

Faculté des Sciences et Techniques

THESE

présentée en vue de l'obtention du

Doctorat en Sciences

de l'Université de Corse

Spécialité : Biologie des Populations et Ecologie

par

Christophe PANAÏOTIS

ETUDE DES POTENTIALITES DE PERENNISATION DU CHÊNE VERT

(*Quercus ilex* L.) EN CORSE : LE CAS DE LA FORÊT DU FANGO

(Réserve de l'Homme et la Biosphère)

Soutenue le 12 Décembre 1996, devant la Commission d'Examen

J. Gamisans	Maître de Conférences, Université de Toulouse III (Rapporteur)
R. Loisel	Professeur, Université d'Aix-Marseille III
G. Paradis	Maître de Conférences, Université de Corte
F. Romane	IR, Doct.-Es-Sciences, CEFÉ-CNRS de Montpellier (Rapporteur)
D. Viale	Professeur, Université de Corte

A ma mère...
A mon père,
Aux miens...

Dans la vie, si tu avances tu meurs.
Si tu recules, tu meurs aussi. Alors
pourquoi hésites-tu à avancer ?

(Poème Bantou, Afrique-du-Sud)

Remerciements

En tout tout premier lieu, je tiens à remercier la forêt. Ces chênes verts de la vallée du Fango m'ont accueilli il y a quelques années déjà. Ils m'ont souri et je me suis réjoui à voir les petits s'enraciner et pousser à leur rythme, comme les anciens qui n'en finissent pas de mourir, à leur rythme aussi. La forêt méditerranéenne est fascinante, cette forêt l'est peut-être encore plus que toute autre. Elle chante de tous ces bruits qui font que la forêt est un monde où l'on se sent vraiment bien, un endroit qui apporte la quiétude. Et ces vieux chênes, ces « papés », qui nous regardent nous évertuer à comprendre un peu d'eux-mêmes, pour en puiser un peu de paix...

Ce travail entre dans le cadre d'un programme quinquennal sur les « potentialités de régénération du chêne vert dans la vallée du Fango » (réserve Man & Biosphere). Cette étude a reçu des financements du MAB-France et du Ministère de l'environnement. De plus, elle a bénéficié d'une bourse de recherche et développement financée par la Collectivité Territoriale de Corse, la Communauté Européenne et le Parc Naturel Régional de Corse.

Je tiens à remercier les personnes qui sont à l'origine de ce projet : M. Gilbert Long et Mme Denise Viale. Mme Viale est aussi codirectrice de cette thèse ; elle m'a « lancé » dans ce programme de recherche avec tout l'enthousiasme qu'on lui connaît. Elle m'a aussi permis de réaliser ce travail à l'Université de Corse, qui se situe dans un cadre unique et donne aux étudiants une qualité de vie tout à fait exceptionnelle. Qu'elle en soit remerciée.


Le programme de recherche a été soutenu au Ministère de l'environnement par M. Marcel Barbéro. Je le remercie pour son aide et ses conseils dans l'élaboration de ce programme.

M. Roger Loisel, codirecteur de thèse, a dirigé les parties scientifiques et financières de ce travail. Il a toujours su me conseiller de façon juste de par ses compétences en écologie forestière et m'a fait profiter de ces nombreuses expériences en milieu méditerranéen. Je le remercie aussi pour m'avoir permis de rencontrer d'autres scientifiques qui m'ont aiguillé sur mes travaux.

Je veux remercier avec beaucoup de plaisir M. Jacques Gamisans qui a bien voulu me faire l'honneur d'être rapporteur de cette thèse. Personnage illustre en Corse, il a suivi avec bienveillance mes pérégrinations dans le maquis et m'a fait partager ses connaissances et sa passion pour la végétation de cette île...

M. François Romane est lui aussi rapporteur de ce mémoire. Il a toujours montré beaucoup d'enthousiasme et d'intérêt pour ces travaux. Je tiens à le remercier pour tout cela ainsi que pour son aide et ses conseils avisés au cours de ces années.

J'adresse des remerciements tous particuliers à M. Guilhan Paradis qui a accepté de participer au jury. Son énergie se reflète dans son enseignement et ses discussions ; il sait donner le goût aux étudiants à l'étude de la végétation de la Corse.

J'exprime ma gratitude à Mme Françoise Serre-Bachet () et Mrs. Maurice Reille, Louis Tessier et Michel Thinon qui ont su me transmettre un tout petit peu de leur passion dans le domaine de la paléoécologie, ainsi que M. Gilles Bonin pour ses conseils techniques.

Je tiens à remercier Patrick Lepaulmier et Guy-François Frisoni qui insufflent une dynamique à la Réserve Mondiale de la Biosphère de Corse et qui le font toujours avec beaucoup d'amabilité.

Michel Muracciole et Olivier Patrimonio, de l'Agence pour la Gestion des Espaces Naturels en Corse, m'ont permis d'étendre mes expérimentations dans le magnifique taillis de chênes verts de l'arrière-plage de Galéria. Je les remercie pour leur concours.

Je veux remercier M. Georges Viale et M. Bernard Roché, de l'Association Ecologique pour l'Etude du Maquis, qui m'ont permis de loger au coeur de la forêt du Fango, au laboratoire d'Ecologie de Pirio, pendant deux années.

Pirio, c'est aussi un fabuleux lieu de rencontre avec d'éminents scientifiques qui se retrouvent loin de leurs laboratoires et de leurs soucis. Le contact devient dès lors beaucoup plus facile et tellement enrichissant. C'est

là que j'ai pu y rencontrer toute « l'équipe Blondel » au grand complet : Jacques Blondel, Philippe Perret, Marie Maistre, Marcel Lambrecht et les thésards. Ils m'ont tous apporté un peu de soleil... certainement détiennent-ils ce pouvoir par leurs longues discussions avec ces charmantes mésanges qui accompagnent les amoureux de la yeuseraie...

On peu rencontrer, au hasard des chemins forestiers, des personnages respectables par leur savoir. J'ai eu la chance de rencontrer ainsi Mrs. Camille Ferry et Jacques Marion...

Un très grand merci à Hala Barakat et Christopher Carcaillet pour leur gentillesse et pour tout ce qu'ils ont pu m'apporter par leurs connaissances en matière de charbons et en matière grise...

Je veux remercier les enseignants et techniciens de l'Université de Corte qui m'ont toujours apporté leur aide : Anne Luciani, Marie-Madeleine Spella, Christine et Gérard Pergent, Antoine Orsini, Michel-Claude Weiss, Michèle Salotti, Antoine, Antoine et Jimmy.

Un coup de chapeau à Michèle Dougny et Francine Pozzo di Borgo, qui chacune sans le savoir, de part et d'autre de la mer, rendent la vie de milliers d'étudiants plus facile et plus aimable...

Un travail de thèse est souvent synonyme de gros problèmes en statistiques. Montagnes insurmontables, il n'y aura pas... grâce à des gens qui sont prêts à sacrifier un peu de leur temps pour transmettre leur logique. M. Maurice Roux fait partie de ces personnes qui rendent le travail de nombreux chercheurs et étudiants parfois plus limpide..., qu'il trouve ici l'expression de toute ma gratitude.

Catherine Fernandez, avec beaucoup de compétence, a elle aussi permis de démêler certains noeuds dans ce domaine. Et, en plus, elle fait très bien la cuisine...

Vanina Pasqualina, quand à elle ne fait pas de statistiques, et pourtant il est toujours intéressant de discuter avec elle au bord de la Restonica...

Nelly Terris ne fait ni trop de statistiques, ni trop la cuisine d'ailleurs... et pourtant son bon coeur est toujours au rendez-vous des coups durs de la vie...

Travailler dans une forêt domaniale exceptionnelle, c'est aussi rencontrer de nombreuses personnes de l'Office National des Forêts qui, à des niveaux divers, m'ont apporté leur soutien pendant ces années. Je tiens à remercier : M. Dominique Astorg, M. Bourcet, M. Noël, M. Bernard Couhert, Philippe Delon, Michel Gürtner, Antoine et Joseph, Dominique Nicolini, Laurent Rivière, Achille Pioli, Eric Istrya, Gilles, Frank Richard, Eric Serantoni.

Une pensée toute particulière au gardien des vieux chênes avec qui j'ai eu le temps de partager de nombreux repas et de nombreuses discussions. J'espère Bob, que tout va très bien se passer après ce départ loin de cette magnifique maison forestière...

J'ai toujours été très bien accueilli au Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CNRS) à Montpellier. Je remercie M. Grandjanny, Ute Marek, Maurice Méthy, Paul Isenmann pour leur aide précieuse.

Je me permets de remercier la Direction de l'Office du Développement Agricole et Rural de Corse, en les personnes de M. Salvat et M. Grimaldi, qui m'ont aménagé un emploi du temps me permettant de mener à bien la rédaction de cette thèse. Jean-Christophe Giuliani, Yves Bernot et Marc Guiziou, mes collègues et camarades du Service Forestier m'ont, quant à eux, apporté beaucoup par leurs excellentes compétences en matière forestière qu'ils m'ont fait partager avec beaucoup de sympathie. Merci aussi à Michel Costa de la DDAF.

Un très grand merci à Marie-Dominique Loÿe-Pilot qui m'a fourni l'ensemble de ses données pluviométriques et qui m'a toujours apporté son soutien. Il en est de même pour Catherine Cibien, ambassadrice du MAB, qui a toujours un mot agréable à donner.

Merci à tous ceux qui m'ont donné, chacun à leur manière, les meilleurs instants : Antoine et François Siméoni pour leurs voyages philosophiques au coeur du Fango, Amid et son thé à la bergamote, Véro et ses gâteaux, Marie-Laure et Jean-Jacques pour leur convivialité, Emmanuel et ses disquettes magiques, Bigood et Natachou pour le bonheur qu'ils dégagent, Chris et son humeur, Frédéric et ses plantes, Denise et ses coups de coude,

Coco et son extraordinaire gentillesse, Caroline et ses chats, Clairette et son accent, Sylvain l'unique, Ricou et son flegme à toute épreuve, Marie-Jo et ses moments Schweppes, Agnès, ah Agnès, il y aurait un roman à écrire..., Corinne n'est pas ma cousine et pourtant elle en a pris la silhouette, pour mon plus grand plaisir, Brenda et Anne au-delà des murs des châteaux, Pascaline et princesse pour les moments nature...

Et tous ceux et toutes celles que je n'ai pas oublié.

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE.....	15
<i>La forêt corse</i>	<i>17</i>
1. Présentation des espèces.....	17
2. Le passé lointain et récent de la végétation.....	17
3. Le rôle de l'homme sur l'évolution de la forêt	17
4. La forêt corse aujourd'hui	18
5. Les aspects de la gestion forestière en Corse	21
<i>Situation actuelle du sujet</i>	<i>21</i>
<i>La forêt du Fango.....</i>	<i>22</i>
<i>Problèmes posés et objectifs de l'étude.....</i>	<i>22</i>
<i>Plan de l'étude.....</i>	<i>23</i>
PRESENTATION DU SITE D'ETUDE.....	25
<i>Le climat.....</i>	<i>27</i>
1. Les précipitations.....	27
2. Les températures.....	27
3. Diagrammes ombrothermiques	27
4. Les vents.....	28
5. L'insolation	28
<i>La géologie.....</i>	<i>32</i>
<i>Les sols</i>	<i>32</i>
<i>Aspects anthropiques.....</i>	<i>33</i>
<u>PREMIERE PARTIE : ETUDE BIOLOGIQUE DU CHENE VERT</u>	<u>34</u>
<u>CHAPITRE 1 : LA GERMINATION</u>	<u>36</u>
1. INTRODUCTION	36
1.1. Notes sur le drageonnement du chêne vert.....	36
1.2. Objectifs	37
1.3. La glandée	37
1.3.1 Au niveau de l'individu	37
1.3.2 Au niveau de la population	38
1.4. Prédation-dissémination	38
2. METHODES	39
2.1. Notes sur la typologie.....	40
2.2. Echantillonnage.....	40
2.3. Caractéristiques stationnelles	41
2.4. Mesures.....	45
2.4.1 Pourcentage de levée et de mortalité des germinations	45
2.4.2 Le microclimat lumineux	46
2.4.3 Le sol	46
2.5. Traitements statistiques des données.....	48
3. RESULTATS - DISCUSSION.....	48
3.1. Germination en pépinière	48
3.1.1 Résultats.....	48

3.1.2 Discussion-Conclusion	49
3.2. Simulation d'une régénération par semis (sous cages anti-rongeurs)	50
3.2.1 Pourcentage de levée des semis	50
3.2.2 Taux de mortalité des semis	52
3.2.3 Facteurs abiotiques intervenant sur les taux de levée et de mortalité des plantules	54
3.2.4 Potentiel optimal de régénération	58
3.3. Germination dans les stations.....	59
3.3.1 Nombre de levées des semis.....	59
3.3.2 Mortalité des semis au bout de deux ans.....	60
3.3.3 Potentiel réel de régénération.....	61
4. CONCLUSION	62
CHAPITRE 2 : LA CROISSANCE DES PLANTULES ET DES JEUNES PLANTS.....	64
1. INTRODUCTION	64
1.1. Objectifs	65
2. METHODES	65
2.1. Echantillonnage.....	65
2.2. Mesures	65
2.3. Traitements statistiques des données	67
3. RESULTATS - DISCUSSION.....	69
3.1. Croissance des plantules	69
3.1.1 Première année de croissance.....	69
3.1.2 Croissance suivie pendant deux ans.....	71
3.2. Croissance des jeunes plants	71
3.2.1 Structure de la régénération	72
3.2.2 Accroissement moyen dans toutes les stations	75
3.2.3 Vitesse de régénération	76
3.2.4 Impact du broutage sur l'accroissement	78
3.2.5 Accroissement moyen par classe de taille	81
3.3. Facteurs abiotiques agissant sur la croissance des jeunes plants.....	88
3.3.1 Influence climato-géographique sur la croissance	88
3.3.2 Influence du microclimat lumineux sur la croissance	90
3.3.3 Influence des paramètres du sol sur la croissance	94
4. CONCLUSION	97
CHAPITRE 3 : LA CROISSANCE DES REJETS.....	99
1. INTRODUCTION	99
1.1. Notes sur l'origine des rejets	99
1.2. Objectifs	100
2. METHODES	100
2.1. Echantillonnage.....	100
2.2. Caractéristiques stationnelles	100
2.3. Mesures	101
2.4. Traitement des données.....	102
3. RESULTATS - DISCUSSION.....	102
3.1. Croissance des rejets dans les stations.....	102
3.1.1 Impact du broutage sur l'accroissement des rejets.....	103
3.1.2 Accroissement moyen des rejets dans les stations.....	104

3.2. Un cas particulier : quelques caractéristiques des vieilles souches	106
3.2.1 Age des brins en fonction du diamètre des souches	106
3.2.2 Accroissement sur la circonférence et accroissement radial.....	108
3.2.3 Etat sanitaire des vieilles souches	109
3.2.4 Vitalité des vieilles souches	111
4. CONCLUSION	113
CHAPITRE 4 : COMPARAISON DES CROISSANCES	115
1. INTRODUCTION	115
1.1.Objectifs	116
2. METHODES	116
2.1. Echantillonnage.....	116
2.2. Mesures	116
2.3. Traitement des données.....	117
3. RESULTATS - DISCUSSION.....	117
3.1. Comparaison de la croissance entre les semis et les rejets	117
3.2. Compétition entre les espèces dans les stations.....	118
4. CONCLUSION	122
CONCLUSION : CAPACITE DE REGENERATION ET DE RENOUVELLEMENT DU CHENE VERT	123
DEUXIEME PARTIE : ETUDE DYNAMIQUE DES PEUPELEMENTS DE CHENES VERTS	125
CHAPITRE 1 : DYNAMIQUE ANCIENNE DES CHÊNAIES VERTES DANS LA VALLEE DU FANGO.....	127
1. INTRODUCTION	127
1.1. Objectifs	127
2. DONNEES BIBLIOGRAPHIQUES	127
2.1. La végétation primitive	127
2.2. XIV-XVIIème siècle	128
2.3. XVII-XVIIIème siècle	128
2.4. Du XIXème à nos jours.....	130
3. COMPLEMENTS A L'HISTOIRE ANCIENNE DE LA VEGETATION DE LA VALLEE	131
3.1. Introduction.....	131
3.2. Méthodes	132
3.3. Résultats	132
3.4. Discussion	139
3.4.1 Commentaire sur les espèces.....	139
3.4.2 Evolution de la végétation	140
3.4.3 Cause du changement	141
3.4.4 Origine des incendies.....	141
3.4.5 Hypothèse	142
3.5. Conclusion	142
CHAPITRE 2 : ETUDE DYNAMIQUE SYNCHRONIQUE DU PEUPELEMENT NATUREL ACTUEL, DES REGENERATIONS ET DES REJETS	143
1. INTRODUCTION	143
1.1. Objectifs	143
2. METHODES	143
2.1. Echantillonnage.....	143
2.2. Caractéristiques stationnelles	144

2.3. Mesures	144
2.4. Traitement des données	149
3. APPORT DE L'ANALYSE DE LA STRUCTURE DU PEUPLEMENT A LA CONNAISSANCE DE LA DYNAMIQUE RECENTE.....	149
3.1. Résultats	150
3.2. Discussion - Conclusion.....	152
4. APPORT DE L'ANALYSE DES STRUCTURES DES SEMIS ET DES REJETS A LA CONNAISSANCE DES POTENTIALITES DYNAMIQUES DU PEUPLEMENT.....	154
4.1. Résultats	154
4.2. Discussion-Conclusion.....	155
5. ROLE PARTICULIER DES TROUEES NATURELLES DANS LA DYNAMIQUE DU PEUPLEMENT	156
5.1. Datation des trouées naturelles.....	156
5.1.1 Introduction	156
5.1.2 Résultats - Discussion	157
5.1.3 Conclusion.....	159
5.2. Diversité des trouées naturelles.....	159
5.2.1 Introduction	159
5.2.2 Résultats-Discussion.....	160
5.2.3 Conclusion.....	161
5.3. Etude de la composition floristique des trouées naturelles.....	163
5.3.1 Introduction	163
5.3.2 Apport de l'analyse factorielle des correspondances	164
5.3.3 Apport de l'analyse canonique des correspondances.....	168
5.3.4 Apport du calcul de permutations aléatoires	171
5.3.5 Conclusion	173
5.4. Croissance des jeunes plants et des rejets dans les trouées naturelles	174
5.4.1 Introduction	174
5.4.2 Taille moyenne des jeunes plants.....	174
5.4.3 Structure de la régénération	175
5.4.4 Croissance des jeunes plants dans les trouées.....	177
5.4.5 Croissance des rejets dans les trouées	179
5.4.6 Conclusion	180
5.5. Taux théorique de renouvellement du peuplement.....	180
CONCLUSION : DYNAMIQUE NATURELLE DES PEUPLEMENTS DE CHÊNES VERTS	182
SYNTHESE ET PERSPECTIVES	184
1. DYNAMIQUE GENERALE.....	186
2. GESTION DES ECOSYSTEMES	187
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	191
ANNEXES.....	ERREUR ! SIGNET NON DEFINI.

INTRODUCTION GENERALE

LA FORET CORSE

La Corse est l'île de Méditerranée la plus boisée. En effet, près d'un tiers de sa surface est recouverte de forêts et si l'on y ajoute les maquis boisés, on arrive facilement à plus de la moitié du territoire de l'île.

1. Présentation des espèces

Au niveau climatique, la Corse présente tous les étages de végétation, le sommet (le Monte Cinto) culminant à 2 710 mètres. Les espèces forestières inféodées à cet étagement sont pour les principales, du thermoméditerranéen (de 0 à 400-600 m) au montagnard (de 1 000-1 300 m à 1 600-1 800 m), le chêne-liège (*Quercus suber* L.), le chêne vert (*Quercus ilex* L.), le pin maritime (*Pinus pinaster* Aiton subsp. *hamiltonii* Huguet del Villar), le chêne blanc (*Quercus pubescens*), le châtaignier (*Castanea sativa* Miller), le hêtre (*Fagus sylvatica* L.), le pin laricio (*Pinus nigra* Arnold subsp. *laricio* Maire) et le sapin blanc (*Abies alba* Miller). Toutes ces espèces sont considérées comme spontanées par Reille (1975), mis à part peut-être le châtaignier dont la présence permanente durant les derniers douzes millénaires « n'est pas certaine mais hautement probable » (Gamisans 1991). Gamisans (1975) ajoute que l'if (*Taxus baccata* L.) et le houx (*Ilex aquifolium* L.) auraient constitué de véritables forêts à l'étage supraméditerranéen (de 700-1 000 m à 1 000-1 300 m) avant leur éradication par les bergers du fait de la toxicité des baies pour le bétail.

Il est difficile de parler de la forêt corse en la dissociant du maquis qui, de façon littérale, correspondait à « une végétation arbustive d'une hauteur suffisante pour permettre à des hommes de s'y cacher et d'y vivre à l'écart de leurs semblables » (Gamisans & Marzocchi 1996). Actuellement, les botanistes désignent sous le terme de maquis, une formation arbustive sclérophylle dominée par des Ericacées (*Erica arborea* L. et *Arbutus unedo* L. en Corse) qui croissent sur substrat siliceux sous climat méditerranéen (Gamisans 1991).

2. Le passé lointain et récent de la végétation

La végétation actuelle de la Corse est « l'aboutissement des affinités écologiques entre les espèces végétales, de leur mise en place non synchrone, ou bien de leur compétition dans le cas d'une installation simultanée » (Gamisans 1991). Une grande partie de cette végétation était déjà en place lors de la rotation du bloc corso-sarde (Contandriopoulos 1981) à la fin de l'Oligocène (il y a environ 25 millions d'années), même si le climat était alors de type subtropical. Les équipes de Géologie et de Botanique de l'Université de Corse viennent de trouver, dans du tuf ignimbritique de 18-19 millions d'années, des fragments de charbons de bois qui ont été identifiés par M. Thinon (Université d'Aix-Marseille III) comme appartenant aux genres *Sequoia* et *Arbutus* (Ottaviani-Spella *et al.* 1995, 1996). Le climat méditerranéen (à sécheresse estivale) ne serait apparu qu'au Pliocène moyen (4 millions d'années environ) permettant une différenciation de la végétation de type méditerranéen (Gamisans & Jeanmonod 1993). Depuis, des périodes froides et sèches à végétation steppique et des périodes tempérées à forêts caducifoliées ont alternés. Au Pléistocène, la glaciation du Würm (100 000-16 000 BP¹) et en particulier le Pléni-Würm final (25 000-16 000 BP), est considérée comme « un état minimum qui a en quelque sorte effacé les végétations antérieures » (Reille 1975, Pons 1984). En fait, en Corse, pendant cette période aride et très froide, les glaciers n'ont pas atteint la mer et les végétations forestières devaient être localisées dans de nombreux refuges, notamment en basse altitude (Gamisans 1991). C'est à partir de ces zones que la recolonisation du territoire s'est effectuée.

