercheur
Unité de Recherche
Écosystème et Paysages montagnards
CEMAGREF Grenoble
Domaine universitaire
BP 76
F-38402 SAINT-MARTIN-D'HÈRES CEDEX

Actuellement
CNERA CS
OFFICE NATIONAL DE LA CHASSE
ET DE LA FAUNE SAUVAGE
1, place Exelmans
F-55000 BAR-LE-DUC
(sonia.said@oncs.gouv.fr)

Jean-Claude RAMEAU
Professeur
Équipe Écosystèmes forestiers
et Dynamique du Paysage
UMR Laboratoire d'Étude des Ressources Forêt-Bois
ENGF
14, rue Girardet
CS 4216
F-54042 NANCY CEDEX
(rameau@engref.fr)

Jean-Jacques BRUN
Directeur de Recherche
Unité de Recherche
Écosystèmes et Paysages montagnards
CEMAGREF Grenoble
Domaine universitaire
BP 76
F-38402 SAINT-MARTIN-D'HÈRES CEDEX
(jean-jacques.brun@cemagref.fr)

Remerciements

Cette recherche a été réalisée grâce au soutien financier de l'Office national des Forêts et de l'Office de l'Environnement Corse. Nos remerciements s'adressent à Jean-Claude Gégout, Philippe Delcros et les trois relecteurs pour les commentaires et suggestions qu'ils ont bien voulu apporter sur cet article.

La nomenclature utilisée est celle de *Flora europae* (Tutin, 1964-1980).

BIBLIOGRAPHIE

- ALARD (D.), POUDEVIGNE (I.), DUTOIT (Th.), DECAËNS (Th.). — Dynamique de la biodiversité dans un espace en mutation. Le cas des pelouses calcicoles de la basse vallée de la Seine. — *Acta Oecologica*, n° 19, 1998, pp. 275-284.
- BARBERO (M.), QUEZEL (P.). — L'Évolution du couvert forestier dans la région Provence-Alpes-Côte d'Azur en relation avec la déprise rurale. Biogéographie, Environnement, Aménagement. — Paris : CNRS, 1988. — pp. 199-212.

- BAZZAZ (F.). — Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. — *Ecology*, n° 56, 1975, pp. 485-488.
- BRAUN-BLANQUET (J.). — Plant sociology - The study of plant communities. — First edition. — New-York, London : McGraw-Hill Book Company, 1932.
- CALLAWAY (R.M.). — Positive interactions among plants. — *The Biological Review*, n° 61, 1995, pp. 306-349.
- CALLAWAY (R.M.). — Positive interactions in plant communities and the individualistic-continuum concept. — *Oecologia*, n° 112, 1997, pp. 143-149.
- CALLAWAY (R.M.), WALKER (L.R.). — Competition and facilitation : synthetic approach to interactions in plant communities. — *Ecology*, n° 78, 1997, pp. 1958-1965.
- DEBUSSCHE (M.), ESCARRÉ (J.), LEPART (J.), HOUSSARD (C.), LAVOREL (S.). — Changes in Mediterranean plant succession : old-fields revisited. — *Journal of Vegetation Science*, n° 7, 1996, pp. 519-526.
- DELCROS (Ph.). — Fermeture des paysages et modifications de la biodiversité : état des connaissances et perspectives. — Saint-Martin d'Hères : Cemagref-Grenoble ; Paris : Muséum national d'Histoire naturelle, 1999. — 100 p.
- GLEASON (H.A.). — The structure and development of the plant association. — *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, n° 44, 1917, pp. 462-478.
- GLOAGUEN (J.-C.), ROZÉ (F.), TOUFFET (J.), CLÉMENT (B.), FORGEARD (F.). — Étude des successions après abandon des pratiques culturales en Bretagne. — *Acta botanica Gallica*, n° 141, 1994, pp. 691-706.
- GRIME (J.P.). — Plant strategies and vegetation processes. — John Wiley & Sons ; Sheffield : University of Sheffield, 1979. — 222 p.
- GRUBB (P.J.), LEE (W.G.), KOLLMAN (J.), WILSON (B.). — Interactions of irradiance and soil nutrient supply on growth of seedlings of ten European tall-shrub species and *Fagus sylvatica*. — *Journal of Ecology*, 84, 1996, pp. 827-840.
- LEPART (J.), ESCARRÉ (J.). — La Succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique. — *Bulletin d'Écologie*, n° 14, 1983, pp. 133-178.
- MOLINIER (R.), MULLER (P.). — La Dissémination des espèces végétales. — *Revue générale de Botanique*, n° 594-597, 1936, pp. 53-72, pp. 152-169, pp. 202-221, pp. 277-293, pp. 341-358, pp. 397-414, pp. 472-488, pp. 533-546, pp. 598-614, pp. 649-670.
- MULLER (S.). — Analyse synchronique des successions végétales après déprise agricole dans les vallées des Vosges du Nord. — *Annales scientifiques de la Réserve de la Biosphère des Vosges du Nord*, n° 2, 1992, pp. 53-67.
- NOVAKOVA (J.). — Agricultural impact on linear vegetation formations : species richness, stand trophy, and plant strategies. — *Ekologia (Bratislava)*, n° 16, 1997, pp. 395-402.
- RAMEAU (J.-C.), MANSION (D.), DUMÉ (G.), LECOINTE (A.), TIMBAL (J.), DUPONT (P.), KELLER (R.). — Flore forestière française. Guide écologique illustré. Tome 2 : Montagnes. — Paris : IDF, 1993. — 2421 p.
- RAUNKIAER (C.). — The life-forms of plants and plant geography. Collected papers. — Oxford : Clarendon Press, 1934.
- SAÏD (S.). — Modélisation spatio-temporelle de la dynamique de la végétation dans l'aire naturelle du Pin laricio en Corse. — ENGREF, Cemagref, Université Pascal-Paoli de Corse, 2000. — 239 p.
- SAÏD (S.). — Variation floristic diversity and life-form during secondary succession in a Mediterranean Island (Corsica). — *Plant Ecology*, 162, 2001, pp. 67-76.
- SAÏD (S.), AUVERGNE (S.). — Influence anthropozoogène sur l'évolution des paysages en Corse du Sud depuis 1950 : cas de la région de Zicavo en Corse. — *Revue de Géographie alpine*, 3, 2000, pp. 39-49.
- SAÏD (S.), DELCROS (Ph.). — Analyse spatiale de la dynamique de la végétation dans l'aire naturelle du Pin laricio en Corse. — *Écologie* (sous presse).
- SAÏD (S.), GAMISANS (J.), BEDECARRATS (A.), DELCROS (Ph.), RAMEAU (J.-C.). — Influence de la déprise agricole et des variations mésoclimatiques sur la végétation en Corse (Ile méditerranéenne). — *Annals of Forest Science*, n° 58, 2001, pp. 615-624.
- SAÏD (S.), GÉGOUT (J.-C.). — Using the age of the oldest woody specimen for studying post-pasture successions in Corsica (Mediterranean Island). — *Acta Œcologica*, n° 21, 2000, pp. 193-201.
- SHANNON (C.), WEAVER (W.). — The mathematical theory of communication. — Urbana : University of Illinois Press, 1949.
- TATONI (T.), MAGNIN (F.), BONIN (G.), VAUDOUR (J.). — Secondary successions on abandoned cultivation terraces in calcareous Provence. I- Vegetation and soil. — *Acta Œcologica*, n° 15, 1994, pp. 431-447.