3. Le rôle de l'homme sur l'évolution de la forêt

¹ BP : *Before Present* : Pour les datations au radiocarbone 14, l'année de référence est 1950.

Depuis l'Holocène (10 000 BP), la composition floristique de la végétation de la Corse s'est peu modifiée même si elle a subi des oscillations altitudinales dues aux variations climatiques (Reille 1975). Les principaux bouleversements du paysage végétal dans les derniers millénaires résultent de l'action anthropique (Gamisans 1991). Les différents auteurs sont en désaccord sur les dates du début de cette action sur la dynamique des écosystèmes. Pour Vernet & Thiebault (1987), Reille (1977) ne tient compte de l'impact de l'homme sur la végétation qu'à partir du Subatlantique (2 700 BP), alors que les premières installations néolithiques datent de 7 600 BP (Weiss & De Lanfranchi 1976). Les toutes dernières découvertes paléontologiques indiquent que l'homme était présent il y a 20 000 BP en Sardaigne, au Pléistocène supérieur (Sondaar *et al.* 1995), mais peut-être aussi en Corse pendant cette période (Grotte de Macinaggio). Toute la question est de savoir s'il était déjà en mesure de modeler la végétation, en particulier à l'aide du feu. L'agriculteur néolithique a, quant à lui, pratiqué la gestion de l'espace par l'incendie, mais il a aussi coupé, cultivé et apporté des espèces végétales étrangères à l'île.

Parmi ces espèces figuraient certainement des espèces forestières. Même si de nombreux doutes ont été levés pour la période « récente » par les analyses polliniques effectuées par Reille (1975) sur le pourtour et à l'intérieur de l'île, il subsiste néanmoins des questions pour les pins (*laricios*) en Corse. Leur fréquence optimale est décalée de 1 000 ans par rapport à tous les sites étudiés à travers l'Europe (Reille, comm. pers.). Grâce à l'analyse pollinique, Reille (1990) a pu montrer que les chênaies caducifoliées se sont raréfiées corrélativement au développement de l'agriculture néolithique, en particulier dans la partie orientale de la Corse vers 5 600 BP.

Dès ce moment, l'histoire de la forêt corse est imprégnée de l'histoire mouvementée de l'île. Les invasions successives ont eu un impact certain sur les forêts, en particulier sur celles proches du littoral. Il y aurait eu des expéditions arabes pour s'emparer de bois de marine dès la fin du VII^{ème} siècle ; un commerce de bois de chauffage aurait existé avec Pise au XIII^{ème} siècle ; l'exploitation de quelques forêts du nord-ouest de l'île aurait été réalisée par les génois avant le XVI^{ème} siècle (Rota 1991). La possession du bois devenait, à cette époque, le noeud décisif de la puissance maritime et le manque de forêts dans la Méditerranée musulmane aurait déterminé « le passage de la domination de la mer et des centres moteurs du grand commerce maritime, de la Méditerranée musulmane à la Méditerranée chrétienne » (Lombard 1958).

Au début du XVI^{ème} siècle, la République de Gênes était l'une des plus grandes puissances maritimes de la Méditerranée. La forêt corse représentait une réelle richesse pour les génois (des entrepreneurs privés contrôlaient la filière bois de marine de la coupe jusqu'à la construction des navires). Plusieurs forêts du littoral seront exploitées d'une manière « sauvage », alors que les forêts de l'intérieur (et en particulier dans le sud de la Corse) seront assujetties à une réglementation plus stricte, et on y pratiquera même une certaine forme de sylviculture (Rota 1991).

En 1768, la Corse est rattachée au royaume de France et, en 1772, est édicté le premier acte forestier « L'ordonnance du Roy sur la matière des bois et forêts pour l'isle de Corse » au vu « du mauvais état de ces bois » dû aux « abroutissements, incendies et guerres ». Les forêts corses constituent toujours une véritable richesse d'intérêt naval sous Louis XV et Louis XVI pour s'opposer à l'Angleterre (Bourcet 1994). Mais deux paramètres importants freineront l'exploitation de ces bois. D'une part, l'inaccessibilité des massifs entraînera des coûts très élevés de mobilisation de ces bois, d'autre part, les chantiers subiront des attaques de la part des populations. Près de 500 km de routes forestières seront pourtant construites entre 1852 et 1884 à un rythme exceptionnellement élevé (jusqu'à 40 km par an de 1853 à 1864), « niveau rarement atteint de nos jours malgré les moyens techniques déployés » (Bourcet 1994).

4. La forêt corse aujourd'hui

Depuis un peu moins d'un siècle, les surfaces boisées ont augmenté, conséquence directe de la désertification des campagnes et de la diminution des surfaces agricoles (impact des deux guerres mondiales).

En effet, il est probable, en l'absence d'incendies importants et de campagne d'exploitation de grande envergure, que les différences constatées soient liées à la difficulté d'évaluer de vastes surfaces de maquis boisés (IFN 1988).

La Figure 1 retranscrit cette évolution. Il convient de préciser que jusqu'en 1961, les surfaces boisées sont calculées à partir du cadastre. Puis en 1971, les estimations sont réalisées d'après les enquêtes « d'utilisation du territoire » et de deux inventaires de l'IFN en 1976-1977 et en 1987-1988 (IFN 1988). Seule cette différence au niveau des sources de données sur les surfaces forestières peut expliquer la chute de la courbe constatée entre 1961 et 1971 (IFN 1988).

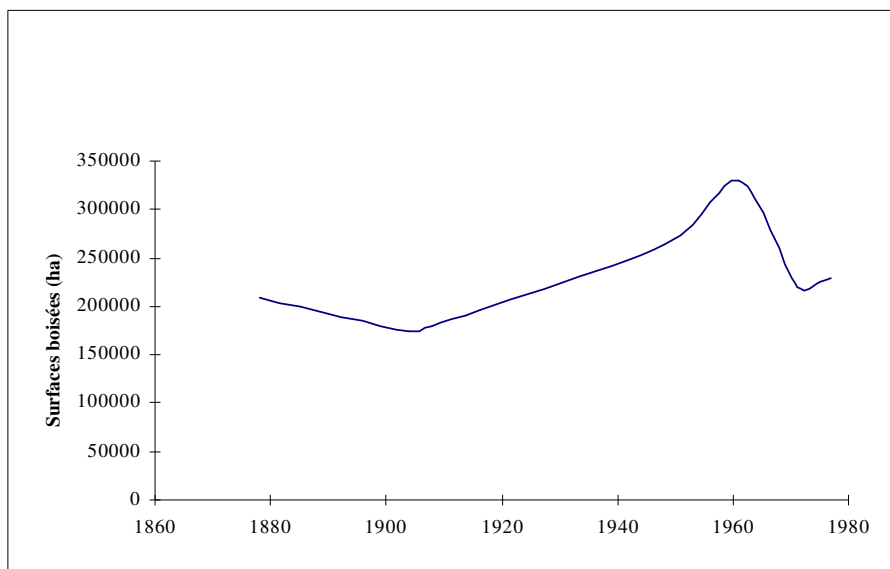


Figure 1 : Evolution des surfaces forestières en Corse (Source : Ministère de l'agriculture, SRFB de Corse d'après IFN 1988)

Malgré les feux, le taux de boisement de la Corse continue d'augmenter, notamment dans le Cap Corse, la Plaine orientale et la Balagne (régions les moins boisées en 1977) (IFN 1988). Actuellement, les espaces boisés couvrent plus de 250 000 ha (à l'exception des maquis) pour la totalité de l'île (SRFB 1991). Les principales essences dites de « production » occupent les superficies suivantes (Tableau I) ; la différence avec la totalité de la surface forestière correspond aux boisements jugés « improductifs » (alignements, maquis plus ou moins boisés, boqueteaux isolés, *etc* non inventoriés) (SRFB 1991).

Tableau I : Superficies (en ha) occupées par différentes essences en Corse (IFN 1988)

	Superficies (ha)
Chêne vert	51 326
Pin maritime	23 508
Châtaignier	20 972
Pin laricio	20 775
Chêne-liège	11 747
Hêtre	11 340
Chêne pubescent	3 648

Le volume sur pied est de l'ordre de 22.7 millions de m³ répartis en 11.4 millions de m³ pour les feuillus et en 11.3 millions de m³ pour les résineux (IFN 1988). La productivité moyenne annuelle à l'hectare, par essence et pour tous les types de propriétés (SRFB 1991), serait de :

- ⇔ 2.51 m³.ha⁻¹.an⁻¹ pour le chêne vert
- ⇔ 3.28 m³.ha⁻¹.an⁻¹ pour le chêne pubescent
- ⇔ 2.41 m³.ha⁻¹.an⁻¹ pour le châtaignier
- ⇔ 2.75 m³.ha⁻¹.an⁻¹ pour le hêtre

⇔ 6.42 m³.ha⁻¹.an⁻¹ pour les pins maritime et laricio

Les forêts sont largement sous-exploitées du fait, en particulier, des difficultés de desserte des massifs forestiers (certains massifs peuvent être considérés comme impossible à exploiter). La récolte annuelle est de 75 000 m³ pour les feuillus (17 % de la possibilité biologique), 12 000 m³ pour les résineux (22 % de la possibilité biologique) et entre 15 000 et 20 000 quintaux de liège (40 à 50 % de la récolte potentielle théorique) (SRFB 1991, ODARC 1995).

La répartition des surfaces boisées par type de peuplement (Tableau II) met en évidence des différences importantes entre la forêt soumise et la forêt privée. Les futaies représentent 71.7 % en forêt soumise contre 15.9 % en forêt privée. De plus, les pins constituent 50 % des surfaces en forêt soumise, alors que ce sont le maquis boisé et le taillis de chêne vert qui représentent près de la moitié des surfaces en forêt privée.

Le chêne vert ne faillit pas à la règle, plus de 14 % des surfaces boisées sont couvertes par les futaies en forêt soumise contre un peu plus de 9 % en forêt privée. Le chêne vert est l'essence dominante de la forêt privée (elle regroupe 85 % des peuplements) (Leccia *et al.* 1995). Les volumes de bois sur pied pour la Corse sont de l'ordre de 4 369 000 m³ avec un accroissement courant annuel de 129 200 m³ (IFN 1988). Les estimations de la récolte de bois de feu sont difficiles, Leccia *et al.* (1995) retiennent le chiffre de 40 000 m³ de chêne vert par an, qui correspond à environ 30 % de l'accroissement annuel. Il y a donc une sous-exploitation de la ressource.

Tableau II : Répartition des surfaces boisées par type de peuplement (%) (IFN 1988)

Type de peuplement (en %)	CORSE ENTIERE		CORSE-DU -SUD	HAUTE-CORSE
	Forêt soumise	Forêt privée	Toutes propriétés	
Futaie de pin laricio	27.5	1.5	4.1	14.8
Futaie de pin maritime	19.5	4.3	10.1	6.2
Boisements résineux	4.3	0.7	0.9	2.7
Futaie de hêtre	10.4	0.9	4.6	1.9
Suberaie	0.3	6.2	7.1	1.2
Futaie de chêne vert sur taillis	14.3	9.2	13.2	7.1
Taillis de chêne vert	3.3	13.4	17.5	1.2
Taillis de hêtres et autres taillis	6.3	3.9	1.9	8.1
Châtaigneraie	1.1	19.0	6.4	24.8
Bois de ferme	0.3	6.6	3.7	6.5
Maquis boisé	12.7	34.3	30.5	25.5

Le chêne vert se rencontre dans toutes les régions forestières de Corse, mais la majeure partie des peuplements est localisée en Corse-du-Sud avec près de 35 000 ha (plus du double de la Haute-Corse). Ce phénomène peut s'expliquer par le fait que, dans les forêts du sud-ouest de l'île dès le troisième millénaire av. J.C. (Rota 1991), l'agriculteur, qui était aussi un berger, préférait utiliser la hache au feu (plus difficile à maîtriser) pour ouvrir de petites clairières, pratique qui préservait le sous-bois destiné à l'alimentation du bétail. De telles pratiques semblent s'être perpétrées longtemps, en particulier dans le sud de la Corse. Dans le reste de l'île, l'agriculture paraît avoir été beaucoup plus marquée par un élevage extensif, à forte emprise spatiale, où le feu constituait le principal mode de défrichement et d'amélioration des parcours (Leccia *et al.* 1995).

L'augmentation des surfaces boisées d'une région est souvent corrélée à un abandon agricole (Barbéro *et al.* 1990). En Corse, peut-être plus encore que dans le Midi de la France, la déprise rurale s'est accompagnée d'une extension de l'occupation de l'espace par le pastoralisme. La complexité du système agricole au niveau européen préserve ce secteur de façon artificielle dans les régions en difficulté. Pour la Corse, comme pour d'autres régions démunies d'un tissu industriel ou économique réel, il est primordial de conserver une certaine activité agricole sur le territoire. Cependant, les espaces doivent être gérés dans un souci de pérennisation. Chaque type d'espace, qu'il soit agricole, pastoral ou forestier a une fonction propre. Mais le cloisonnement spatial de chaque activité n'existe plus. La faiblesse du nombre d'actifs se maintenant dans le secteur rural en constitue la cause majeure.

5. Les aspects de la gestion forestière en Corse

Concernant la gestion de la forêt corse (et en particulier la forêt privée qui représente 70 % du patrimoine forestier de l'île), les difficultés sont nombreuses. Les incendies sont le principal fléau auquel sont confrontés les gestionnaires forestiers. Néanmoins, ils ne peuvent pas résoudre seuls ce problème. Le département de Corse-du-Sud a adopté une politique générale qui consiste à cloisonner des massifs forestiers d'environ 500 ha avec des pare-feu, entretenus par les forestiers-sapeurs et les bergers. En outre, la rapidité d'intervention sur un incendie est favorisée par l'installation récente d'un réseau de citernes permettant aux hélicoptères bombardiers d'eau d'intervenir en moins de 3 minutes (Costa, comm. pers.).

D'autres problèmes ont une incidence directe ou indirecte sur la forêt. L'intérêt immobilier présenté par les terrains boisés proches du littoral menace ou gêne leur gestion en tant qu'espace forestier, car peu de communes sont munies d'un plan d'occupation des sols. En outre, auparavant, les bois représentaient une épargne ; aujourd'hui, une forêt n'est plus considérée comme un bien productif par les propriétaires. Ces derniers ne sont plus forcément « des gens de la terre » (actifs du monde rural) avec un esprit forestier les incitant à entretenir leur patrimoine. De plus, quand un objectif de gestion est défini, l'indivision vient compliquer la mise en oeuvre des actions prévues pour l'atteindre.

L'économie de marché a également eu une incidence très importante sur la filière bois et la filière liège en Corse. Aujourd'hui, l'exploitation du bois d'oeuvre, du bois de chauffage ou du liège devient à nouveau rentable dans l'île. Cependant, ces activités sont à développer et à encadrer pour reconstituer de véritables filières. Le patrimoine forestier de la Corse étant exceptionnel pour la région méditerranéenne, ce développement passera certainement par la transformation de la matière première en produits de grande qualité avant d'être exportée.

Les conséquences des problèmes énumérés précédemment sont différentes selon les peuplements et leur situation. Les forêts littorales sont certainement les plus menacées par le cumul de ces problèmes. La suberaie en particulier, doit être entretenue pour se maintenir. Son abandon signifie dans bien des cas, sa colonisation par d'autres espèces (chêne vert, chêne blanc, frêne à fleurs, essences du maquis haut...). En montagne, l'impossibilité d'accès à de nombreux massifs les met obligatoirement en réserves intégrales. Peu de massifs bénéficient d'un réseau de pistes, sauf peut-être pour les forêts gérées par l'ONF qui, depuis une quinzaine d'années, a fait de gros efforts pour améliorer les schémas de desserte.

Dans ce contexte, le gestionnaire forestier a donc un rôle primordial de conseil et d'information auprès du public et, notamment, auprès des propriétaires forestiers. De plus, le développement des expérimentations en milieu forestier permettrait peut-être de répondre aux questions face à la nouvelle situation dans laquelle se trouve le gestionnaire, à savoir le manque d'acteurs.

SITUATION ACTUELLE DU SUJET

En Corse, la superficie occupée actuellement par le chêne vert est de 51 000 hectares (elle est de l'ordre de 300 000 ha en France - Romane 1988 -). Les différentes instances, en particulier l'Office National des Forêts pour la forêt soumise, l'Office du Développement Agricole et Rural de la Corse, et la Direction Départementale de l'Agriculture et de la Forêt, pour la forêt privée, s'intéressent aux écosystèmes organisés autour de cette essence. Un comité de réflexion, insufflé par la Collectivité Territoriale de Corse et mené par l'ODARC, sur *les mesures à prendre pour assurer le renouvellement du chêne vert* est mis en place en 1995. Son but est de regrouper les connaissances de chacun des acteurs (exploitants, techniciens forestiers, chercheurs) pour tâcher de trouver des solutions aux problèmes actuels. Ducrey (1988b) résume bien cette situation : « ...les taillis de chêne vert d'aujourd'hui n'ont pas grand chose de commun avec ce qu'ils étaient au siècle dernier, notamment à cause du pâturage et de l'utilisation intensive dont ils étaient l'objet. Ceci est encore plus vrai si on remonte dans le temps ». Et de rajouter « il est donc souvent abusif de dire que les taillis de chêne vert sont des formations qui se perpétuent identiques à elles-mêmes depuis des siècles. Nous sommes au contraire en face de formations en perpétuelle évolution sous l'action de la pression humaine, variable d'une époque à l'autre ».

Le regain d'intérêt en Corse pour le chêne vert, peut s'expliquer essentiellement par deux phénomènes. (i) Le marché du bois de chauffage vers la Sardaigne qui touche les grands massifs de Corse-du-Sud, s'est développé depuis 1992 (il était de 11 335 tonnes en 1992 - Leccia *et al.* 1995 -). La demande sarde n'étant pas couverte par l'offre autochtone, les prix pratiqués sont très intéressants pour les exploitants corses malgré les coûts de transport. (ii) Le nombre croissant de foyers à bois (ouverts ou fermés) chez les particuliers et l'accroissement des performances de ceux-ci pour le chauffage individuel ouvrent ce marché. Le "confort" apporté par ce mode de chauffage et son coût relativement peu élevé (le stère de bois n'a augmenté que de 20 % en 15 ans), font qu'il est fortement apprécié.

L'exploitation intensive des taillis de chêne vert opérée par le passé avec des révolutions de l'ordre de 20-30 ans, a contribué à la formation de magnifiques taillis que l'on rencontre aujourd'hui sur les côteaux du Sartenais, de la région d'Ajaccio ou dans les massifs du Renoso et de l'Incudine. Le délaissement de ces taillis pendant plusieurs décennies au profit des produits pétroliers a abouti au vieillissement d'une grande partie de ces peuplements. Certains de ces taillis monospécifiques de forte densité (2 500 tiges.ha⁻¹) atteignent, sur des sols profonds, des hauteurs voisines de 20 m. L'estimation du tonnage de bois de feu restant sur pied est de 515 t.ha⁻¹, avec un accroissement annuel moyen de l'ordre de 6.8 t.ha⁻¹.an⁻¹ pour des taillis de 75 ans (Giuliani, *in* ICALPE 1995).

Cet abandon des taillis favorise leur conversion en futaie. Les futaies sur souche de chêne vert sont rares en Méditerranée. Elles existent cependant en Corse et représentent 10 % des surfaces boisées occupées par le chêne vert. Elles concernent d'assez grands massifs, en particulier dans les forêts soumises au régime forestier, dans la région d'Ajaccio (1 103 ha) ou encore dans le Fango (564 ha) (Leccia *et al.* 1995).

LA FORET DU FANGO

L'histoire particulière de la vallée du Fango a permis d'aboutir aujourd'hui à un massif forestier composé d'une grande diversité structuro-architecturale entre des formations à chêne vert et les maquis sur rhyolites (Allier & Lacoste 1980, Panaïotis 1994). D'après les données palynologiques (Reille 1988a, 1992), l'expansion actuelle de la forêt de chêne vert serait liée à une intensification des incendies dans cette région au détriment des forêts de pin laricio en haute altitude et de bruyère arborescente en basse altitude. La localisation de la vieille futaie de chêne vert (lieu dit d'Omita) ne daterait que de 1 500 ans.

Dans les étages mésoméditerranéens supérieurs et inférieurs de la vallée, les grandes ouvertures créées par les coupes de bois ou l'incendie de maquis sont colonisées par les pins maritimes. Il n'y a pas, comme dans la partie orientale de l'île ou dans le Midi de la France, de compétition entre le chêne vert et le chêne pubescent. La présence des chênes à feuillage caduc est pourtant observée dans les diagrammes polliniques pendant l'Atlantique (Reille 1988a). Leur diminution relative correspond à l'augmentation des *Quercus ilex* et des *Cistus* vers 5600 BP parallèlement au développement de l'agriculture néolithique. A l'heure actuelle, il existe néanmoins quelques individus hors de leur étage "naturel", vers 1 200 m d'altitude sous le col de Capronale, qui seraient des hybrides *Quercus pubescens* × *Quercus petraea* (Gamisans, comm. pers.). Les raisons avancées pour expliquer cette répartition sont l'acidité et la compaction des sols qui limiteraient la compétition interspécifique (Pons 1978, Reille 1990). Il est pourtant difficile de croire que seules ces raisons expliquent l'absence presque totale du chêne pubescent dans la vallée. Le changement de substrat géologique à partir de cette altitude serait peut-être l'une des explications quant à leur présence étonnante à cet endroit sur un sol très superficiel (Gamisans 1986).

Pour le caractère exceptionnel de ses vieilles futaies à *Quercus ilex*, la vallée a été classée Réserve de l'Homme et de la Biosphère (MAB) en 1977 et agrandie en 1989. Cette forêt est donc un site privilégié aux expérimentations ayant trait au chêne vert.

PROBLEMES POSES ET OBJECTIFS DE L'ETUDE

La typologie des formations à chênes verts et des maquis, établie à partir de relevés phytosociologiques (Panaïotis 1991, 1992), a mis en évidence le problème de régénération du chêne vert. Trois observations sont à retenir : (i) le tapis herbacé est composé de semis de *Quercus ilex* en plus ou moins grande densité. (ii) Les classes de petit diamètre sont très faiblement représentées comme l'avait déjà souligné Allier et Lacoste (1981). (iii) Enfin, on constate actuellement un vieillissement des peuplements. Ces différents points amènent les gestionnaires et les scientifiques à se poser la question de la **pérennisation de la yeuseraie**.

D'une manière plus générale, en France méditerranéenne les taillis vieillissent et leur conversion en futaie devient une alternative intéressante intégrant, de surcroît, la problématique de la lutte contre les incendies (Etienne 1991). Des chercheurs se demandent cependant quelle va être la capacité des vieilles souches à renouveler l'écosystème, la régénération par semis naturels étant quasiment nulle dans les taillis (Ducrey 1988b). Il existe donc un manque de connaissances des **conditions de régénération des yeuseraies** dès le stade semis.

Dans le cadre de ce mémoire et afin de tenter de donner une réponse aux problèmes posés par la régénération d'une vieille forêt de chêne vert, nous nous sommes attachés à rechercher les facteurs favorables et défavorables à sa pérennisation.

En particulier, nous avons analysé les potentialités de régénération et de renouvellement du chêne vert par voies sexuées et asexuées. En effet, il est important de savoir si, d'une part, les semis et les jeunes plants qui en résultent et, d'autre part, les brins issus de rejets de souche ou les drageons, rencontrent les conditions favorables pour contribuer à un équilibre, avec différentes classes d'âge, de la yeuseraie. Il est évident que cette étude doit prendre en compte les facteurs pouvant s'opposer à cette régénération et, notamment, les activités humaines qui persistent au niveau de la forêt ou encore les prédateurs des jeunes individus.

Il convenait également de savoir si les souches correspondant à de très vieux individus, présentent encore une capacité à rejeter. Cette analyse conduira à préciser, en particulier, à partir de quel âge les vieux sujets de chêne vert ne sont plus à même de fournir des rejets.

Notre attention s'est également portée sur le rôle que pouvait jouer les trouées naturelles dans la dynamique spatiale des peuplements et si le rajeunissement qu'elles induisaient au niveau des futaies était suffisant pour assurer leur pérennité.

Ces différentes études vont permettre de déterminer si la régénération de la forêt par voie naturelle est possible (semis, rejets, drageons). Cette connaissance constitue le premier élément de la mise en place d'une gestion visant à pérenniser les peuplements.

PLAN DE L'ETUDE

Ce travail s'articule en deux parties :

La première partie a trait à l'étude biologique du chêne vert. Nous nous proposons d'apporter des éléments de réflexion sur les problèmes de régénération et de renouvellement du chêne vert en étudiant plusieurs aspects : (i) la **régénération à partir des semis** est possible. Les phases de germination, de croissance dans les deux premières années et de croissance des semis en place font l'objet d'études complètes et les données sont mises en corrélation avec les différents facteurs biotiques et abiotiques mesurés *in situ*. (ii) Le **renouvellement à partir des rejets** est étudié plus spécifiquement pour les souches âgées. La croissance des rejets est comparée à celle des semis et à titre indicatif à celle d'autres essences du maquis haut. Les corrélations concernant la croissance des rejets sont recherchées entre les mêmes facteurs biotiques et abiotiques que ceux pris en compte pour les semis. Ces mesures n'ayant lieu que sur trois années, il s'agit d'appréhender les **potentialités** de chaque type de structure à **se régénérer**.

La deuxième partie concerne la dynamique des peuplements de chênes verts. Le premier chapitre est une contribution à l'**histoire ancienne de la végétation** de la vallée. Après une étude bibliographique de l'évolution

de la végétation de la vallée depuis 8 000 BP, l'outil paléoécologique très récent et basé sur l'étude des charbons de bois dans le sol (ou pédoanthracologie) (Thinon 1992), complète les analyses polliniques de Reille (1988a, 1992). Il s'agit de mieux appréhender la place qu'occupait le chêne vert dans la vallée et d'avoir plus d'éléments pour discuter de la qualité de "végétation climacique" du maquis (Reille 1975, Quézel 1977, Pons 1978, Rameau 1987). Dans un deuxième chapitre, la mise au point d'une méthode de datation des trouées naturelles permet l'étude de la **dynamique naturelle de la futaie dense de chênes verts** sur un pas de temps d'une vingtaine d'années. La croissance des semis et des rejets dans des trouées d'âges différents est suivie pendant trois ans. Une typologie des formes de sénescence des arbres et des conséquences sur le mode de régénération est élaborée. Le taux de renouvellement de la futaie de chêne vert est mesuré.

Une synthèse des principaux résultats conduira enfin à proposer des éléments de réflexion pour la mise au point d'une gestion de la yeuseraie corse.

PRESENTATION DU SITE D'ETUDE

LE CLIMAT

Le climat est de type méditerranéen doux et humide (Simi 1964), avec un creux estival dans les précipitations bien marqué (Gamisans 1991). Les données météorologiques pour les stations de Galéria et de Pirio-Manso sont fournies par le Centre Départemental de la Météorologie (Bastia-Poretta) et celles concernant la station de Monte-Estremo par le Service de l'Eau et des Milieux Aquatiques à Bastia. M.D. Loÿe-Pilot qui travaille sur les retombées atmosphériques dans la réserve de la Biosphère nous a permis de combler les données manquantes et de ré-évaluer toutes les quantités de pluies, notamment à Monte-Estremo où la station a subi des malveillances.

1. Les précipitations

Les moyennes des précipitations annuelles sont de 730 mm à Galéria (altitude : 5 m), 750 mm à Pirio (altitude : 192 m) pour la période de 1982 à 1991 et de 1 070 mm à Monte Estremo (altitude : 350 m) pour la période de 1978 à 1992 (sauf 1979 et 1989) ; on l'estime à 1 800 mm au col de Capronale (altitude : 1 329 m) (Viale & Viale 1979).

Les valeurs du quotient pluviothermique d'Emberger (1955) pour les stations de Pirio et de Galéria, mesurant la sécheresse moyenne annuelle, sont respectivement $Q_2 = 95$ et $Q_2 = 94$; ce qui place ces stations dans le sub-humide tempéré.

2. Les températures

Les températures moyennes annuelles sont de 14.3°C à Galéria et de 14.6°C à Pirio-Manso (Tableau III). Il n'y a pas de thermomètre dans la station de Monte Estremo. En règle générale, pour la Corse, les températures décroissent en altitude de 5.3°C pour 1 000 m de dénivelé (Simi 1964). Les températures moyennes des *minima* quotidiens ne sont pas descendues au-dessous de 1.1°C pour la station de Pirio et 1.9°C pour la station de Galéria (en janvier 1985) pour les dix années de relevé. Quant aux températures moyennes des *maxima*, elles atteignent souvent les 30°C en juillet pour les deux stations avec parfois des années exceptionnelles comme en 1982 où la moyenne des températures maximales était de 35,7°C à Galéria.

Tableau III : Températures moyennes annuelles, minimales et maximales (en °C) dans les deux stations météorologiques disposant d'un thermomètre

	Moyenne	Minima	Maxima
Température à Galéria (de 1975 à 1991)	14.3	9.4	19.1
Température à Pirio-Manso (de 1975 à 1991)	14.6	9.7	19.5

3. Diagrammes ombrothermiques

Les diagrammes ombrothermiques ($P = 2 T$ - Gaussen 1954 -) des stations de Galéria et de Pirio-Manso des précipitations annuelles moyennes et des températures moyennes sur les périodes de mesures depuis l'installation des stations météorologiques (Figure 4) ne montrent pas une véritable période de sécheresse (courbe des températures jamais au-dessus de celle des précipitations). Les deux stations ont une période humide (courbe des températures au-dessous de celle des précipitations) assez longue qui s'étend de septembre à juin. La période perhumide (plus de 100 mm de précipitations par mois) d'octobre à janvier, marque essentiellement la station de Monte Estremo, la plus haute en altitude.

4. Les vents

La vallée du Fango est orientée nord-ouest sud-est. Le *libecciu* de composante sud-ouest est le grand vent de la Corse (Gamisans 1991). C'est le vent dominant et il joue un rôle important dans le phénomène d'évapotranspiration.

Le sirocco souffle du sud-ouest et apporte des poussières sahariennes ou "pluies rouges" qui ont un impact non négligeable sur le bilan géochimique méditerranéen (Loÿe-Pilot 1995). Ces poussières sahariennes neutralisent l'acidité des pluies et jouent un rôle nutritif important (Loÿe-Pilot *et al.* 1986, Loÿe-Pilot & Morelli 1988, Roché & Loÿe-Pilot 1989, Loÿe-Pilot *et al.* 1990, Loÿe-Pilot 1995). Dans la forêt du Fango comme dans d'autres forêts de l'île, ces poussières constituent un apport non négligeable en argiles (Loÿe-Pilot comm. pers.).

5. L'insolation

La moyenne quotidienne d'insolation varie de 3,9 heures en décembre à 12,2 heures en juillet (Viale & Viale 1979). "Le flux énergétique solaire est important : la moyenne mensuelle du rayonnement global au sol varie entre $1.5 \text{ kWh.m}^2.\text{j}^{-1}$ en décembre à $7.5 \text{ kWh.m}^2.\text{j}^{-1}$ en juillet, pour des durées moyennes d'ensoleillement de 122 h en décembre à 375 h en juillet" (Viale & Viale 1979).

Figure 2 : Localisation de la forêt domaniale du Fango

Figure 3 : Canton de Perticato et parcelles forestières selon l'aménagement 1987-2006

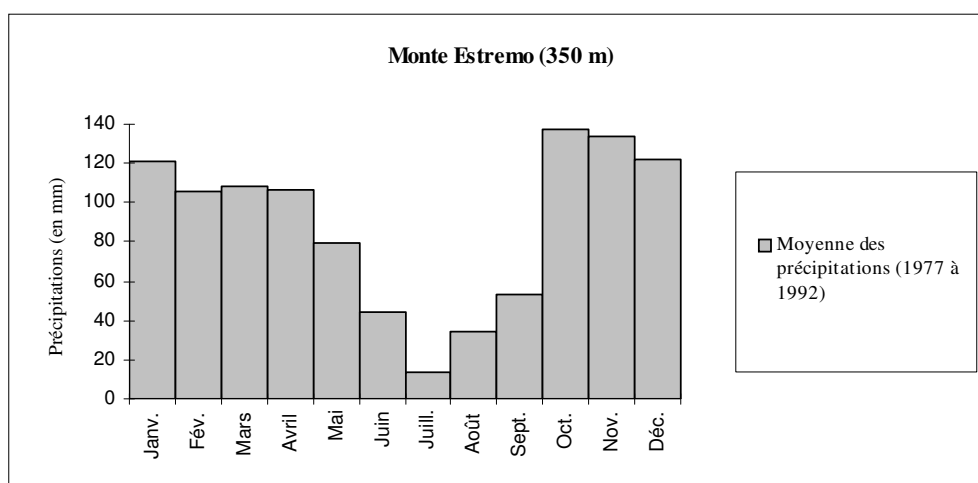
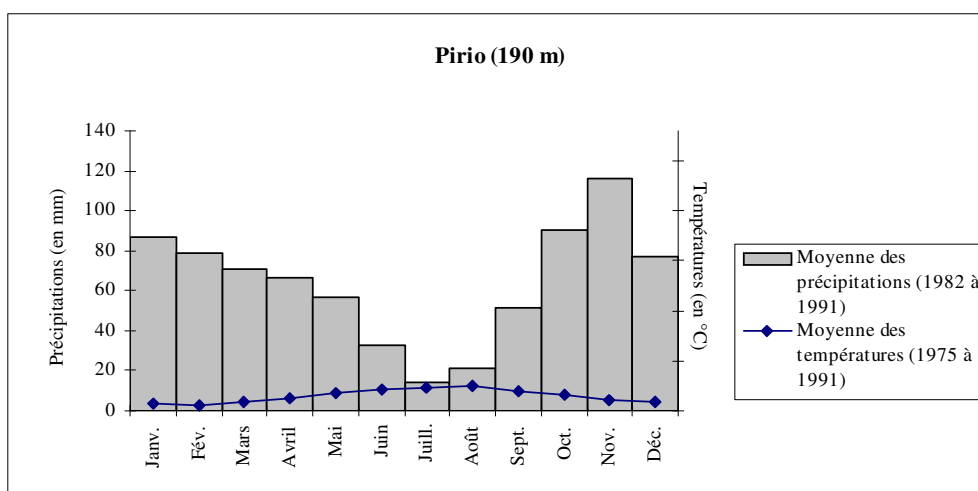
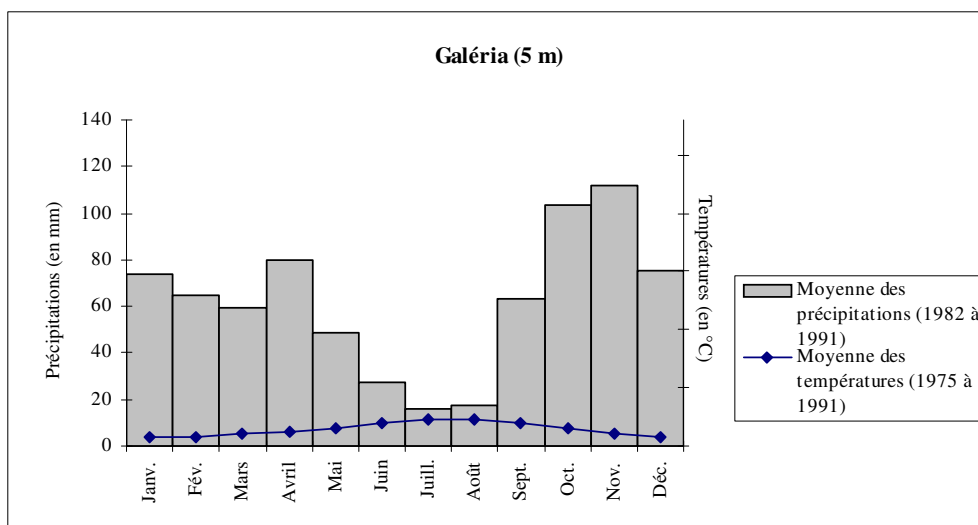


Figure 4 : Diagrammes ombrothermiques (P = 2T) des deux stations météorologiques de Galéria et de Pirio et histogramme des précipitations de la station de Monte Estremo

LA GEOLOGIE

Le bassin du Fango situé dans le massif du Cinto est une enclave volcanique au sein du socle granitique de la Corse hercynienne. La forêt domaniale est essentiellement assise sur deux séries rhyolitiques à faciès ignimbrétique (Vellutini 1977) :

- ⇔ La série noire de Monte Estremo : avec de rares enclaves et à l'aspect moucheté
- ⇔ La série violette de Capu d'Eltru : riche en enclaves et présentant de nombreuses brèches.

C'est une roche acide très dure, très peu soluble, s'altérant lentement. "La formation du sol sur un tel substrat reste problématique" (Viale & Viale 1979).

LES SOLS

Les grandes variations topographiques et la résistance à l'altération des rhyolites conduisent à une mosaïque de roches affleurantes et de sols plus ou moins profonds. On y distingue les sous-sols de roche en place donnant un sol peu épais et les sous-sols colluviaux anciens ou récents, donnant un sol épais (Viale & Frontier 1978). Roche & Roux (1976) décrivent trois grands types de sols :

⇔ Les sols bruns acides sous forêt de chêne vert

Ce sont des sols peu profonds (50 à 60 cm), riches en cailloux anguleux de plus en plus nombreux en profondeur (Lehmann 1982). La matière organique est relativement importante en surface (de 9 à 14 %) et décroît régulièrement pour atteindre 3 à 8 % dans l'horizon B. L'humus est un mull, le rapport C/N est voisin de 20.

⇔ Les sols fersiallitiques lessivés sous maquis haut

Ils sont souvent très profonds et se développent sur colluvions. "La rubéfaction (évolution du fer qui donne une couleur rouge très vive - Duchaufour 1968 -) et le lessivage sont antérieurs à la dernière phase d'érosion périglaciaire" (Roche & Roux 1976). L'horizon A varie de 60 à 80 cm, l'horizon B est rubéfié et de couleur rouge. "Le taux de matière organique décroît très rapidement au dessous de la surface, de 8-10 % à 1 % en A2 et B2, caractéristique des sols méditerranéens lessivés" (Viale & Viale 1979). Roche & Roux (1976) n'ont pas pu déterminer l'âge de ces sols, "mais il s'agit probablement de sols anciens".

⇔ Les sols peu évolués sous maquis bas

Ils peuvent provenir d'un rajeunissement des sols bruns par érosion. L'altération y est peu poussée et l'horizon B n'est pas distinct. "Cependant leurs horizons A possèdent tous les caractères des horizons A des sols bruns acides" (Roche & Roux 1976).

Les végétaux auront donc tendance à coloniser les zones d'éboulis où il y a constitution de poches de sol et possibilité de pédogénèse. Par ailleurs, "la roche mère joue un rôle d'autant plus important que le sol est moins profond ; il faut apprécier son degré de fissuration et les qualités de la terre fine qui emplit ses fissures" (Seigue 1985).

ASPECTS ANTHROPIQUES

La baisse de la pression anthropique sur l'ensemble de la vallée est aujourd'hui un fait caractéristique (Nivaggioli 1993). Seulement 0.7 % de la superficie totale de la vallée est consacrée aux cultures, les zones rocheuses n'étant pas comptabilisées (Noak 1993). Le vieillissement de la forêt se caractérise aujourd'hui dans certains massifs par des chutes naturelles d'arbres de plus en plus nombreuses (Panaïotis 1994).

Suite à l'accélération de la déprise rurale de ces dernières décennies, les activités qui subsistent aujourd'hui en forêt sont :

⇔ la **chasse**, qui amène un nombre important de chasseurs allochtones s'ajoutant à ceux de la vallée. Le prélèvement sur la faune constitue une part intéressante de l'alimentation des habitants de la vallée estimé approximativement à un ou deux sangliers par famille par an, une dizaine de perdreaux et plusieurs douzaines de pigeons (Astorg & Fontana 1979).

⇔ le **bois de chauffage**, constitué essentiellement de chêne vert mais aussi d'un peu de bois d'arbousier, de bruyère arborescente et de filaria. Les coupes forestières (la dernière exploitation date de 1992) n'existent plus que par le droit d'affouage (usage ancestral), qui permet aux habitants de la vallée de bénéficier de lots de bois de chauffage. Ce droit s'étend en principe uniquement dans les forêts communales mais il est appliqué ici exceptionnellement dans une forêt domaniale. Une centaine de lots sont délivrés en moyenne par an, soient 300 à 350 stères de bois de « vieux chênes déperissants » pouvant aller jusqu'à 500 stères, comme en 1994/95.

⇔ l'**élevage** en forêt n'a plus le même impact qu'au début du siècle avec les 25 000 têtes de bétail qui transhumaient par le col de Capronale. Il est estimé en 1979 à 1 900 chèvres réparties entre le Fango (300), le Marzolinu (1 300) et Galéria (300) ; 200 brebis dans le Marzolinu, 1 000 têtes de bovins dans l'ensemble de la vallée et 200 porcins sédentaires auxquels on doit en ajouter environ 1 500 en période de glandée (Viale 1979). L'élevage caprin et l'élevage porcine disparaissent aujourd'hui (une soixantaine de cochons sont néanmoins lâchés dans le Perticatu durant l'automne 1993). Seul l'élevage bovin persiste pour le moment avec environ 200 à 300 têtes sur l'ensemble de la vallée. Les bêtes suivent un parcours et transhument seules au mois de juin. Elles se rassemblent dans des zones privilégiées, ce qui induit une pression variable sur le milieu. Chaque nouvelle coupe forestière est plus ou moins pâturée suivant la répartition spatiale des troupeaux (les animaux sont en totale liberté dans toute la vallée).

⇔ le **tourisme** dans la vallée est relativement important. La fréquentation touristique est estimée à une douzaine de milliers de visiteurs de juin à août 1992 (Richez 1994) et se concentre principalement sur les plages de Galéria et tout le long du Fango ; très peu de gens visitent la forêt.

PREMIERE PARTIE : ETUDE BIOLOGIQUE DU CHENE VERT

CHAPITRE 1 : LA GERMINATION

1. INTRODUCTION

Le chêne vert est une essence caractéristique du **modèle de résistance** qui regroupe les essences sclérophylles (adaptées au stress climatique estival) dont « la réponse aux actions anthropozoogènes est optimale » (Barbéro *et al.* 1990a). Il a une forte capacité à se maintenir et à coloniser des zones qui subissent des perturbations. Pour se faire, il utilise deux modes de multiplication : la multiplication sexuée (par semis) et la multiplication végétative (par rejets de souche et par drageons). Ces différents modes de régénération et de renouvellement sont abondamment étudiés dans la bibliographie (Mer 1909, Piskoric 1963, Davet-Fresia 1965, Bayonove 1970, Aïssa 1981, Vuillemin 1982, Amin *et al.* 1987, Lobréaux 1987, Bran *et al.* 1990, Ducrey & Boissérie 1991, Floret *et al.* 1992, ONF 1992b), pourtant aucun pourcentage n'est donné quant à la part de chacun dans la régénération.

La forêt du Fango est une vieille forêt avec des arbres qui présentent des caractères de sénescence (descentes de cime, chutes naturelles d'arbres, arbres creux) et l'on peut penser que le système racinaire de ces chênes verts en soit affecté. Sous cette hypothèse, l'avenir de la reproduction de l'écosystème entre une régénération par voie sexuée et une multiplication végétative (si les éléments de renouvellement sont liés physiologiquement à la souche-mère) est certainement différent. Sur le terrain, la différenciation entre semis et drageons pose des problèmes et les forestiers ne semblent pas d'accord sur la part prise par chacun dans la régénération des peuplements.

1.1. Notes sur le drageonnement du chêne vert

En parcourant la bibliographie, on constate que de nombreux auteurs évoquent le drageonnement du chêne vert (Bedel 1866, Regimbeau 1879, Des Chesnes 1892, Piskoric 1963, Seigue 1985, Ducrey 1988b, Boissérie 1990). Lobréaux (1987) se penche sur ce point dans les sites expérimentaux du CEFÉ-CNRS dans la région de Montpellier sans trouver un seul drageon (seulement quelques uns très proches des souches ; "c'est à dire à moins d'une dizaine de centimètres"). Pour nous, la part de ce type de multiplication dans la régénération doit être évaluée dès le début du travail d'échantillonnage afin de ne pas mélanger des plants issus d'une reproduction sexuée, de ceux issus d'une multiplication végétative (drageons éventuels).