- TATONI (T.), ROCHE (P.). — Comparison of old-field and forest revegetation dynamics in Provence. — *Journal of Vegetation Science*, n° 5, 1994, pp. 295-302.
- TER BRAAK (C.J.F.). — Correspondence analysis of Incidence and Abundance Data : Properties in Terms of a Unimodal Response Model. — *Biometrics*, 41, 1985, pp. 859-873.
- TILMAN (D.), PACCALA (S.). — The maintenance of species richness in plant communities. *In* : Species diversity in ecological communities / R.E. Ricklefs & D. Schluter Eds. — Chicago : University of Chicago Press, 1993. — pp. 13-25.
- URSIC (K.A.), KENKEL (N.C.), LARSON (D.W.). — Revegetation dynamics of cliff faces in abandoned limestone quarries. — *Journal of Applied Ecology*, n° 34, 1997, pp. 289-303.
- VANKAT (J.L.), SNYDER (G.W.). — Floristics of a chronosequence corresponding to old field-deciduous forest succession in Southwestern Ohio-I-Undisturbed vegetation. — *Bull. Torrey Bot. Club*, n° 118, 1991, pp. 365-376.
- WESTMAN (W.E.). — Diversity relations and succession in californian coastal sage scrub. — *Ecology*, n° 62, 1981, pp. 170-184.

ÉVOLUTION ET DIVERSITÉ VÉGÉTALES EN CORSE SUITE À LA DÉPRISE AGRICOLE (Résumé)

Depuis une cinquantaine d'années, la pression anthropique sur les milieux naturels diminue en Corse, ce qui entraîne une modification de la végétation. L'objectif de cet article est l'étude de l'évolution des mécanismes dynamiques (dispersion des graines, forme biologique, stratégie adaptative de Grime) au cours de la succession secondaire et l'effet des changements de la végétation sur la diversité végétale. Les changements de la végétation ont été étudiés à partir de 375 relevés. Ceux-ci ont permis d'étudier la composition floristique de chaque stade d'évolution de façon qualitative et quantitative. Les résultats montrent un changement d'espèces et de conditions de milieux, avec un passage progressif des espèces héliophiles, anémochores et peu exigeantes vis-à-vis de la qualité des sols, à des forêts denses constituées de phanérophytes zoochores ou barochores, compétitives.

CHANGES IN VEGETATION AND PLANT DIVERSITY IN CORSICA AS A RESULT OF AGRICULTURAL ABANDONMENT (Abstract)

In the last fifty years, vegetation in Corsica has changed as a result of diminished pressure from man. The article's purpose is to examine the changes in the dynamic mechanisms (seed dispersal, biological form, Grime's adaptive strategy) during secondary succession and the effects of vegetation changes on plant diversity. Changes in vegetation were investigated by means of 375 recordings used to examine the floristic composition of each stage of development in qualitative and quantitative terms. Results indicated that species and environmental conditions have changed, gradually switching from heliophilic species that are anemochorous and undemanding as to soil quality, to dense forests of competitive zoochorous or barochorous phanerophytes.

CESSION DE COLLECTION

Un de nos abonnés souhaite vendre sa collection de la *Revue forestière française* pour les années 1949 à 1992 inclus.

Pour tout renseignement, contacter la Rédaction de la Revue au 03.83.39.68.22.