Dans chaque type de structure végétale (futaie dense, futaie claire, taillis, maquis, coupe rase), une vingtaine de jeunes plants sont déracinés précautionneusement afin de suivre les racines et les radicelles. Le choix porte préférentiellement sur les plants « pouvant être des drageons » (*e.g.* port courbé dans le sens de la pente) pour analyser les critères suivants (Lobréaux 1987) :

- ⇔ liaison avec une racine souterraine appartenant à une cépée voisine
- ⇔ pas de bourrelet (ou cicatrice cotylédonaire) si ce n'est au niveau de l'ancienne liaison racinaire
- ⇔ vigueur importante

Nous n'avons jamais pu remonter à l'éventuelle racine-mère d'un chêne proche. Néanmoins, certaines pousses prêtent à confusion dans les parcelles non clôturées (où il y a passage d'animaux, bovins en particulier). Des plants complètement desséchés ou cassés une année, sont capables d'émettre une nouvelle pousse l'année suivante au niveau de la base de la tige. Les cicatrices de l'ancienne tige peuvent former un bourrelet si la cassure de la plantule se renouvelle (Figure 5). Dans les coupes de bois, les cotylédons des pousses favorisées par

l'éclaircie une année après la coupe sont tout à fait visibles et il n'y a pas de drageons à plus de 10 cm de la souche.

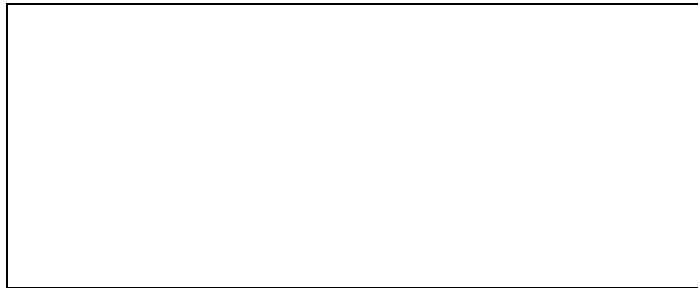


Figure 5 : Aspect d'une plantule de *Quercus ilex* desséchée avec sa nouvelle pousse de l'année

Le drageonnement du chêne vert n'est pas le mode de renouvellement majoritaire dans les conditions de notre forêt (substrat rhyolitique, charge animale relativement faible, pas d'incendies, etc). Les drageons ne sont jamais émis à plus de 10 cm de la souche, et il est difficile de les distinguer des rejets proventifs. M. Marion (comm. pers.) émet l'hypothèse que le chêne vert est capable de drageonner suite à un broutage intense (forte charge animale) peut-être plusieurs années après la coupe (ce serait une réaction à une perturbation intense et répétée). Morandini (1981) constate pour sa part une émission de drageons notamment après le passage du feu. Nous n'observons pas un tel phénomène ; par conséquent les expérimentations qui suivent portent, sur la germination et la croissance de semis de chêne vert, et sur la croissance de rejets de souches.

1.2. Objectifs

Quand on étudie la capacité de pérennisation d'une forêt, le premier pôle d'intérêt porte sur la capacité des arbres à fournir une bonne régénération. Le **succès de la reproduction sexuée** s'évalue à plusieurs niveaux. Il concerne le succès de la floraison-fructification qui va permettre une production de glands viables et les conditions de germination qui vont rendre effective la régénération par semis. Parmi ces conditions, le rôle des prédateurs-consommateurs des glands devra être évaluée pour connaître, hors prédation, les capacités optimales de l'écosystème à se régénérer puis, avec prédation, pour apprécier ses capacités réelles à se régénérer.

La reproduction sexuée du chêne vert est reconnue très variable suivant les individus, les milieux, les types de peuplements (Long 1991). Les expérimentations qui suivent prennent en compte ces aspects stationnels et individuels afin de montrer que la régénération à partir des semis est tout à fait possible dans la forêt du Fango.

1.3. La glandée

Plusieurs phénomènes ayant une incidence sur l'élaboration des glands peuvent être énoncés de façon non exhaustive.

1.3.1 Au niveau de l'individu

La **maturité sexuelle** induit une différence de capacité des semenciers à fournir des glands ; les premières floraisons et fructifications apparaissent vers l'âge de 7 ans (Bedel 1866, Feraud 1985), mais la véritable maturité n'existe que beaucoup plus tard. Pour l'espèce *Quercus pubescens* Willd, Jacquot 1938 (in Feraud 1985) l'estime à 40 ans pour un chêne isolé et à 60-80 ans en forêt. Barbéro *et al.* (1990) parlent d'un âge de fertilité de 40 à 60 ans environ pour leur modèle de résistance. Pour l'espèce *Quercus ilex*, Seigue (1985) dit qu'il fructifie tôt, c'est-

à-dire que "sa fructification devient abondante dès la vingtième année". Nos propres observations montrent que des jeunes chênes (7-10 ans) ne fournissent que quelques glands (moins d'une dizaine) ; le stade juvénile ne serait dépassé que vers 25-40 ans, les jeunes arbres fournissent alors plus d'une centaine de glands (année 1994 à production moyenne). Les périodes de maturité des organes mâles et femelles sur un arbre étant décalées dans le temps, il y a normalement allogamie par anémogamie (Feraud 1985). Le pollen et les conditions de pollinisation sont souvent des causes déterminantes dans le caractère irrégulier de la fructification, la floraison et la fructification à l'intérieur d'une même espèce étant le fait d'une grande variabilité individuelle (Renault-Miskovsky 1988). On a observé des individus qui fructifient très abondamment et souvent tardivement par rapport au peuplement. On peut supposer que dans des situations identiques (lieu, état sanitaire, âge), cet **asynchronisme de la floraison** d'un individu lui permet d'avoir une fécondation optimale (l'anémogamie étant un phénomène aléatoire) et donc une production de glands maximale. Cependant, Smith (1970, 1975, *in* Lepart & Escarré 1983) pense à un processus de sélection de groupe : les individus fructifiant asynchroniquement seraient désavantagés par une prédation plus élevée de leurs graines.

Le **mauvais état sanitaire** peut augmenter la sensibilité des arbres à la prédation au moment de la floraison. Des insectes tels que *Balanus glandium* (Coléoptère, Cucurliobidées) (Aïssa 1981) pondent leurs oeufs dans les fleurs de chênes et les larves se nourrissent de l'embryon.

1.3.2 Au niveau de la population

Les **conditions climatiques** favorables conditionnent une bonne floraison et une bonne fructification.

La prédation par les **chenilles défoliatrices** telles que *Limantria dispar* L. provoquent une chute des feuilles (Lobréaux 1987) et peuvent rompre le cycle bisannuel (Rapp 1969) des années à forte production de fruits correspondant à des années à faible production de litière.

1.4. Prédation-dissémination

Dans l'arbre (ou à terre), les **geais** (*Garrulus glandarius* L.) prélèvent les glands, de préférence ceux qui sont "mûrs, sains, grands et allongés" (Bossema 1979). Cet effet sélectif des oiseaux sur les glands se retrouve sur les semis de chênes ; "ceux à longue racine pivotante et à tige solide sont avantagés" (Bossema -1979- a travaillé dans les forêts de *Quercus robur* L.). Un couple de geais (ils vivent sur un territoire d'environ 3 ha) est capable de récolter 50 000 glands pendant l'automne et de les enfouir pour la saison d'hiver (Bossema 1979). Le même auteur estime que seulement 70 % de ces glands sont retrouvés. Ce sont donc 15 000 glands sains qui sont plantés et peut-être mis hors de portée des rongeurs par seulement deux geais. Cette dissémination des glands, souvent peu estimée par les forestiers par l'ampleur qu'elle représente, est pourtant très importante (C. Ferry, comm. pers.). Braun-Blanquet (1936) estime à 40 % les espèces de la forêt de chêne vert à dissémination ornithochore. Le transport se fait sur plusieurs dizaines, voire quelques centaines de mètres (parfois de l'ordre du kilomètre) dans toutes les directions (Mellanby 1968, Hillcoat 1994). Gonzalvez (1993) qui travaille sur la colonisation de la châtaigneraie par le chêne vert dans les Basses Cévennes, précise que c'est autour de 70 mètres que pourrait se situer "le seuil où les oiseaux interviennent exclusivement, assurant une présence minimale de plantules, quelle que soit la distance aux semenciers". Nos observations (Panaïotis 1991), apportent la confirmation du rôle du geai dans la dissémination à moyenne distance (semis de *Quercus ilex* à plus de 350 m de tout semencier). Dans le cadre de ce travail, la placette (mhO) correspondant à une formation de maquis à *Erica arborea* et à *Phillyrea latifolia* présente chaque année de nouveaux semis de chêne vert sans qu'il y ait d'arbre reproducteur à proximité. De plus, les semis sont localisés sur une petite aire. Certains arbustes jouent le rôle de perchoir (Debussche *et al.* 1985) dans ces formations car l'uniformité n'est pas attractive pour les oiseaux (Mésleard 1988). Le comportement des oiseaux est influencé par la complexité de la structure de la végétation (Mac Arthur 1958, Blondel *et al.* 1973). La dispersion des glands s'effectue généralement dans les milieux ouverts (clairières, talus, lisières) (Hillcoat 1994), de préférence auprès de structures verticales et de limites entre végétations différentes (Bossema 1979), mais aussi dans des milieux fermés (Chettleburgh 1952 *in* Hillcoat 1994). Ces glands sont enfouis dans le sol et "recouverts de litière, de brindilles, de mousses" (Hillcoat 1994) et cela "réduit leur risque d'être consommés par d'autres animaux et augmente leurs chances de se développer en chênes mûrs" (Bossema 1979). Ce dernier auteur conclut que "plusieurs caractéristiques du geai et du chêne peuvent être considérées comme des traits co-adaptés d'une relation symbiotique".

Les papillons *Laspeyresia splendana* (Lépidoptère, Tortricidés) vont déposer leurs oeufs dans les chênes à la base des ovaires ou à la base des fruits à peine formés (Dimon 1976). La chenille accomplit son cycle larvaire à l'intérieur du gland dans lequel elle trace des galeries. Dès que les glands tombent au sol, les **chenilles du papillon** perforent la cuticule et s'enfouissent dans le sol. Ces larves éclosent en juin-juillet. On remarque, comme Kanazawa (1975) ou Gonzalvez (1993), que ce parasitisme n'empêche pas forcément la germination (dans une certaine proportion).

Au bout de quelques semaines, les glands au sol sont attaqués par la **pourriture noire** *Ciboria batschiana* (Zopf.) Buchwald (Champignon, Ascomycètes) (Bonnet-Masimbert 1973, Delatour & Morelet 1979). Dans les conditions les plus favorables au parasite (d'hygrométrie en particulier), l'envahissement complet des surfaces cotylédonaire se réalise en moins d'un mois (Delatour & Morelet 1979). Ce champignon persiste pendant plusieurs années dans les glands attaqués laissés au sol ; son impact va dépendre de la glandée de l'année précédente et des facteurs climatiques de l'année en cours (Delatour & Morelet 1979) ; suivant les années, les pertes peuvent être très importantes. Dans le Fango, pour la glandée de 1993, l'infection due à ce champignon dépasse les 30 % (sur 2 000 glands ramassés) et elle est d'environ 10 % pour 1994 (1992 ayant été une année à forte production et 1993 à très faible production de glands).

Les **petits mammifères** susceptibles de consommer les glands dans la forêt du Fango, sont essentiellement le mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*) et le lérot (*Eliomys quercinus*), et éventuellement, le rat noir (*Ratus ratus*) (R. Fons, comm. pers.). Dans chacune des placettes, tous les glands ne disposant pas de protection ont été systématiquement consommés par les rongeurs pour les trois années de mesures. Vuillemin (1980) ou Lobréaux (1987) trouvent la même intensité de prédation. Le fait de fournir des glands lorsque la ressource est très limitée (mois de février) peut expliquer un tel taux de consommation. D'autres auteurs plus spécialisés sur ce problème fournissent des résultats légèrement inférieurs et précisent l'ampleur que peut prendre cette prédation. Le Louarn (1972) évalue des taux de prédation de 61 à 74 % du stock initial de graines dans la forêt de Fontainebleau. Vincent (1977) trouve dans les forêts du Bassin parisien et de Normandie, entre 65 et 99 % de glands prélevés par les rongeurs. Il n'observe pas de "greniers" à mulots dans la nature (ni dans la bibliographie) et il pense que les glands sont perdus pour la régénération. D'après Orsini (1979) une population de 100 mulots.ha⁻¹ consommerait environ 135 kg de glands entre novembre et février. En considérant les données de Lossaint & Rapp (1978) sur la production de glands dans la futaie de chêne vert du Rouquet (Hérault) qui varient de 107.1 à 1161.2 kg.ha⁻¹ (entre 1965 et 1972), Orsini (1979) estime que la prédation (qui de surcroît s'effectue sur les glands sains) peut être importante. Les populations de rongeurs fluctuent avec l'apport alimentaire mais leur développement n'est que temporaire et cesse dès que la ressource est épuisée (Vincent 1977, Orsini 1979). Orsini (1979) conclut que même si cette prédation s'est accompagnée d'un grand gaspillage et que les chiffres obtenus ne doivent être considérés qu'à titre d'approximation, les mulots seuls ne peuvent empêcher la régénération du chêne. Vuillemin (1980) pense qu'aucun résultat sur les potentialités du milieu ne peut être avancé si l'on ne contrôle pas ce facteur de prédation limitant le pourcentage de germination. Certains auteurs envisagent un phénomène de « satiation ». C'est-à-dire que certaines années, il y a une telle production de glands qu'il y a saturation vis-vis des prédateurs et que ces quelques années sont suffisantes pour régénérer la forêt (Romane, comm. pers.).

L'impact des **gros mammifères** est très ponctuel et difficile à apprécier au niveau quantitatif. Le sanglier consomme beaucoup de glands, il a un rôle d'enfouissement, mais il peut aussi déraciner les semis (Faille *et al.* 1984b). Les bovidés, en plus du prélèvement, arrachent et piétinent les semis.

Par conséquent, la production de glands est très fluctuante en qualité et en quantité d'une année sur l'autre. Les pertes de semences peuvent être très importantes avant même que la germination soit possible. Cependant l'observation chaque année de nouveaux semis montre bien que les vieux chênes verts sont tout à fait capables de produire quantité de fruits malgré leur mauvais état sanitaire (tronc creux, descente de cime,...). L'étude de la régénération à partir de semis devient donc envisageable.

Les expérimentations suivantes s'effectuent en pépinière (mesures de la capacité de germination des semences sur différents substrats) et *in situ* (mesures des taux de germination et de mortalité avec ou sans prédation-consommation) dans les différentes stations.

2. METHODES

2.1. Notes sur la typologie

La typologie des formations à chêne vert et des maquis réalisée en 1992 (complétée par une carte de la végétation au 1 : 5 000) fait le point sur la diversité structuro-architecturale de la forêt domaniale (Panaïotis 1991, 1992). Ce travail permet d'élaborer un plan d'échantillonnage tenant compte des types de formations les plus représentées dans la série de production-protection du chêne vert (1 600 ha) de l'aménagement forestier 1987-2006 (Astorg 1987). Cette série est divisée en dix neuf parcelles de surfaces inégales et de huit parquets de régénération (Tableau IV). La répartition des différentes formations végétales peut être résumée ainsi (Panaïotis 1992) :

- 450 ha de chênaies denses (recouvrement de 50 à 100 %)
- 420 ha de chênaies claires et vieux chênes sur maquis (recouvrement < 50 %)
- 120 à 140 ha de jeunes chênes et de maquis haut
- 300 ha de maquis moyens sur zones rocheuses et de cistaies-oxycédraies
- 20 ha où il y a eu des interventions forestières

2.2. Echantillonnage

Sur les dix huit parcelles, six sont clôturées afin de mettre hors d'atteinte les semis et les rejets de la dent des gros ruminants (bovins) et des sangliers. Ce dispositif est proche de ceux adoptés par le Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive de Montpellier (CEFE-CNRS) qui travaille sur les taillis de chênes verts dans le Languedoc (Grillas 1980, Rhanem 1983, Bilger 1984, Ed-Derfoufi 1984, 1986, Romane et Floret 1984, Floret *et al.* 1985, 1986, Berrod 1987, Lobréaux 1987, Bran 1989, Romane 1989, Boisserie 1990).

Choix des situations :

- csC**- Chênes sénescents (recouvrement <25%) sur maquis haut (**clôture**)
- csO**- Chênes sénescents (recouvrement <25%) sur maquis haut (témoin-ouvert)
- cdC**- Chênaie dense (recouvrement >75%) (**clôture**)
- cdO**- Chênaie dense (recouvrement. >75%) (témoin-ouvert)
- xrC**- Coupe rase récente de chênaie claire (**clôture**)
- xrO**- Coupe rase récente de chênaie claire (témoin-ouvert)
- axrO**- Chênaie claire (témoin avant coupe-ouvert)
- xaC**- Coupe rase ancienne de chênaie claire (**clôture**)
- xaO**- Coupe rase ancienne de chênaie claire (témoin-ouvert)
- axaO**- Chênaie claire (témoin avant coupe-ouvert)

Les placettes mesurent 15 m par 15 m qui correspondent à la surface minimale d'homogénéité de notre échantillon. A chaque placette témoin (sans clôture-ouvert ; **codée O**) correspond une placette clôturée (clôtures de type ursus® afin d'éviter le broutage par les bovins ; **codée C**), située à proximité, qui présente au mieux les mêmes caractéristiques stationnelles. Dans le cas des coupes forestières, une placette témoin est prise dans le type de peuplement qui devait correspondre à ce qu'il y avait avant la coupe (pas de clôture, avant la coupe ; **codée axrO et axaO**).

D'autres types de formations sont étudiés simultanément :

- jcO**- Jeunes chênes dans du maquis haut très dense
- mhO**- Maquis haut à *Erica arborea* et *Phillyrea latifolia*
- mbO**- Maquis bas : cistaie-oxycédraie (à *Cistus monspeliensis* et *Juniperus oxycedrus*)
- ccO**- Chênaie claire
- ccrO**- Chênaie claire sur affleurements rhyolitiques

Ces placettes ont la même dimension que les précédentes (15 m par 15 m), mais elles ne sont pas clôturées. Seules des cages anti-rongeurs de 1m² sont placées au centre des placettes pour l'étude de la simulation de la régénération par semis et la mesure de l'impact des petits prédateurs sur la glandée.

Tableau IV : Superficies occupées par les différentes formations végétales (en hectares) dans la série production-protection du chêne vert (parcelles de 1 à 19), dans la réserve biologique intégrale (parcelle 203) et dans les parquets de régénération (parquets I à VIII) (*in* Panaïotis 1992)

n° de parcelles	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	203	Total
ch. dense 1	1.3	1.4	3.7	21.4	7.2	0.5	1.2	0	0.9	2.2	1.1	0	0	2.8	43.7
ch. dense 2	4.5	18.9	29.5	31.5	20.1	11.5	12	6.2	8.6	26.6	17	36.5	3.5	12	238.4
ch. claire	10.4	13.5	16	7.75	2.1	3.7	6.3	4.7	12	8.1	13.7	5	4.3	6.8	114.4
ch. claire éboulis	0	4.05	0	0	4.3	0	2.5	0	3	8.9	3.3	4.4	3.5	1.1	35.1
vieux ch.	13	0	1.85	0	2.9	0	16.4	35.3	4.3	19.2	3.9	0	12.5	5.7	115.1
jeunes ch.	8	12.2	6.8	1.8	0	1.6	0	0	0	6.6	3.9	0	0.4	0	41.3
maquis haut	11	2.7	6.15	1.8	2.9	2.6	8.2	0	0	0	0.6	0	3.6	4.5	44.1
maq. zone roc.	9.1	14.2	17.8	4.2	2.1	1	8.1	12.5	25.9	7.4	10.5	10.7	10.9	9.7	144.1
maq. à erica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4.3	9.1	13.4
oxycedraie	6.5	3.4	6.8	6	8.6	0	3.8	18.7	0	0	12.1	0	8.6	0	74.5
cistaie	0	0	0	0.6	0.7	0	7	0	0	0	0	2.5	0	0	10.8
ch. avec pins	0	1.4	0	0	0	0	0	0	0	5.2	1.6	0	0	0	8.2
pins maritimes	0	1.4	0	0	0	0	0	0	0	0	2.2	0.6	1.5	0	5.7
pins laricios	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8.9	1.6	0.6	0	0	2.2
pelouses	0.6	0	0	0.6	1.5	0	0	0	0	0	0	0	0	2.8	5.5
jardins	0	0	0	0	0.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.7
rochers	4.5	16.9	19	13.1	27.3	39.4	16.4	17.7	7.2	11.1	7.1	64.3	20.3	22.8	287.1
int. humaines	0	2	0	0	0	0	7.5	0	0	0	0	0	0	0	9.5
															1202.5
n° de parcelles	14	15	16	17	18	19	I	II	II	IV	V	VI	VII	VIII	Total
ch. dense 1	1.7	0.4	0.6	9.8	0	5.9	0.5	0	0	0	0	0.5	0.8	0	20.2
ch. dense 2	54.7	31.6	13.3	14.5	1.5	11.2	3.1	3.5	0	2.7	2	0	7.8	0.8	146.8
ch. claire	10.3	2.7	12.2	8.7	38	19.8	2.6	9.1	0	8.7	1	1.4	0	10.5	125.0
ch. claire éboulis	0	19.1	1.7	2.3	1.5	0	0	0	0	0	0	0	7.5	1.9	34.0
vieux ch.	13.7	14.2	0	0	3.7	19.8	0	0	0	0	0.3	11.1	3.4	0	66.2
jeunes ch.	0	4	0	0	0	0	0	8.5	4.2	1	0	0	0	1.6	19.3
maquis haut	0	3.1	18.5	7	0.7	0	3.1	0	0	0	0	0	0.8	0.8	34.0
maq. zone roch.	14.2	9.3	0.9	4	1.5	2.6	0	2.4	2.1	0	0	6.4	0	0	43.4
maq. à erica	0	0	2.9	7.5	0	17.1	0	0	0	0	0	0	0	0	27.5
oxycedraie	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	3.3	0	0.6	9.9
cistaie	0	0	0.3	0	0	2.1	0	0	0	0	2.7	0	0	0	5.1
ch. avec pins	2.8	0	3.5	3.5	0	0	0	0	0	0	0	0	5.4	0	15.2
pins maritimes	0	0	0	1.1	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	1.6
pins laricios	0	0.4	3.5	2.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6.2
pelouses	0	0	0.3	0.6	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	1.4
jardins	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.4	0	0.4
rochers	0	10.7	4	5.8	32	47.6	0	0	0	0	0	3.3	0	0	103.4
int. humaines	0	0	0	0	0	0	2.6	2.1	2.6	0	0	0	0	0	7.3
															666.8

Enfin, en collaboration avec l'Agence pour la Gestion des Espaces Naturels de Corse (AGENC), deux placettes de 30 m par 30 m environ vont permettre d'étudier l'extension ou non du taillis de chêne vert de la plage de Galéria dont la présence sur le littoral est exceptionnelle (Paradis & Piazza 1995) :

- tmC₁**- Taillis de chêne vert avec maquis à *Phillyrea latifolia* et *Olea europea* (**clôture**-arrière plage)
- tmC₂**- Taillis de chêne vert avec maquis à *Pistacia lentiscus* (**clôture**-front de plage)
- tmO**- Taillis de chêne vert avec maquis à *Phillyrea latifolia* et *Pistacia lentiscus* (témoin-ouvert)

2.3. Caractéristiques stationnelles

L'échantillonnage et les principales caractéristiques stationnelles sont résumées dans le Tableau V et Tableau VI et les sites sont positionnés dans la Figure 6. Les relevés phytosociologiques sont réalisés en mai 1993 et synthétisés en Annexes n° 1, 2 et 3. Les relevés phytosociologiques des taillis de chêne vert en bord de mer

(stations tmC1 et tmC2) ont été réalisés par J. Gamisans en mai 1993. Le numéro de parcelle ONF correspond aux parcelles de l'aménagement forestier (Astorg 1987) (Tableau V).

Tableau V : Echantillonnage et caractérisation des placettes expérimentales (C : clôtures ; O : ouvert ; a : avant la coupe)

Placette	Type de formation végétale	Localité	ONF	Surface	Exposition	Altitude	Station météo
csC	Chênes sénescents sur maquis haut	Perticato	1	225m ²	W	350m	Pirio
csO	Chênes sénescents sur maquis haut	Perticato	1	225m ²	W	350m	Pirio
cdC	Chênaie verte dense	Perticato	7	225m ²	NNE	210m	Pirio
cdO	Chênaie verte dense	Fango	7	225m ²	NNE	230m	Pirio
xrC	Coupe rase récente de chênaie claire	Fango	7	225m ²	NE	180m	Pirio
xrO	Coupe rase récente de chênaie claire	Fango	7	225m ²	NE	175m	Pirio
axrO	Chênaie verte claire	Fango	7	225m ²	NE	185m	Pirio
xaC	Coupe rase ancienne de chênaie claire	Perticato	4	225m ²	NW	285m	Pirio
xaO	Coupe rase ancienne de chênaie claire	Perticato	4	225m ²	NW	280m	Pirio
axaO	Chênaie verte claire	Perticato	4	225m ²	NW	315m	Pirio
jcO	Jeunes chênes sur maquis haut	Perticato	4	225m ²	W	240m	Pirio
mhO	Maquis à bruyères et filarias	Perticato	2	225m ²	NW	315m	Pirio
mbO	Cistaie - oxycèdraie	Perticato	3	225m ²	W	290m	Pirio
tmC1	Taillis de chênes verts en bord de mer	Galéria	-	700m ²	SE	5m	Galéria
tmO	Taillis de chênes verts en bord de mer	Galéria	-	800m ²	SE	5m	Galéria
tmC2	Taillis de chênes verts en bord de mer	Galéria	-	600m ²	SE	5m	Galéria
ccO	Chênaie verte claire	Omita	18	225m ²	W	550m	Monte Estremo
ccrO	Chênaie verte claire sur rhyolites	Omita	18	225m ²	W	560m	Monte Estremo

L'âge des chênes verts est estimé à partir de l'équation (1) (paragraphe 3.2.1, chapitre 3, première partie) (Tableau VI), qui donne l'âge en fonction du diamètre à la base des arbres. Les chênes verts situés au bord de mer (taillis, stations tmC₁, tmC₂ et tmO) et sur affleurements rhyolitiques (peuplement clair, station ccrO), poussent sur des sols très différents de ceux pour lesquels la relation de l'âge en fonction du diamètre a été établie. L'âge de ces chênes verts ne peut donc pas être estimé à partir de cette même équation. Il faudrait réaliser un échantillonnage particulier dans chacun de ces milieux et compter les cernes des arbres.

Tableau VI : Caractéristiques dendrométriques des chênes verts dans les stations

Placette	diam. moy. (cm)	écart-type	Nb d'arbres	Age estimé (ans)	Haut. domin (m)	Nb tiges/ha	G (m ²)
csC	37.4	-	1	102	11.0	50	6
csO	49.3	9.6	4	124	11.5	80	15
cdC	55.0	5.4	4	132	18.0	180	43
cdO	38.5	1.4	4	105	15.0	180	21
xrC	63.1	6.8	2	142	-	90	(28)
xrO	71.7	18.0	2	150	-	90	(12)
axrO	55.2	6.7	4	132	15.5	180	43
xaC	74.4	14.4	3	152	-	130	(56)
xaO	69.5	13.3	3	148	-	130	(49)
axaO	54.1	7.2	2	131	15.0	90	21
jcO	16.0	4.0	3	51	11.0	130	3
tmC ₁	16.0	3.9	19	?	6.5-7.0	850	17
tmO	17.0	3.7	17	?	7.0	750	17
tmC ₂	14.5	4.0	19	?	6.0	850	14
ccO	46.1	12.2	7	118	22.0	310	52
ccrO	32.0	9.0	4	?	13.0	180	15

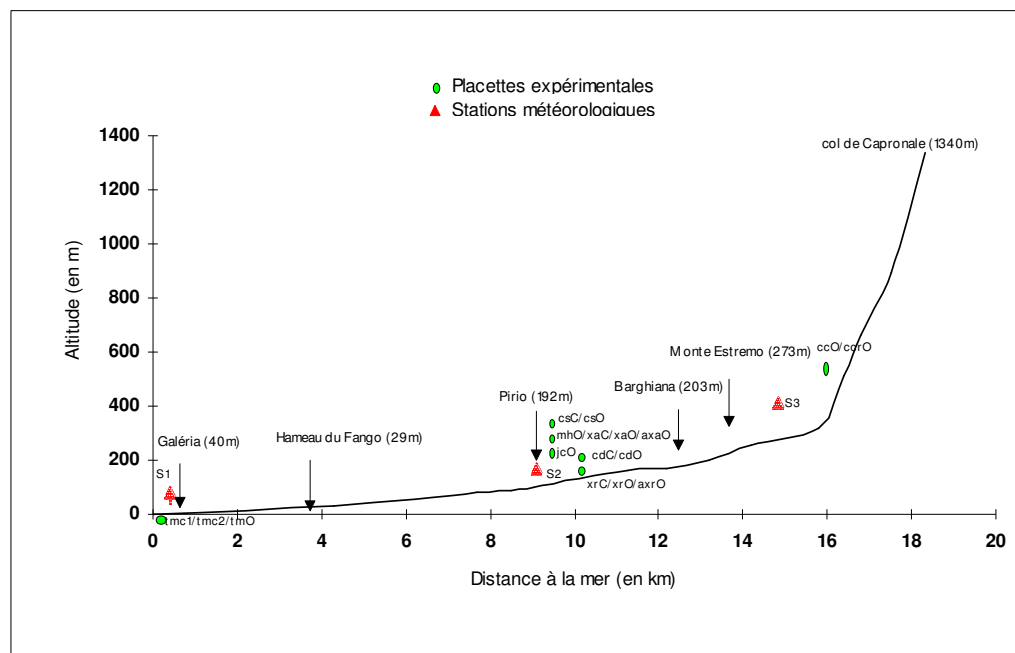


Figure 6 : Profil topographique du Fango (de la mer au Col de Capronale). Emplacement des placettes expérimentales et des stations météorologiques (S₁ : Galéria ; S₂ : Pirio ; S₃ : Monte Estremo)

2.4. Mesures

Différentes mesures ou analyses sont effectuées :

- ⇔ pourcentage de levée et de mortalité des germinations
- ⇔ microclimat lumineux (pyranomètre linéaire)
- ⇔ analyse du sol

2.4.1 Pourcentage de levée et de mortalité des germinations

Le but de ces expérimentations est de voir la part de la régénération par glands dans les différents types de formations végétales. L'hypothèse émise au départ suppose que les vieux chênes verts sont capables de fournir une bonne glandée, et surtout, que les semis issus de la glandée sont viables. Suite aux discussions avec les chercheurs du CEFE de Montpellier, nous avons adopté plusieurs expérimentations comparables à celles réalisées dans les taillis de chênes verts aux environs de Montpellier (Lobréaux 1987, Bran *et al.* 1990, Gonzalvez 1993).

Le taux de germination est mesuré à l'émergence des épicotyles qui correspond en fait au pourcentage de levée des semis. Mais « ceci ne doit pas être confondu avec la germination au sens physiologique quand il y a émission de la radicule » (Vuillemin 1980). Les glands sont triés et conservés au frais sur des lits de sable pendant la période hivernale. Ils sont triés une deuxième fois et seuls les glands d'aspect sain (bon poids, pas de trou d'émergence de larve, pas de trace de coups de dents de rongeurs, pas de pourriture noire visible) sont mis à germer pour les différentes expérimentations.

☞ En pépinière

L'un des problèmes de la germination du chêne vert mis en évidence depuis peu dans le Midi de la France, est un phénomène qui pourrait être de l'**auto-allélopathie** (Bran *et al.* 1990, Li & Romane 1994). Celle-ci désigne les influences chimiques défavorables d'une espèce végétale vis à vis d'une autre ou d'elle-même (auto-allélopathie) (Rice 1979). Nous allons voir si ce phénomène observé dans des formations de *Quercus ilex* sur substrat calcaire se reproduit sur substrat rhyolitique, comme l'a fait Gonzalvez (1993) dans les taillis de chênes verts sur les schistes cévenols.

Les glands de chêne vert sont ramassés juste après leur chute au sol sous un seul semencier ou sous un groupe de semenciers quand l'année de glandée est insuffisante (comme en 1994). Cinquante glands sont mis à germer sur cinq substrats différents (seul l'horizon superficiel est prélevé) :

- ⇔ témoin : dans de la terre de bruyère (terreau du commerce)
- ⇔ dans des pelouses à thérophytes
- ⇔ sous maquis à *Erica arborea* et *Phillyrea latifolia* (sol peu profond)
- ⇔ sous maquis haut (sol profond)
- ⇔ sous chênaie verte dense

L'arrosage est appliqué de manière à ce que l'eau ne soit pas un facteur limitant pour la germination des graines puis pour la levée des plantules. Ces travaux sont réalisés à la pépinière de l'Office National des Forêts de Biguglia.

☞ Sous cages anti-rongeurs

Pour mettre en évidence le **potentiel de régénération** par semis des les différentes placettes, on simule la régénération à l'aide d'un dispositif de cages qui permet de contrôler la prédation des glands au sol. Ce dispositif va permettre d'étudier plus en détail les paramètres du milieu qui influent sur la germination.

Les cages mesurent 1 m par 1 m par 0.50 m de hauteur. Elles sont enterrées à 10 cm de profondeur. La maille du grillage est de 0.5 cm. La partie supérieure est entièrement amovible (couvercle) et permet de réintroduire à l'intérieur de la cage toutes les feuilles et brindilles qui tombent sur le couvercle. Cinquante glands sont placés dans la cage et cinquante hors cage dans huit placettes pendant les trois années de mesures. Les semis sont effectués au début du mois de février de chaque année.

Une cage a subi des malveillances en 1995 (placette tmC₁ du bord de mer). Le pourcentage de levée des semis de cette station nécessaire à l'analyse des résultats est estimé. Il prend en compte le résultat de la station tmC₂ (conditions identiques) et des levées naturelles dans la station tmC₁ cette année là.

☞ *Dans toutes les stations*

L'observation des semis de l'année dans toutes les stations rend compte de la **capacité réelle** de l'écosystème à se **régénérer** dans les différentes stations en prenant en compte les arbres reproducteurs en place, la prédation naturelle et la dissémination des glands par rapport à l'expérimentation précédente.

Deux rubans de cinq mètres sont disposés perpendiculairement, d'abord sous la couronne d'un chêne puis en s'éloignant dans le sens de la pente. Le sous-échantillonnage effectué à la fin de chaque printemps porte sur huit carrés de 6.25 m², soit 50 m² dans chaque placette.

2.4.2 Le microclimat lumineux

Parmi les facteurs qui influent sur la levée de dormance des graines, la photosensibilité des graine est un facteur important (Aïssa 1981). L'appréciation du couvert végétal présente donc un intérêt pour montrer s'il existe des corrélations entre le microclimat lumineux et les taux de levée et de survie des semis.

Ce calcul de corrélations éventuelles est réalisé dans l'expérimentation de simulation de la régénération (dispositif de cages anti-rongeurs). Les mesures du microclimat lumineux sont effectuées au-dessus de chaque cage et non pas au niveau de l'ensemble de la placette car, dans la majorité des stations, il existe une forte hétérogénéité vis à vis de ce facteur. Ces mesures sont réalisées à l'aide d'un pyranomètre linéaire.

Le pyranomètre linéaire se présente sous la forme d'une barre contenant plusieurs cellules photoélectriques qui sont couplées à un voltmètre et donnent une intensité lumineuse exprimée en mV (Méthy 1974). Les mesures sont effectuées entre 12h et 13h 30 au début du mois de juin 1994 par temps clair, le soleil étant au zénith pour avoir des valeurs maximales de différence de potentiel. Une mesure témoin est prise en pleine lumière (100 % d'éclairement) puis deux autres mesures sont réalisées tout de suite après (moins de dix minutes se sont écoulées) afin de minimiser les erreurs dues aux variations relativement rapides de l'intensité lumineuse solaire. Le pyranomètre est placé de niveau et toujours orienté dans le sens est-ouest.

Les résultats sont exprimés en pourcentage du rayonnement global sous les différents ensembles (chênaie dense, maquis haut, ronces ...). Deux ou trois mesures sont prises sous chaque type de végétation dans chaque station. Cette méthode simple et rapide est étendue à l'ensemble des dix huit parcelles d'étude.

2.4.3 Le sol

Le sol est un autre facteur important qui peut avoir un impact sur la germination. De par sa texture et sa structure, il peut influencer sur la capacité du sol en rétention en eau, sur l'enracinement et donc sur la levée et la mortalité des plantules. La composition physico-chimique du sol peut modifier les chances de survie des plantules.

☞ *Echantillonnage*

Les profils pédologiques sont réalisés dans toutes les placettes d'étude hormis la placette tmO (taillis de chênes verts en bord de mer - sans clôture) car il y avait déjà un répliquat (tmC1 et tmC2, clôturées) et le trou engendré par le profil présente un risque pour les promeneurs (effondrement des galets). Le nombre d'horizons échantillonnés ainsi que la profondeur maximale des profils pédologiques sont retranscrits dans le Tableau VII.

Tableau VII : Echantillonnage des sols, nombre d'horizons analysés, profondeur maximale

Stations	Type de formation végétale	Nombre d'horizons	Profondeur maxi (cm)
csC	Chênes sénescents sur maquis haut	4	100
csO	Chênes sénescents sur maquis haut	4	90
cdC	Chênaie verte dense	4	65
cdO	Chênaie verte dense	3	45
xrC	Coupe rase récente de chênaie claire	2	80
xrO	Coupe rase récente de chênaie claire	3	80
axrO	Chênaie verte claire	4	65
xaC	Coupe rase ancienne de chênaie claire	4	100
xaO	Coupe rase ancienne de chênaie claire	4	90
axaO	Chênaie verte claire	3	65
jcO	Jeunes chênes sur maquis haut	3	70
mhO	Maquis à bruyères arborescentes et filarias	2	30
mbO	Cistaie - oxycèdraie	3	40
tmC ₁	Taillis de chênes verts en bord de mer	2	20
tmC ₂	Taillis de chênes verts en bord de mer	1	20
ccO	Chênaie verte claire	3	85
ccrO	Chênaie verte claire sur rhyolites	2	15

Analyses effectuées

Les échantillons de sol sont analysés à l'Office d'Equipeement Hydraulique de Corse à Bastia (Tableau VII). Les analyses portent sur cinquante et un échantillons dans dix sept sols :

- ⇒ Pourcentage de terre fine (TF)
- ⇒ Granulométrie (argiles, limons fins et grossiers, sables fins et grossiers)
- ⇒ pH eau
- ⇒ Eléments majeurs : Azote (N), Phosphore (P), Carbone (C)
- ⇒ Oligo-éléments : Fer (Fe), Manganèse (Mg), Zinc (Zn) et Cuivre (Cu)
- ⇒ Cations échangeables : Calcium (Ca⁺⁺), Magnésium (Mg⁺⁺), Potassium (K⁺) et Sodium (Na⁺)
- ⇒ Capacité d'échange des cations (C.E.C.)

Les mesures de granulométrie ont posé des problèmes dans de nombreux horizons de surface des sols (stations xrC, xaC, jcO, mhO, mbO, tmC₁, tmC₂, ccO et ccrO) à cause de taux de matière organique très élevés et des problèmes de séparation des fractions (argiles, limons, sables) que cela entraînait.

Les données brutes sont parfois transformées pour en faciliter l'interprétation dans les analyses en composantes principales :

- ⇒ Le taux de matière organique (MO) est donné par la transformation du taux de Carbone (C) :

$$MO = 1.72 \times C \text{ (Duchaufour 1970)}$$
- ⇒ Le taux de saturation (S/T) du complexe adsorbant indique la "richesse" chimique du milieu
(Baize 1988)
- ⇒ Le rapport $R = [Ca^{++}/Mg^{++} + K^{+} + Na^{+}]$ estime la stabilité de la structure de l'horizon considéré. Si R est strictement inférieur à 5.33, la structure devient instable (Aubert 1989)

Dans ce chapitre sur la germination, seules les données pédologiques des horizons superficiels sont mises en corrélation avec les taux de levée et de mortalité des semis.

2.5. Traitements statistiques des données

Toutes les moyennes sont généralement données avec l'intervalle de confiance à 95 %. Quand les échantillons sont inférieurs à 30, la valeur exacte de *t* est prise dans le tableau des valeurs de la loi de Student au rang *n*-1.

Les données portant sur la germination sont traitées par des analyses de variances à un ou deux facteurs contrôlés. Lorsque les conditions de normalité (test de Kolmogorov-Smirnov - Dagnelie 1968) et d'homogénéité des variances (Test de Bartlett - 1947 -) sont remplies, on utilise l'**analyse de variance paramétrique** (anova). Dans le cas où les effectifs de tous les échantillons sont égaux, l'homogénéité de la variance n'est pas testée car l'analyse de variance est dans ce cas très robuste (Dagnelie 1975). Lorsque l'analyse de variance est significative, elle est généralement suivie d'une comparaison multiple grâce à un test de la plus petite différence significative (*Low Significant Difference*).

Dans le cas où les conditions de normalité et d'homogénéité des variances ne sont pas remplies, l'**analyse de variance non paramétrique** (analyse de variance par rangs - test de Kruskal-Wallis) est effectuée (Scherrer 1984). Ce test est moins puissant que l'anova paramétrique (Frontier 1981). Quand l'analyse de variance non paramétrique est significative, elle est suivie d'une comparaison multiple (Zar 1984) qui permet de mettre en évidence quelles sont les stations statistiquement différentes.

Le **test non paramétrique U de Mann-Whitney** de comparaison de deux moyennes (Scherrer 1984) est utilisé pour l'expérimentation de germination renouvelée en pépinière.

Toutes les paramètres du milieu sont traités grâce à une **analyse en composantes principales** (ACP) et mis en corrélation avec les données de germination.

3. RESULTATS - DISCUSSION

3.1. Germination en pépinière

L'expérimentation suivante tente de mettre en évidence sur substrat rhyolitique, un phénomène déjà observé dans des formations de *Quercus ilex* sur substrat calcaire (Bran *et al.* 1990, Li & Romane 1994). Ce phénomène qui pourrait être de l'**auto-allélopathie**, s'il existe, constituerait un premier frein très important à la régénération par semis des formations à chêne vert de la vallée du Fango.

3.1.1 Résultats

L'expérimentation en pépinière de 1993 consistant à mettre à germer 50 glands de *Quercus ilex* dans différents sols, est renouvelée en 1995. La comparaison des résultats montre qu'il n'y a pas de différence significative (test de Mann-Whitney, $Z = -1.67$, $P > 0.05$) entre les deux expérimentations (Tableau VIII), et qu'elles sont donc reproductibles.

Tableau VIII : Taux de germination moyens et écarts-type (en %) des glands de chêne vert sur différents substrats obtenus pour les 2 années d'expériences en pépinière 100 jours (1993) et 96 jours (1995) après plantation

Type de substrat	1993	Ecart-type	1995	Ecart-type
terre de bruyère (témoin)	92.6	14.3	84.4	13.8

sol nu (qq thérophytes)	79.8	16.3	71.9	11.7
sol de maquis à <i>Erica et Phillyrea</i>	81.9	7.2	72.2	6.8
sol de maquis haut	78.1	13.7	69.9	19.3
sol de futaie à <i>Quercus ilex</i>	81.6	10.8	71.7	16.8

Les taux de germination dans les différents substrats pour chaque expérimentation sont comparés grâce à un test non paramétrique à l'aide d'une analyse de variance par rangs (test de Kruskal-Wallis, comparaison de plusieurs échantillons indépendants) (Scherrer 1984). Il n'y a pas de différence significative entre les taux de germination dans les différents substrats testés (pour 1993 : $H_c = 5.07$, $p = 0.28$; pour 1994 : $H_c = 4.04$, $p = 0.40$). Dans des conditions expérimentales proches (en pépinière), différents auteurs obtiennent les résultats ci-après (Tableau IX) :

Tableau IX : Taux de germination de glands de chênes sur différents substrats obtenus par d'autres auteurs (en%)

Type de formation végétale (et type de substrat)	Taux de germination	Ecart-type
Sous taillis de <i>Quercus ilex</i> (Bran et al. 1990) (calcaire)		
⇔ semis de <i>Quercus ilex</i>	21.7	-
⇔ semis de <i>Quercus pubescens</i>	66.7	-
Sous taillis de <i>Quercus ilex</i> (Li & Romane 1994) (calcaire)		
⇔ litière à moitié décomposée (horizons A ₀ +A ₁)	8.3	-
⇔ litière non décomposée (horizon A ₀₀)	43.3	-
Sous taillis de <i>Quercus ilex</i> (Gonzalvez 1993) (siliceux)	61.6	17.7

Pour expliquer cette différence de taux de germination entre les semis de *Q. ilex* et *Q. pubescens* sur la litière de taillis de chênes verts, Bran *et al.* (1990) évoquent le fait qu'il existe une inhibition allélopathique partielle des germinations de *Quercus ilex* à laquelle *Quercus pubescens* est moins sensible. Ce qui aurait comme conséquence à long terme de favoriser *Quercus pubescens* (Bran *et al.* 1990, Bacilieri *et al.* 1993).

Pour mettre en évidence le phénomène d'allélopathie, Li & Romane (1994) utilisent une solution d'extraction obtenue par lessivage d'un sol de taillis de chêne vert. La corrélation négative existant entre la concentration de lessivat et le taux de germination montre l'effet très inhibiteur de la solution d'extraction (taux de germination de 1% et de 19.5 % pour des concentrations respectives de 100 à 0 %). En ce qui concerne les tests sur substrats, les mêmes auteurs avancent l'idée d'auto-allélopathie du chêne vert vis-à-vis de ses semis à partir des taux de germination très faibles (8.3 %) sur de la litière semi-décomposée mélangée avec la couche organique du sol. Ils en concluent que c'est l'une des principales raisons de la pauvreté de régénération par semis et de la dégradation forestière du taillis de *Quercus ilex*.

Gonzalvez (1993), avec qui nous avons échangé des informations, a travaillé sur les mêmes problèmes avec des graines de *Castanea sativa* Mill. et de *Quercus ilex*. Ses résultats, sur les substrats siliceux des schistes des Cévennes montrent l'absence de phénomène de toxicité de la litière de chêne vert pour ses semis.

3.1.2 Discussion-Conclusion

Les taux de germination obtenus dans les couches superficielles des différents types de sols sont proches de 80 % pour l'expérimentation de 1993 et de 70 % pour celle de 1995. Ces variations peuvent être expliquées par un pouvoir germinatif des glands différent entre les années.

Nos résultats sont nettement supérieurs aux valeurs obtenues par les différents auteurs qui ont travaillé sur calcaire. L'hypothèse d'auto-inhibition du chêne vert vis à vis de ses semis sur substrat rhyolitique peut donc être rejetée. Nous arrivons à la même conclusion que Gonzalvez (1993) pour des semis sous taillis de *Quercus ilex* sur sol siliceux des Cévennes.

L'isolement des substances inhibitrices contenues dans les tanins (Le Petit *et al.* 1992) devrait permettre de mieux comprendre ces mécanismes d'allélopathie en fonction du pH des sols.

Les difficultés de régénération du chêne vert ne dépendent donc pas, si elles existent, de ce phénomène d'allélopathie reconnu sur substrat calcaire. Afin de mettre en évidence les paramètres du milieu qui influent sur la levée et la survie des semis de l'année, nous allons maintenant simuler une germination dans les différentes stations en plaçant un nombre connu de glands et en contrôlant leur prédation-dissémination par l'intermédiaire de cages anti-rongeurs.

3.2. Simulation d'une régénération par semis (sous cages anti-rongeurs)

L'objectif de cette expérimentation consiste à mieux cerner les paramètres qui peuvent influencer sur la réussite de levée des semis et de survie des plantules d'un an de chêne vert dans les différentes stations. Le potentiel de régénération au premier stade est analysé dans les stations.

La germination des semences dépend de nombreux facteurs.

⇔ En laboratoire dans les conditions expérimentales, Aïssa (1981) étudie les facteurs qui interviennent dans la levée de dormance des graines de chêne vert : l'eau, l'oxygène (transmis par l'eau d'imbibition), la température et la lumière sont les principaux. Cet auteur définit les meilleures conditions de germination et les seuils létaux pour lesquels les graines de *Quercus ilex* sont sensibles (seuil léthal d'hydratation de 24 %, température optimale de germination de 30°C en présence d'obstacles, légère photosensibilité négative des graines à la récolte qui s'inverse au bout de trois mois).

⇔ *In situ*, il est très difficile d'individualiser ces paramètres. Nos observations s'appliquent à la résultante de l'ensemble de ces phénomènes évaluée par le comptage de levée et de mortalité des semis.

Vuillemin (1980) considère la plantule de chêne comme un système simple réagissant presque exclusivement au facteur hydrique, "du fait de son enracinement peu profond". Le pourcentage de levée rend compte de la durée de la période favorable de végétation maintenue jusqu'à l'arrivée de la sécheresse (Vuillemin 1980, Lobréaux 1987).

L'analyse de nos résultats s'effectue en plusieurs temps. Les analyses de variance permettent de préciser la part des précipitations de printemps et de l'été qui influent sur la levée et la mortalité des semis. L'analyse en composantes principales sert à apprécier globalement les corrélations qui existent entre les paramètres mesurés au niveau des stations et les taux de levée et de mortalité des semis.

3.2.1 Pourcentage de levée des semis

Après avoir testé la normalité (test de Kolmogorov-Smirnov), les pourcentages de levée des semis sous cages anti-rongeurs pour les trois années de mesures (Tableau X) sont comparés grâce à une analyse de variance à deux facteurs (l'année et la station). Le paramètre annuel intègre essentiellement les précipitations du printemps (et les températures) et le paramètre stationnel comprend le type de végétation, l'éclairement et le type de sol.

Tableau X : Pourcentages de levée (et écarts-type en %) des semis sous cages anti-rongeurs pour les trois années d'expériences

Station	1993	Ecart-type	1994	Ecart-type	1995	Ecart-type
csC : Ch. sénes. sur maq. haut	83.9	5.6	16.1	9.9	56.6	19.4
cdC : Ch. verte dense	66.1	10.8	34.2	18.4	20.2	18.3

xrC : Coupe rase récente	48.2	11.9	52.0	10.7	54.1	10.0
xaC : Coupe rase ancienne	57.9	11.8	69.9	10.1	53.8	11.3
jcO : Jeunes ch. sur maq. haut	62.2	18.8	31.9	10.1	20.0	7.1
mhO : Maq. à bruyères et filarias	38.3	14.1	78.1	16.0	48.0	13.5
mbO : Cistaie-oxycédraie	26.0	9.8	74.5	12.9	43.4	17.5
tmC₁ : Taillis bord de mer	3.8	6.6	0.0	-	0.0	-
tmC₂ : Taillis bord de mer	5.9	7.3	12.0	9.8	0.0	-
ccO : Ch. verte claire	64.3	18.7	80.4	17.2	52.3	20.3
ccrO : Ch. claire sur rhyolites	26.3	15.5	10.2	10.8	14.0	11.7
Témoin	92.1	16.1	84.4	19.9	81.9	10.9

Les résultats de l'analyse de variance montrent qu'il y a une interaction très hautement significative entre les deux facteurs ($F = 12.9$, $P < 0.0001$). Les précipitations du printemps (et les températures) sont très liées au type de station quant à leurs incidences sur la levée des semis. Dans ce cas d'interaction significative entre les facteurs, Underwood (1981) préconise l'utilisation de l'analyse de variance à un facteur.

Une Anova est donc effectuée pour chaque station disposant de cage anti-rongeurs qui permet d'appréhender l'effet de l'année sur le taux de levée des semis. Les résultats (Tableau XI) montrent qu'il n'existe pas de différences significatives entre les années dans les stations de "coupes forestières" (xrC et xaC), de "chêneie claire sur rhyolites" (ccrO) et de "taillis du bord de mer" (tmC₁). Si l'on regarde la quantité de précipitations (Tableau XII) dans les stations qui dépendent des stations météorologiques de Pirio et de Monte Estremo, les différences entre les années sont relativement faibles (en particulier à Pirio) et surtout, elles ne semblent pas être un facteur limitant pour une bonne levée des semis (plus de 245 mm de pluies pendant les mois de mars, avril et mai). Il y a donc d'autres facteurs qui interviennent.

Tableau XI : Résultats des analyses de variance de l'effet de l'année sur le taux de levée des semis de *Quercus ilex* (différence significative : *, hautement significative : **, non significative : ns)

Station	csC	cdC	xrC	xaC	jcO	mhO	mbO	tmC ₁	tmC ₂	ccO	ccrO
F	48.2	29.4	1.6	0.5	16.2	14.2	22.1	2.4	5.0	3.9	3.0
P	0.0001	0.0001	0.22	0.62	0.0001	0.0002	0.0001	0.12	0.02	0.04	0.07
Différence	**	**	ns	ns	**	**	**	ns	*	*	ns

Tableau XII : Précipitations de printemps (cumul des mois de mars, avril et mai) en mm

Station météorologique	1993	1994	1995
Galéria	185.4	127.4	234.5
Pirio	251.2	246.0	244.5
Monte-Estremo	281.9	301.9	322.9

Au bord de la mer (station météorologique de Galéria), les quantités de précipitations au printemps sont très différentes d'année en année (de 127 à 235 mm). Pourtant, il n'existe pas de différence entre les taux de levée des semis dans la station 9A pour les différentes années. Les 235 mm de pluies printanières semblent donc insuffisants pour assurer un bon taux de levée des semis car ceux-ci sont extrêmement faibles (de 0 à 4 %). La répartition des pluies pendant cette période de germination puis de levée des semis, ne paraît pas être la cause de ces mauvais résultats. Différentes hypothèses sont proposées pour essayer d'expliquer ces taux très faibles de levée des semis dans le paragraphe 3.2.3.

Dans toutes les autres stations, les analyses de variance sont suivies d'une analyse multi-rangs permettant de montrer pour quelles années, il existe des différences (au seuil de 5 %) entre la levée des semis dans chacune des stations (Figure 7).

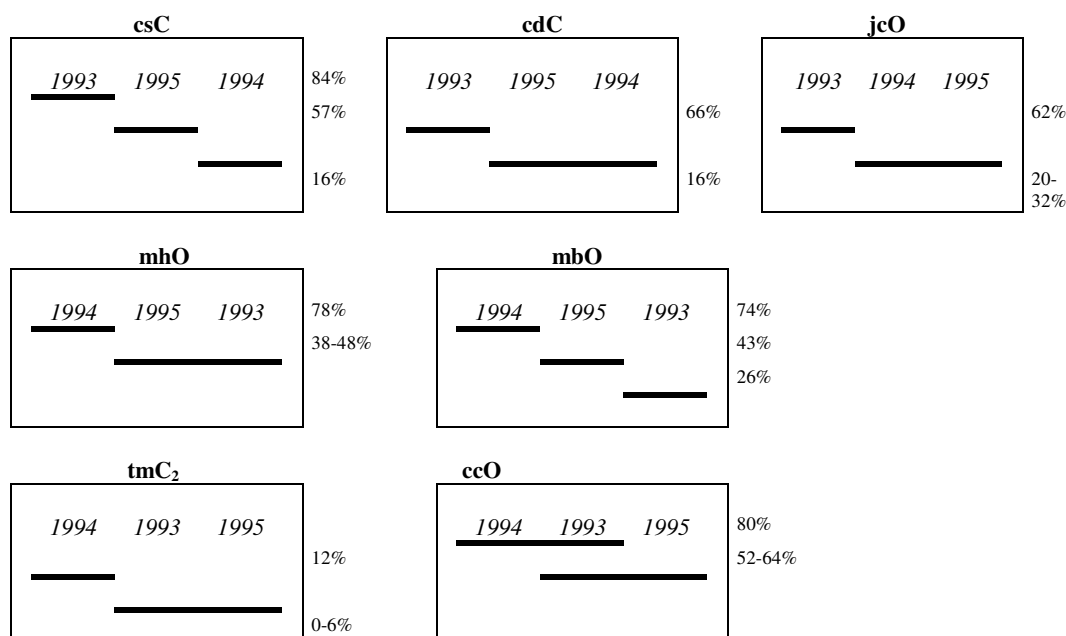


Figure 7 : Résultats de l'analyse multi-rangs à 95 % (méthode LSD : *low significant difference*) de l'effet de l'année sur le taux moyen de germination des semis dans les différentes stations disposant de cages anti-rongeurs

L'année 1993 présente les taux de levée des semis les plus importants dans les stations "chênes sénescents sur maquis haut" (csC), "chênaie dense" (cdC) et "jeunes chênes sur maquis haut" (jcC). Par contre, c'est en 1994 que ces taux sont les plus importants dans les stations "maquis à *Erica arborea* et *Phillyrea latifolia*" (mhO), "cistaie-oxycédraie" (mbO), "taillis de chênes verts au bord de mer" (tmC₂) et "chênaie claire" (ccO).

Il n'y donc pas le seul facteur des précipitations de printemps qui intervient dans la levée des semis. La plantule ne réagit donc pas comme un système simplifié qui serait conditionné uniquement par les pluies.

3.2.2 Taux de mortalité des semis

Pour Vuillemin (1980) et Lobréaux (1987), la mortalité estivale des semis correspond à une mesure du stress hydrique (durée et amplitude de la sécheresse) imposé aux plantules.

Les taux moyens de mortalité des semis durant les trois années de mesures sont retranscrits dans le Tableau XIII. Les différences obtenues entre 1993, 1994 et 1995 semblent indiquer que la durée et l'intensité de la sécheresse (Figure 8) jouent un rôle important dans la survie des semis. Les valeurs cumulées des précipitations de l'été (mois de juin, juillet et août -Tableau XIV-) sont très différentes entre les années 1993 et 1994, l'année 1995 pouvant être considérée comme une année intermédiaire.

Tableau XIII : Taux moyens de mortalité et écarts-type (en %) des semis sous cages anti-rongeurs

Station	1993	Ecart-type	1994	Ecart-type	1995	Ecart-type
csC	2.4	6.3	8.3	20.4	7.1	12.2
cdC	5.2	9.0	11.9	15.1	6.7	14.9
xrC	11.2	14.5	0.0	-	28.3	15.6
xaC	6.4	1.1	0.0	-	24.3	26.9
jcO	2.4	6.3	0.0	-	76.7	32.5
mhO	89.3	19.7	0.0	-	24.3	22.6
mbO	100.0	0.0	0.0	-	78.6	28.4
tmC ₁	50.0	70.7	-	-	-	-

tmC₂	66.7	57.7	0.0	-	-	-
ccO	64.0	17.8	9.2	10.7	21.2	21.2
ccrO	72.2	22.8	0.0	-	40.0	54.8

Tableau XIV : Précipitations estivales (cumul des mois de juin, juillet et août) (en mm)

Station météorologique	1993	1994	1995
Galéria	19.8	59.7	47.2
Pirio	21.1	106.6	73.7
Monte-Estremo	22.1	142.1	90.9

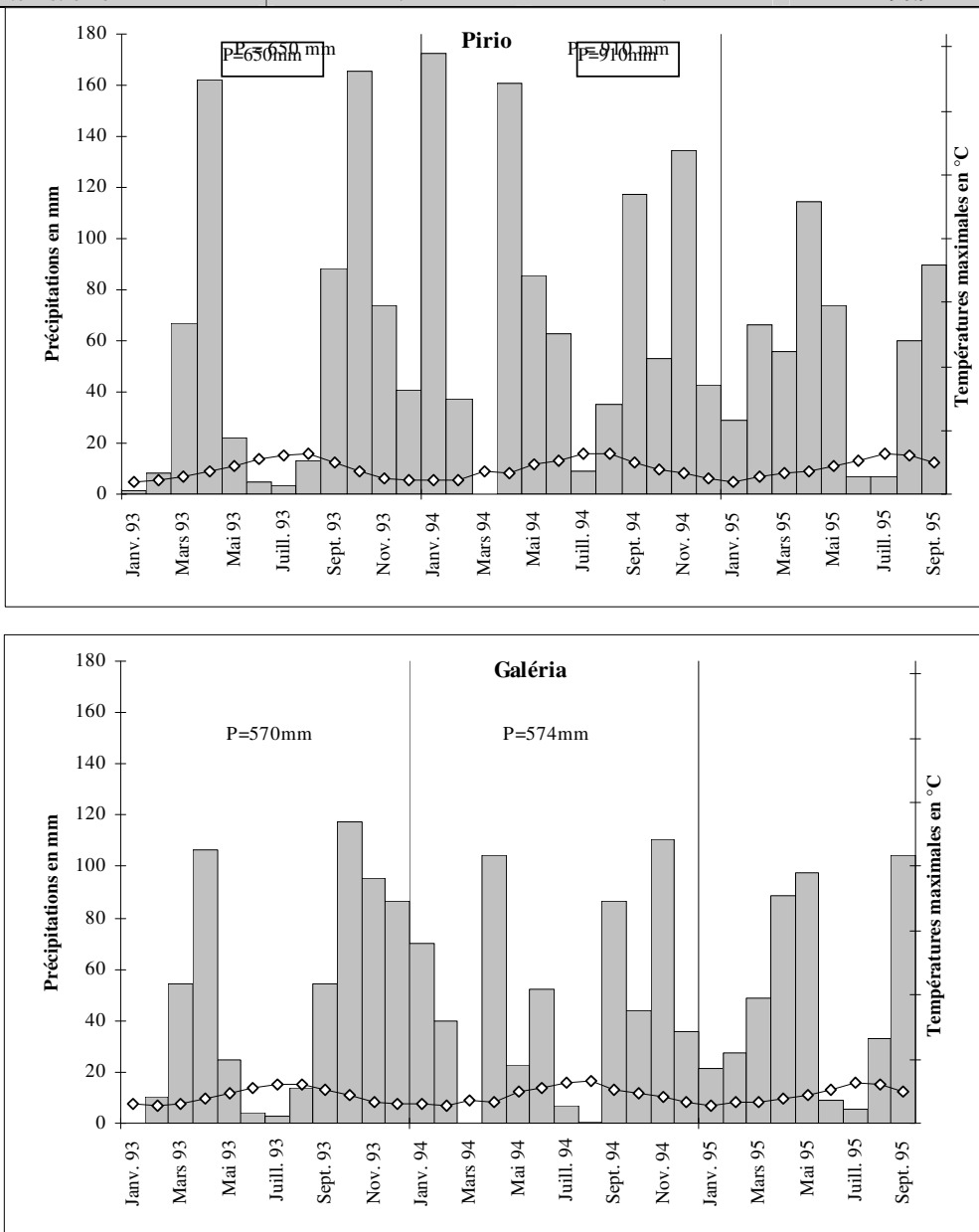


Figure 8 : Diagrammes ombrothermiques (P = 2T) des stations météorologiques de Pirio et de Galéria pour les années 1993, 1994 et jusqu'en septembre 1995

Les taux de mortalité des semis font l'objet d'une analyse de variance à deux facteurs (l'année et la station). Les paramètres compris dans ces facteurs sont les mêmes que pour l'analyse du taux de levée des semis.

Les résultats de l'analyse de variance (Tableau XV) montrent que les facteurs "année" et "station" sont très liés quant à leur incidence sur le taux de mortalité des semis (interaction très significative, $F = 19.1$, $P < 0.05$). Les précipitations (et les températures) estivales influent sur le taux de mortalité des semis ($F_{\text{obs}} > F_{0.95}$, $P < 0.05$), tandis que le type de station n'a pas d'influence ($F_{\text{obs}} < F_{0.95}$, $P < 0.05$). Cela signifie qu'à partir d'une certaine quantité de précipitations, plus aucune plantule ne meurt dans sa première année indépendamment d'autres facteurs limitants (manque de lumière par exemple).

Tableau XV : Résultats de l'analyse de variance à deux facteurs sur le taux de mortalité estivale des semis (ddl : degré de liberté ; SCE : somme des carrés des écarts ; CME : carrés moyens des écarts ; F : fractiles selon la distribution de Fisher-Snedecor - Scherrer 1984 -)

Source de variation	ddl	SCE	CME	F _{obs}	F _{0.95}
Interaction année * station	8	44770	5597	19.1	2.0
Variation résiduelle	108	31650	293	-	-
Facteur année	1	22540	22540	76.9	5.3
Facteur station	8	38190	4774	16.3	239.0

La quantité des pluies estivales influent donc en premier lieu sur le taux de survie des semis. C'est le facteur essentiel de réussite de la régénération dans la première année de vie des plantules de chêne vert. Cependant dans des conditions hydriques limitantes, d'autres facteurs interviennent pour tamponner ce stress. Nous allons essayer de les mettre en valeur à l'aide d'une analyse en composantes principales et par des expérimentations complémentaires menées dans les taillis du bord de mer.

3.2.3 Facteurs abiotiques intervenant sur les taux de levée et de mortalité des plantules

Une analyse en composantes principales est réalisée avec les données de toutes les placettes disposant de cages anti-rongeurs (matrice de calcul en Annexe). Les descripteurs sont d'ordre stationnels pour les données édaphiques et du microclimat lumineux, et "macro-stationnels" pour les précipitations (au niveau de la station météorologique). Malheureusement, la station météorologique de Monte-Estremo ne dispose pas de thermomètre et donc les données de températures ne peuvent pas être intégrées dans la matrice de calcul.

Les données édaphiques sont celles du premier horizon, là où les plantules sont susceptibles de s'enraciner (dans les premiers centimètres de sol) car elles consacrent leur premières années à l'accroissement en profondeur (Boudy 1952).

Trois axes factoriels sont pris en compte qui représentent une contribution de 80.8 % à l'inertie totale du nuage de points.

⇔ Sur le plan factoriel 1/2 (Figure 9), l'axe 1, contribuant à 50.9 % de l'inertie totale, rend compte des conditions édapho-climato-géographiques favorables ou non à la germination. Les variables à plus forte contribution sont, pour le côté positif de l'axe 1, les taux de germination (Ge93 : 0.2, Ge94 : 0.18 et Ge95 : 0.22), les précipitations printanières et estivales (Pp93 : 0.26, Pp94 : 0.26, Pe93 : 0.25, Pe94 : 0.25, Pe95 : 0.25), l'altitude (Alti : 0.23), la pente (Pent : 0.26) et l'exposition (Expo : 0.23). Pour le côté négatif de l'axe, les variables édaphiques présentent les plus fortes contributions, comme l'azote (N : -0.18), le phosphore (P : -0.23), le taux de matière organique (MO : -0.25) et la pierrosité (Cail : -0.26).

Le régime hydrique semble donc être un facteur déterminant pour la réussite de la levée des plantules. Les pluies sont drainées dans les sols à forte pierrosité. Les germinations valorisent mal cette eau et sont défavorisées dans la litière épaisse et mal décomposée. Les stations concernées par ces difficultés sont essentiellement les "taillis de chêne vert du bord de mer" (tmC1 et tmC2).

L'**axe 2**, expliquant 16.7 % de l'inertie totale, est un axe édapho-climatique cette fois-ci lié à la luminosité. La variable luminosité (Lum : 0.33) s'oppose au taux de mortalité des semis en 1994 (Mo94), aux précipitations (Pp95 : -0.37, Pe93 : -0.20 et Pe94 : -0.20), au pourcentage de terre fine (TF) et aux taux d'azote (N : -0.31) et de phosphore (P : -0.21).

Il y a donc dans un deuxième temps, après le facteur limitant des précipitations, l'**insuffisance de lumière** qui intervient lorsque les plantules n'ont pas à supporter de sécheresse estivale intense (comme en 1994). La lumière accélère la décomposition de la matière organique et l'intégration des éléments majeurs disponibles aux plantes dans le sol. La mortalité des semis est plus importante dans les stations de chênaies dense (cdC) et claire (ccO et ccrO) que dans les stations plus éclairées, lorsqu'il n'y a pas de sécheresse estivale prononcée.

⇔ Sur le plan factoriel 1/3 (Figure 10), l'**axe 3**, contribuant à 13.2 % de l'inertie totale, apporte des compléments d'information sur les variables liées à la mortalité des semis. Les variables à plus forte contribution sur cet axe sont, pour le côté positif, la mortalité des semis en 1994 (Mo94), la profondeur de sol (Sol : 0.34), le rapport carbone sur azote (C/N : 0.31) et le taux de saturation du complexe adsorbant (S/T : 0.20). Pour le côté négatif de l'axe, les variables les plus corrélées sont les taux de mortalité des semis en 1993 et en 1995 (Mo93 : -0.44 et Mo95 : -0.22) et les précipitations du printemps 1995 (Pp95 : -0.20).

Les **caractéristiques édaphiques** jouent un rôle dans la capacité des plantules à passer la saison d'été. Dans des conditions de sécheresse, en 1993 et dans une moindre mesure en 1995, les forts taux de mortalité se rencontrent dans des stations qui présentent un sol peu profond, pauvre en éléments chimiques (taux de saturation faible, sols oligo-saturés) (Baize 1988) mais où la minéralisation de l'azote s'effectue bien (rapport C/N faible). Ce sont les stations de maquis à *Erica arborea* et *Phillyrea latifolia* (mhO), de cistaie-oxycédaie (mbO) et de chênaie claire sur rhyolites (ccrO) qui présentent ces caractéristiques édaphiques et qui présentent des taux de mortalité des semis importants.

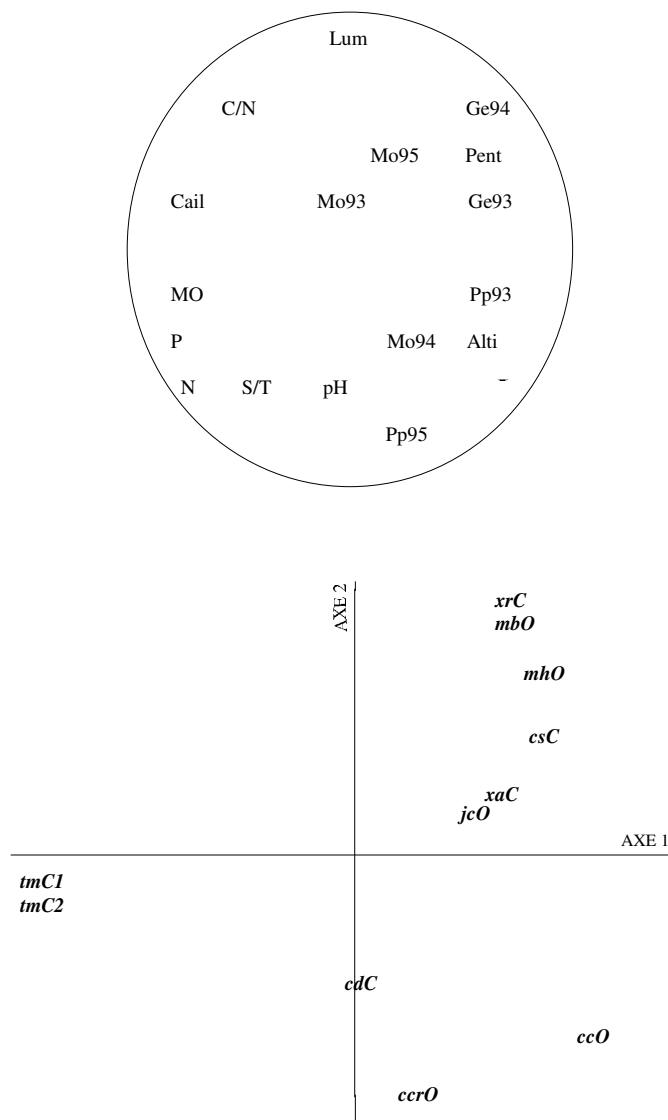


Figure 9 : Projection des points-variables et des points-stations sur le plan factoriel 1/2 de l'analyse en composantes principales représentant 67.6 % de l'inertie totale du nuage de points (points superposés : Ge94 et Ge95 ; Ge 93 et Expo ; Mo95 et Sol ; Pp93 et Pp94 et Pe95 ; MO et R ; Alti et Pe93, Pe94 et TF)

Alti : altitude
Cail : pourcentage de cailloux

C/N : rapport carbone sur azote

Expo : exposition
Ge93 : taux de germination en 1993
Ge94 : taux de germination en 1994
Ge95 : taux de germination en 1995
Lum : pourcentage du rayonnement global
MO : taux de matière organique

Mo93 : taux de mortalité en 1993
Mo94 : taux de mortalité en 1994
Mo95 : taux de mortalité en 1995
N : taux d'azote
P : taux de phosphore
Pe93 : précipitations d'été en 1993
Pe94 : précipitations d'été en 1994
Pe95 : précipitations d'été en 1995
Pent : pourcentage de pente

pH : pH de l'horizon supérieur
Pp93 : précipitations de printemps en
Pp94 : précipitations de printemps en

Pp95 : précipitations de printemps en 1995
R : pourcentage de rochers
Sol : profondeur du sol
S/T : taux de saturation

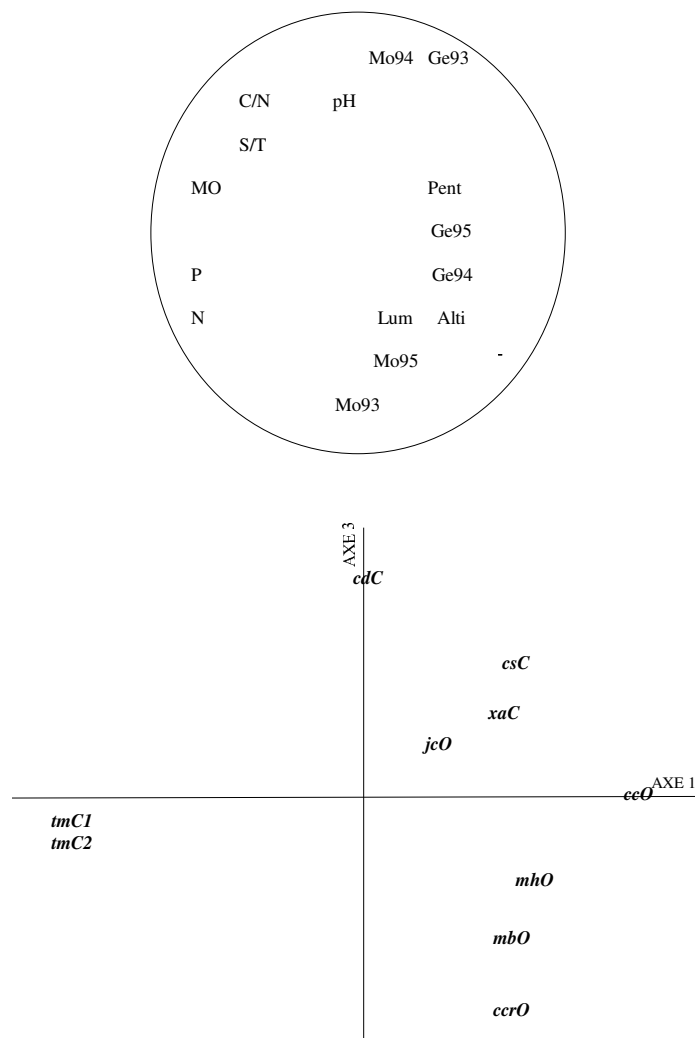


Figure 10 : Projection des points-variables et des points-stations sur le plan factoriel 1/3 de l'analyse en composantes principales représentant 64.1 % de l'inertie totale du nuage de points (points superposés : Mo94 et Sol ; Pent et Expo ; MO et R ; Ge95 et TF ; Ge94 et Pp93, Pp94, Pe93, Pe94, Pe95 ; P et Cail ; Lum et Pp95)

csC : Chênes sénescents sur maquis haut
cdC : Chênaie verte dense
xrC : Coupe rase récente
xaC : Coupe rase ancienne
jcO : Jeunes chênes sur maquis haut
mhO : Maquis à bruyères et filarias
mbO : Cistaie-oxycédraie

tmC1 : Taillis de chênes verts au bord de mer
tmC2 : Taillis de chênes verts au bord de mer
ceO : Chênaie verte claire
ccrO : Chênaie verte claire sur rhyolites

On peut donc conclure que :

- ⇒ les taux de levée et de survie des semis dépendent donc principalement, mais pas seulement, de la quantité de précipitations.
- ⇒ Lorsque celles-ci ne sont pas limitantes, l'insuffisance de luminosité devient une seconde cause de mortalité des plantules.
- ⇒ Les caractéristiques édaphiques sont liées aux deux facteurs principaux quant à leur incidence sur la mortalité des plantules. La forte pierrosité ne permet pas une bonne rétention en eau des sols disponible aux plantules qui accentue le caractère xérique du climat (Aubert 1977). Le manque de lumière ralentit fortement la décomposition de la litière et donc l'alimentation minérale des plantules.

Les très faibles taux de levée des semis chaque année de mesure dans les stations de **taillis du bord de mer** (tmC₁ et tmC₂), nous ont amené à effectuer des expérimentations supplémentaires en suggérant plusieurs hypothèses :

⇔ L'explication principale de ces résultats peut être trouvée dans le peu d'eau qui parvient aux graines. La quantité de pluies reçues à la station de Galéria est inférieure de 65 mm (en 1993) à 115 mm (en 1994) à celle de Pirio. Ces différences interviennent en particulier aux mois d'avril et de mai lorsque le besoin hydrique des glands nécessaire à l'émission radiculaire est certainement le plus important. De plus, la **capacité de rétention en eau** de ces sols est très faible (70 % de cailloux et graviers supérieurs à 2 mm). L'eau disponible à la graine après les pluies est très vite drainée dans le sous-sol.

⇔ Nous avons testé une autre hypothèse en supposant que ces très faibles taux de levée des semis sont dû à l'**effet des embruns marins pollués**. Si c'est le cas, l'effet des polluants, en particulier les tensioactifs anioniques pour les plus redoutables (Crouzet & Resch 1993, Garrec 1994), se fait lors de l'émission des premières feuilles. La protection plastique (de 1.50 m par 1.50 m) au dessus d'une cage anti-rongeurs, doit empêcher, ou tout au moins diminuer, la quantité d'embruns reçue par les plantules. Les résultats obtenus avec protection sont identiques à ceux sans protection des embruns (0 % de levée de semis en 1994). On ne peut pas exclure le fait que le dispositif de protection soit de dimensions insuffisantes.

⇔ La troisième hypothèse considère la **salinité** contenue dans le sol comme un frein à la germination. Les teneurs en sodium échangeable dans l'horizon superficiel du taillis de bord de mer (tmC₁) sont de 6 à plus de 20 fois supérieures à celles des autres stations (Lossaint - 1967- fait la même remarque pour des stations proches de la mer). Cependant l'horizon superficiel de cette station ne peut être qualifié de "sodique" ($Na/T \cdot 100 = 8.1 \% < 15 \%$) (Baize 1988). Le résultat le plus étonnant concerne la comparaison de cette teneur en sodium issue d'un échantillon de sol directement sous le taillis de chêne vert (tmC₁) qui est onze fois supérieure à celle issue d'un sol très proche en terrain découvert (tapis herbacé dans la station tmC₂). Le feuillage des chênes jouerait un rôle de captage des embruns salés qui permet un enrichissement du sol en chlorure de sodium. Un semis supplémentaire réalisé en 1995 en terrain découvert donne un taux de levée des semis de 0 %. Par conséquent, la forte salinité de l'horizon superficiel n'explique pas à elle seule cette absence de levée des semis, même si en terrain découvert l'**évapotranspiration** est beaucoup plus importante qu'en sous bois.

⇔ Une dernière hypothèse est testée quant à l'**origine éventuelle des glands** issus de semenciers de Pirio (les mêmes servent à toutes les expérimentations) par rapport à ceux issus du taillis de bord de mer, sur le taux de levée et de mortalité des semis. Les résultats montrent un taux identique de 0 % de levée des semis pour l'année 1995. Il n'y a donc pas apparemment de phénomène quelconque d'adaptation des semences des chênes verts du bord de mer face aux conditions de germination plus difficiles. De plus, la grande variabilité intraspécifique des glands de chêne vert au niveau phénotypique ne permet pas de mettre en évidence d'adaptation de l'espèce à des conditions environnementales particulières comme c'est le cas pour le pin d'Alep (Loisel 1976a & b). Au niveau génotypique, Yacine (1987) et Michaux (1993) ne trouvent pas de différences entre les populations de *Quercus ilex* de la région.

Pour expliquer ce taux quasiment nul de levée des semis, on ne peut pas exclure le fait qu'il y a peut être une synergie entre ces facteurs, et des expérimentations plus spécifiques seront plus à même d'en estimer l'importance.

3.2.4 Potentiel optimal de régénération

Les moyennes des pourcentages de semis vivants après la période de sécheresse (Tableau XVI) sur les trois années de mesure donnent une estimation des potentialités de chacun des types de structure à se régénérer.

Tableau XVI : Moyennes des pourcentages de semis vivants après la saison sèche dans chaque placette pour les années de mesures 1993, 1994 et 1995 (en %)

	1993	Ecart-	1994	Ecart-	1995	Ecart-
--	------	--------	------	--------	------	--------

	type			type		
csC : Ch. sénes. sur maq. haut	83.7	9.9	14.3	8.2	53.1	19.7
cdC : Ch. verte dense	63.3	7.6	28.6	11.7	18.4	15.9
xrC : Coupe rase récente	42.9	8.2	52.0	10.7	38.8	7.0
xaC : Coupe rase ancienne	55.1	12.9	69.9	10.1	42.9	20.2
jcO : Jeunes ch. sur maq. haut	61.2	15.9	31.9	10.1	6.1	11.2
mhO : Maq. à bruyères et filarias	4.1	7.0	78.1	16.0	36.7	13.9
mbO : Cistaie-oxycédraie	0.0	-	74.5	12.9	10.2	13.6
tmC₁ : Taillis bord de mer	2.0	5.4	0.0	-	0.0	-
tmC₂ : Taillis bord de mer	2.0	5.4	12.0	9.8	0.0	-
ccO : Ch. verte claire	22.4	11.2	73.5	15.9	42.9	21.8
ccrO : Ch. claire sur rhyolites	8.2	7.6	10.2	10.8	10.2	13.6

Après avoir vérifié l'homogénéité des variances (test de Bartlett), un test de Kruskal-Wallis permet de comparer les moyennes sur trois ans. Celui-ci est suivi d'un test de comparaisons multiples. Il existe une différence très significative ($T = 102.9$, $P < 0.01$) des moyennes des taux de survie des plantules entre les stations qui apparaît dans la répartition des groupes homogènes (Figure 11).

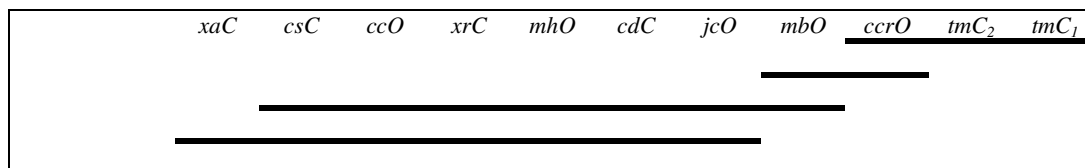


Figure 11 : Résultats des tests non paramétriques de comparaisons multiples (Zar 1984), associés aux analyses de Kruskal-Wallis concernant l'effet de la structure sur le taux moyen de survie des semis pour les années 1993, 1994 et 1995

Cette analyse permet de distinguer :

⇔ des stations à niveau de régénération pratiquement nul (moyennes entre 0 et 12% sur les trois années) qui sont les "taillis de chêne vert en bord de mer" (tmC₁ et tmC₂).

⇔ des stations à très faible niveau de potentialité de régénération qui sont "la chênaie claire sur affleurements rocheux" (ccrO) et "la cistaie-oxycédraie" (mbO) dans lesquelles moins de 30 % des semis survivent au bout d'une année.

⇔ des stations à potentialité de régénération moyenne qui correspondent à tous les autres types, avec en particulier, le "maquis à *Erica arborea* et *Phillyrea latifolia*" (mhO) et la "chênaie dense" (cdC) comptant parmi les moins favorables de ce groupe.

⇔ la station de coupe rase ancienne (xaC) de plus en plus embroussaillée par *Rubus ulmifolius* qui présente le meilleur taux de réussite de la régénération (55 % en moyenne) et que l'on peut considérer comme la **station au potentiel optimal de régénération**.

3.3. Germination dans les stations

3.3.1 Nombre de levées des semis

Le nombre total de levées de semis de chaque placette pour les trois années de mesure est retranscrit dans le Tableau XVII. Il existe de grandes différences entre les années. D'une manière générale, la glandée est cyclique avec une alternance de bonnes, moyennes et faibles années de production (Rapp 1969, Bellot *et al.* 1992).

On ne peut pas exclure le fait qu'il y ait une part ponctuelle très importante de la prédation des glands par les sangliers qui n'ait pas été détectée dans les stations non clôturées (types O). Cependant, les plus grandes différences du nombre de levées de semis se remarquent, non pas entre les différentes structures (ou types de végétation), mais plutôt entre les placettes elles-mêmes. Ce qui revient à montrer que le semencier, et en particulier sa capacité à fournir une glandée très abondante, est le meilleur garant d'une bonne réussite de levée des semis.

Dans les coupes de bois, l'année qui suit la coupe (1993 pour les stations xrC et xrO) présente un grand nombre de levées de semis issues de la banque de graines. La reprise de levées en 1995 est due à la présence d'un jeune chêne dans la station xrO. Pour les autres stations (xrC, xaC et xaO), la reprise de levée de semis est aléatoire. Elle dépend (i) de la distance des semenciers proches de la clairière et de leur capacité à fournir une bonne glandée, (ii) de la dissémination des glands par les geais.

Tableau XVII : Nombre total de levées de semis dans chaque placette sur une surface sous-échantillonnée de 50 m²

Station	1993	1994	1995
csA : Chênes sénescents sur maquis haut	10	3	89
csO : Chênes sénescents sur maquis haut	5	2	10
cdC : Chênaie dense	54	6	28
cdO : Chênaie dense	44	1	27
xrC : Coupe rase récente	85	0	2
xrO : Coupe rase récente	61	0	36
axaO : Chênaie claire	48	5	29
xaC : Coupe rase ancienne	0	0	0
xaO : Coupe rase ancienne	0	0	6
axaO : Chênaie claire	5	3	5
jcO : Jeunes chênes sur maquis haut	2	0	2
mhO : Maquis à bruyères et filarias	1	2	3
mbO : Oxycédraie-cistaie	0	0	0
tmC₁ : Taillis de chênes verts en bord de mer	25	2	3
tmC₂ : Taillis de chênes verts en bord de mer	4	0	1
tmO : Taillis de chênes verts en bord de mer	2	0	0
ccO : Chênaie claire	44	17	16
ccrO : Chênaie claire sur affleurements rocheux	1	0	2

3.3.2 Mortalité des semis au bout de deux ans

Les plantules levées au printemps 1993, sont suivies après les deux étés de 1993 et de 1994. Leurs taux de mortalité sont retranscrits dans le Tableau XVIII. D'une façon générale, la sécheresse de 1993 a provoqué une mortalité plus importante que l'année 1994, plus clémente. De surcroît, les jeunes plantules ont développé un peu plus leur système racinaire et ils commencent à être moins sensibles aux seules précipitations. D'après Musselmann & Gatherum (1969) ou Vuillemin (1980), ce n'est qu'à partir de la deuxième année que le jeune plant va réagir à certains facteurs nutritionnels (richesse du sol, compétition pour la lumière...).

Quand la comparaison est possible, les placettes non clôturées présentent des taux de mortalité plus importants que les placettes clôturées. En fait, après la sécheresse, le deuxième facteur de mortalité est la prédation par le bétail (bovins en liberté). Ceux-ci piétinent, arrachent ou broutent les jeunes plants causant des dégâts relativement importants.

Il arrive que des semis intacts dans leurs parties aériennes soient desséchés sur pied. D'après Watt (1919) ou Lemée (1987), leur racine serait sectionnée au collet par de petits rongeurs ou par des larves d'insectes.

Les conditions d'éclairement interviennent mais dans une part moindre que les facteurs précédents. Il n'existe pas de mortalité totale des semis même sous un éclaircissement très faible (de 4 à 6 % sous la chênaie dense -cdC et cdO -) comme le constatent Plaisance (1957) ou Roussel (1968) pour les semis de chêne sessile (*Quercus sessiliflora* L.).

Tableau XVIII : Taux de mortalité des semis de 1993 (en %)

Station	1993	1994
csC : Chênes sénescents sur maquis haut	2.5	0.0
csO : Chênes sénescents sur maquis haut	60.0	0.0
cdC : Chênaie dense	5.0	2.6
cdO : Chênaie dense	30.0	14.3
xrC : Coupe rase récente	16.7	0.0
xrO : Coupe rase récente	43.3	17.6
axrO : Chênaie claire	43.3	35.3
xaC : Coupe rase ancienne	6.9	0.0
axaO : Chênaie claire	0.0	0.0
jcO : Jeunes chênes sur maquis haut	3.3	0.0
mhO : Maquis à bruyères et filarias	85.0	0.0
mbO : Oxycedraie-cistaie	100.0	0.0
tmC₁ : Taillis de chênes verts en bord de mer	50.0	20.0
tmC₂ : Taillis de chênes verts en bord de mer	71.4	75.0
tmO : Taillis de chênes verts en bord de mer	66.7	100.0
ccO : Chênaie claire	70.0	14.3
ccrO : Chênaie claire sur affleurements rocheux	66.7	0.0

3.3.3 Potentiel réel de régénération

L'étude de la levée et de la mortalité des semis dans les conditions naturelles de prédation (en dehors de cages ou de clôtures et sans simulation) permet d'appréhender le **potentiel réel de régénération** dans les stations.

Les différences, par rapport aux résultats du paragraphe portant sur les potentialités optimales de régénération (3.2.4), s'expriment d'abord dans les stations qui ne présentent pas de semenciers.

⇔ Les maquis "à *Erica arborea* et *Phillyrea latifolia*" (mhO) et à "*Cistus monspeliensis* et *Juniperus oxycedrus*" (mbO) n'ont que peu de chance de voir apparaître des semis et encore moins de les maintenir en vie après une sécheresse marquée.

⇔ La station de "jeunes chênes sur maquis haut" (jcO) n'a aussi qu'un potentiel de régénération très faible au niveau de son sous-bois du fait de l'immaturité des arbres présents.

⇔ Les "taillis du bord de mer" (tmC₁, tmO et tmC₂) ne présentent qu'un potentiel de régénération extrêmement faible du fait, cette fois, de conditions environnementales défavorables qui se cumulent.

⇔ Les chênaies denses et claires (cdC, cdO, axaO, ccO) sont de véritables réservoirs de semis ; c'est sous ces formations que le bétail commet le plus de dégâts.

⇔ Dans les coupes (xrC, xrO, xaC et xaO), la banque de graines permet une levée importante de semis le printemps suivant la coupe. Le potentiel optimal de régénération se situe dans ces stations.

Il est donc nécessaire que le débardage du bois de chauffage prenne en compte l'importance de la couche superficielle qui peut facilement être enlevée par des engins lourds (éviter le passage du buteur), car le réensemencement dans ces clairières s'effectue lentement. Le rôle des ronces (limitation de l'évaporation, enrichissement du sol) est très important pour garantir une bonne levée, un apport azoté important et une protection des semis (y compris de la dent du bétail).

4. CONCLUSION

Dans ce chapitre, le **succès de la germination** dans différentes stations forestières de la forêt du Fango est évaluée à plusieurs niveaux.

Au préalable, l'étude d'une éventuelle **auto-allélopathie** du chêne vert vis-à-vis de ses semis montre que cette **hypothèse** peut être **rejetée** sur substrat rhyolitique. Les taux de germination dans les différents substrats testés oscillent entre 70 et 80%, valeurs qui sont nettement supérieures à celles obtenues dans les taillis de chênes verts sur calcaire où cette hypothèse a été émise (Bran *et al.* 1990, Li & Romane 1994). L'étude de la régénération à partir de semis devient donc possible et présente un intérêt dans cette forêt.

L'un des facteurs important limitant la réussite de la germination est la **prédation-consommation** des glands par les animaux. Celle-ci est de 100% dans toutes les situations expérimentales accessibles aux rongeurs. Ces résultats ne permettent cependant pas de quantifier leur part de prédation, ni la dissémination des graines par les geais (paragraphe 1.4). Le phénomène de satiété des animaux, lors des années à très fortes glandées, régit la capacité de la forêt à se régénérer.

Le système de cages anti-rongeurs permet d'écarter ce facteur de prédation pour analyser les **conditions de germination** qui vont rendre effective la régénération par semis. Les résultats montrent que les taux de levée et de survie des semis dépendent en partie des précipitations. C'est la quantité des pluies estivales qui influe particulièrement sur le taux de survie des semis.

Lorsque celles-ci ne sont pas limitantes, plus aucune plantule ne meurt dans sa première année indépendamment d'autres facteurs. Par contre lorsque les pluies estivales sont plus faibles, l'insuffisance de luminosité devient une seconde cause de mortalité des plantules.

Les caractéristiques édaphiques sont liées aux deux facteurs principaux quant à leur incidence sur la mortalité des plantules, surtout au niveau de la capacité de rétention en eau du sol.

Les influences de ces différents facteurs se traduisent au niveau des stations :

⇔ les "taillis de chêne vert en bord de mer" (tmC₁, tmO et tmC₂) ont un niveau de régénération extrêmement faible car les conditions stationnelles difficiles se cumulent (faible capacité de rétention en eau du sol, effet des embruns, salinité).

⇔ Les stations dont le substrat est peu profond avec des affleurements rhyolitiques montrent un faible niveau de régénération avec moins de 30 % des semis qui survivent au bout d'une année (ccrO : chênaie claire sur affleurements rocheux et mbO : cistaie-oxycèdraie). Le niveau réel de régénération de ces stations est encore beaucoup plus faible, en particulier dans les maquis à cistes et oxycèdres (mbO) et à bruyère et filaria (mhO) qui ne présentent pas de semenciers et dépendent donc de la dissémination des glands par les oiseaux.

Les conditions édaphiques limitent les chances des plantules de se maintenir en vie après une sécheresse marquée.

⇔ Les chênaies denses et claires (cdC, cdO, axrO, ccO) sont de véritables réservoirs de semis mais les potentialités de régénération restent moyens. En particulier, lorsque la sécheresse estivale commence à s'installer, la faible alimentation minérale des plantules et la faible luminosité constituent des freins à la réussite de la germination.

⇔ Dans les coupes de bois (xrC, xrO, xaC et xaO), la banque de graines dans le sol permet une bonne levée des semis le printemps suivant la coupe. Si la sécheresse estivale n'est pas trop accentuée, les plantules vont pouvoir régénérer l'écosystème dans ces stations.

***CHAPITRE 2 : LA CROISSANCE DES PLANTULES ET DES JEUNES
PLANTS***

1. INTRODUCTION

1.1. Objectifs

Après avoir montré que la germination était possible, avec des taux de réussite différents suivant les stations, l'étude de la croissance des semis va permettre d'apprécier leurs chances de devenir des brins d'avenir et de savoir dans quelle mesure ils vont être susceptibles d'assurer la régénération de la forêt.

Cette étude passe par l'analyse des paramètres du milieu qui influent, voire qui peuvent bloquer, l'avenir des régénérations. L'impact d'une faible charge animale (essentiellement des bovins en divagation) sur les régénérations doit être quantifié.

La croissance des jeunes plants de *Quercus ilex* est peu étudiée. Vuillemin (1980) observe la croissance des plantules à travers l'augmentation de leur surface foliaire mais il admet que ce n'est pas un bon indicateur de la croissance. Feraud (1985) regarde l'accroissement des plants cultivés en serre et analyse leur croissance rythmique. Dans notre travail, la croissance des plantules et des jeunes plants individualisés dans différentes structures végétales est mesurée *in situ* pendant deux années.

La **plantule** correspond à une « jeune plante phanérogame, du début de la germination jusqu'au moment où elle peut vivre par ses propres moyens » (Aïssa 1981). Même si la plantule se nourrit de l'albumen de la graine pendant sa première année de croissance, nous employerons ce terme pour définir des plantes qui ont jusqu'à deux ans. Le terme de **jeune plant** sera utilisé pour les plantes qui ont plus de deux ans jusqu'au stade de jeunes gaulis.

2. METHODES

2.1. Echantillonnage

Les stations d'étude de la croissance des plantules et des jeunes plants de chêne vert sont les mêmes que dans le chapitre 1 sur « la germination » (paragraphe 2.2 et 2.3). Les stations clôturées (codées C) et les répliquats non clôturés (codés O) vont permettre de quantifier la part des gros ruminants dans les blocages de la régénération.

L'échantillonnage porte au départ sur quarante plants marqués par parcelle afin de pouvoir traiter statistiquement les données. L'échantillonnage des jeunes plants dans les stations est de type stratifié, c'est-à-dire qu'il respecte la même quantité de plants par classe de taille que dans l'ensemble de la placette. Certaines stations ne présentent cependant pas le nombre suffisant de jeunes plants : treize dans le maquis à *Erica arborea* et *Phillyrea latifolia* (mhO), vingt dans la station à jeunes chênes sur maquis haut (jcO) et vingt dans les taillis de chênes verts en arrière-plage (tmC₁, tmO et tmC₂).

2.2. Mesures

Différentes mesures ou analyses sont effectuées :

- ⇔ croissance et mortalité des plantules de chêne vert
- ⇔ croissance de jeunes chênes préexistants
- ⇔ microclimat lumineux (photographies hémisphériques et pyranomètre linéaire)
- ⇔ analyse du sol

∇ Croissance et mortalité des plantules et des jeunes plants

La taille des plantules et des plants de chêne vert est mesurée à l'aide d'un mètre de couturière. Chaque plant est marqué au pied avec un feutre. On mesure le bourgeon terminal dominant en suivant la tige. Les plants sont étiquetés avec le code de la placette et son numéro, et repérés spatialement dans une projection verticale des éléments de la placette (Annexes). Les mesures sont effectuées au mois de janvier de l'année suivante (période de « zéro de végétation »).

Pour les mesures de croissance moyenne, la mortalité des jeunes plants oblige à ne prendre en compte que les plants qui survivent au cours des trois années de mesure.

¶ Microclimat lumineux

Deux techniques sont utilisées pour apprécier le climat lumineux sous forêt. Le problème auquel nous sommes confrontés dans la majorité des stations est leur non homogénéité vis à vis de ce facteur.

⇔ Photographies hémisphériques

La première technique testée est la mesure de la perméabilité relative du feuillage au rayonnement solaire par photographies hémisphériques (Ducrey 1975a et b, Ducrey & Labbé 1985). Les photographies sont réalisées grâce à un appareil 24*36 de type réflex avec un objectif grand angle *fish-eye* de 8 mm permettant des prises de vue à 180°. Toutes les photographies sont réalisées à partir de cinq heures du matin juste avant le lever du jour par temps clair, dans la même direction géographique, au mois de juin 1994. Elles sont prises à l'aide d'un trépied calé de niveau à 70 cm au-dessus des jeunes plants échantillonnés dont on mesure la croissance. Devant le trop grand nombre d'échantillons (550 plants sur 18 placettes) et le prix de revient (développement des photographies et photocopie des photographies sur transparent) de ce type de mesures, nous nous sommes restreints à appliquer cette méthode sur la parcelle qui présentait le couvert le plus homogène (chênaie verte dense : 2A). L'image est traitée par le simple jeu des noirs et des blancs avec un "Area Meter mk2®" (Marek 1994), ce qui nécessite une image très contrastée (Bruciamacchie & Jover 1992). Cette technique a été notamment utilisée par Valérino (1992) et Marek (1994).

Plusieurs remarques peuvent être faites sur la méthode employée.

⇔ Une erreur intervient dans nos mesures du fait de l'angle de prise de vue avec l'objectif *fish eye* de 180 degrés (cliché pris à l'horizontale à 70 cm au-dessus du sol) sur une pente de 30 degrés. Environ 7 % de la surface de la photographie correspond à une bande de terre (cette surface ne varie pas entre les images). Si l'on déduit ce pourcentage de noir sur la photographie, la luminosité va augmenter (le pourcentage moyen d'ouverture de la voûte forestière est de 29.6 ± 1.5 %) et s'écarter encore plus de la mesure effectuée au pyranomètre linéaire (pourcentage du rayonnement global de 4 à 6 %).

⇔ Les photographies hémisphériques permettent des mesures très précises du couvert forestier (Labbé 1982, Valérino 1992). Généralement cette technique est suivie d'un traitement d'images (Collins & Pickett 1987, Mac Intyre *et al.* 1990, Weiss *et al.* 1991, Rich *et al.* 1993) ; les logiciels "Canopy" (Rich *et al.* 1993) ou "Sunshine" (Smith & Somers 1991) permettent de calculer la course du soleil tout au long de l'année, en un point donné (par un système de positionnement par satellite : *Global Positioning System*), et l'intègrent dans la mesure de la lumière reçue en ce point. Malheureusement, nous ne disposons pas d'un tel traitement informatique. Marek (1994) soulève le fait que le traitement des photographies avec un appareil mesurant les surfaces noires et blanches, ne tient pas compte de la très forte distorsion sur les bords de l'image.

Malgré que cette technique se soit révélée performante dans bien des cas (Weiss *et al.* 1991, Rich *et al.* 1993), elle n'est pas utilisée comme il le faudrait dans l'analyse de nos résultats. Il existe une autre technique (papier ozalid) qui serait très performante (Romane comm. pers.) mais elle nécessite des conditions de mesures trop contraignantes pour qu'elle soit envisagée dans notre expérimentation (homogénéité du couvert forestier, ciel uniforme pendant toute une journée). Dans notre cas, le but de l'appréciation de la mesure du microclimat lumineux n'étant pas de comparer des méthodes, nous avons choisi une méthode peut-être moins précise mais qui convenait plus à notre expérimentation (nombre de situations du couvert forestier, hétérogénéité de chaque station vis-à-vis de ce facteur).

⇔ Pyranomètre linéaire

Les conditions d'utilisation et les mesures effectuées sont indiquées au paragraphe 2.4.2, chapitre 1. L'hétérogénéité de l'ambiance lumineuse dans chaque placette nous a amené à réaliser les mesures en deux phases. Dans un premier temps, on a défini les différents types de végétation dans chacune des stations et mesuré l'ambiance lumineuse au pyranomètre sous chacun des types (sous les ronces, sous le maquis haut uniquement, sous le maquis haut dominé par les chênes verts...). La deuxième phase a consisté à retourner dans les placettes et à noter la position des jeunes plants de chêne vert sous les types de végétation correspondant ainsi que leur position l'année précédente, car il y a pu avoir une évolution du statut du plant (par exemple : dominé dans un roncier une année et dominant le roncier l'année suivante).

Analyse du sol

Le sol est un facteur important dont l'impact sur la croissance est loin d'être négligeable. De par sa texture et sa structure, il influe sur la capacité du sol en rétention en eau et sur la capacité de prospection racinaire. La composition physico-chimique du sol modifie l'alimentation des jeunes plants, et donc certainement, leur croissance.

2.3. Traitements statistiques des données

Le **test non paramétrique U de Mann-Whitney** de comparaison de deux moyennes (Scherrer 1984) est utilisé pour l'expérimentation de la croissance des plantules.

L'analyse des différences de vitesse de régénération entre les parcelles utilise le **test de comparaison multiple des pentes** suivi d'un **test de Tukey** qui compare les pentes deux à deux.

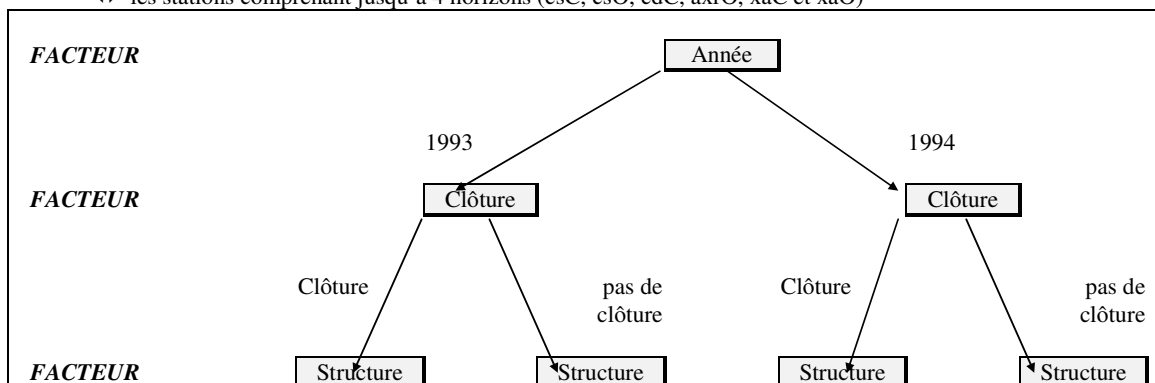
Les données portant sur la croissance des jeunes plants sont traitées par une **analyse de variance paramétrique à deux facteurs** contrôlés afin de montrer l'impact du broutage sur les plants. Ces facteurs et les différentes mesures sont synthétisées dans la Figure 12.

L'**analyse de variance non paramétrique** est utilisée pour comparer les accroissements des jeunes plants en fonction de leurs classes de taille. Quand l'analyse de variance non paramétrique est significative, elle est suivie d'une comparaison multiple (Zar 1984) qui permet de mettre en évidence quelles sont les stations statistiquement différentes.

Toutes les paramètres du milieu sont traités grâce à une **analyse en composantes principales** (ACP) et mis en corrélation avec les données de croissance des jeunes plants.

Les données pédologiques des stations sont traitées par une analyse en composantes principales pour chaque groupe de stations. Etant donné que tous les horizons ne sont pas représentés dans chaque station, plusieurs ACP sont réalisées avec :

- ⇔ les stations comprenant les horizons 1 et 2 (toutes)
- ⇔ les stations comprenant jusqu'à 3 horizons (csC, csO, cdC, cdO, xrO, axrO, xaC, xaO, axaO, jcO et ccO)
- ⇔ les stations comprenant jusqu'à 4 horizons (csC, csO, cdC, axrO, xaC et xaO)



	<u>6 stations</u>	<u>12 stations</u>	<u>6 stations</u>	<u>12 stations</u>
MESURES				
<u>Macrostationnelles :</u>	csC	csO	csC	csO
- Météo (P et t°)	cdC	cdO	cdC	cdO
<u>Stationnelles :</u>	xrC	xrO	xrC	xrO
- Pédologie	xaC	xaO	xaC	xaO
<u>Microstationnelles :</u>	tmC ₁	jcO	tmC ₁	jcO
- Luminosité	tmC ₂	mhO	tmC ₂	mhO
<u>Individuelles :</u>		mbO		mbO
- Luminosité (2A)		tmO		tmO
- Croissance		ccO		ccO
		ccrO		ccrO
		axrO		axrO
		axaO		axaO

Figure 12 : Schéma récapitulatif des différents facteurs pris en compte dans l'étude de la croissance

L'étude de la relation entre deux variables est réalisée par une **régression linéaire** qui consiste à rendre minimale la somme des carrés des écarts entre les points observés et les points correspondants à la droite (Dagnélie 1992). La significativité de la relation en fonction du nombre d'échantillons est testée grâce à un test F (Zar 1984). Un modèle de **régression multiple** est utilisé pour optimiser la l'accroissement des jeunes plants et la perméabilité relative du feuillage au rayonnement solaire.

3. RESULTATS - DISCUSSION

3.1. Croissance des plantules

D'après Jacquot (1938) ou Boudy (1952), les plantules de *Quercus ilex* se mobilisent pendant les premières années pour développer leur système racinaire. Aussenac & Ducrey (1978) estiment que, dans leur très jeune âge, les arbres ont du mal à s'alimenter en eau, du fait probablement d'un système racinaire insuffisamment développé. Les glands mis à germer en pépinière présentent, au bout d'une année, une partie aérienne d'environ 10 cm de longueur pour une racine pouvant atteindre 30-40 cm dans du terreau. Parfois, il arrive qu'au stade de la germination les plantules subissent un traumatisme et forment déjà une mini-cépée (Lobréaux 1987, Ducrey comm. pers.). Jusqu'à cinq pour cent des plantules de chêne vert peuvent présenter cette caractéristique en pépinière (Nicolini, comm. pers.). Sur le terrain, le pourcentage de plantules en mini-cépée (essentiellement à deux brins) est du même ordre de grandeur.

3.1.1 Première année de croissance

L'expérimentation consiste à analyser la taille moyenne des germinations au bout d'une année de croissance (1993) ; cette mesure a été réitérée en 1994 avec de nouvelles germinations. Les tailles des semis sont retranscrites dans la Figure 13.

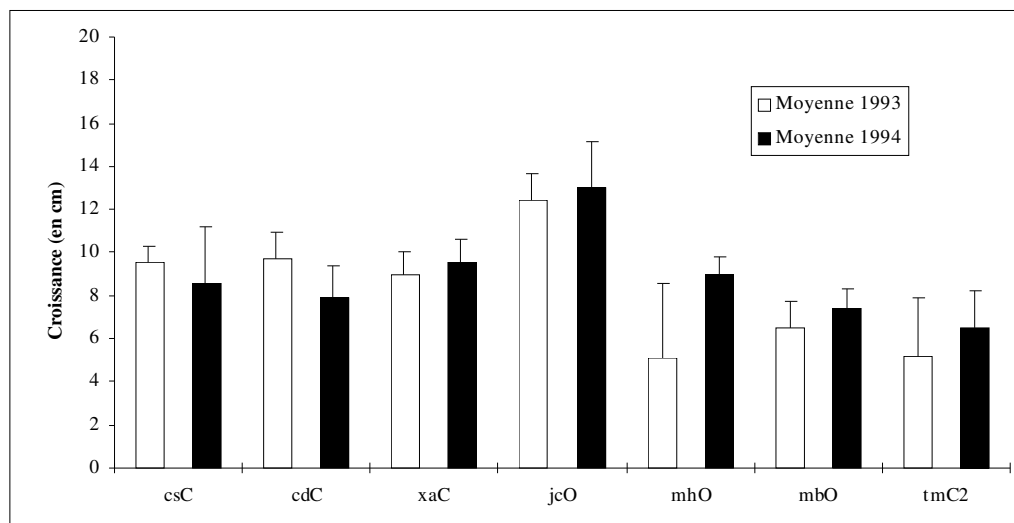


Figure 13 : Taille moyenne des semis d'un an de *Quercus ilex* (et intervalle de confiance à 95 %), en 1993 et en 1994

Les germinations des stations "vieux chênes sur maquis haut" (csC), chênaie dense (cdC), coupe ancienne (xaC) et "maquis à bruyère et filaria" (mhO en 1994) mesurent entre 8 et 10 cm au bout d'une année. Pourtant ces stations sont très différentes de par leur structure, type de sol, éclaircement, etc., mais elles correspondent toutes à la même station météorologique (même quantité théorique de précipitations).

Les plantules de la "cistaie-oxycédraie" (mbO) et du "taillis de bord de mer" (tmC₂) ont la taille moyenne la plus basse (entre 5 et 7 cm). Ce sont les stations les plus xériques où, du fait de leur exposition au vent, l'évapotranspiration est la plus forte. Pour la station de "cistaie-oxycédraie" (mbO), la valeur de la taille moyenne

des semis pour l'année 1993 correspond à celle avant la sécheresse, car la mortalité estivale est de 100 % cette année-là.

Ce sont les plantules de la station "jeunes chênes sur maquis haut" (jcO) qui ont la taille moyenne la plus grande (12 cm) au bout d'un an (recherche de la lumière ?). La quantité de pluies correspond à la station de Pirio pour toutes les stations sauf celle du taillis du bord de mer (tmC₂ - station météorologique de Galéria). Les précipitations ne peuvent expliquer à elles seules cette différence avec les autres stations.

Afin de voir si le principal facteur qui varie (les précipitations annuelles), influe sur la taille moyenne atteinte par les semis au bout d'un an, on compare les accroissements deux à deux (pour les années 1993 et 1994) dans chaque station par un test de Mann-Whitney (Tableau XIX).

Tableau XIX : Résultats du test de Mann-Whitney de la comparaison de taille moyenne de semis d'un an, en 1993 et en 1994 dans différentes stations. (* : probabilité que les paires soient significativement différentes au seuil de 5 %)

	csC	cdC	xaC	jcC	mhO	mbO	tmC ₂
Z	-0.81	-1.62	0.11	0.51	2.25	0.93	0.93
P	0.42	0.11	0.91	0.61	0.02*	0.35	0.35

Ces résultats montrent qu'il n'y a pas de différence significative entre les tailles des semis d'un an dans les stations ($P > 0.05$) entre les années sauf dans la station de "maquis à *Erica arborea* et *Phillyrea latifolia*" (mhO). Ce dernier résultat peut s'expliquer par le nombre très faible d'individus suivis en 1993 (3) du fait de la forte mortalité estivale, par rapport au nombre de ceux suivis en 1994 (39).

Si l'on examine les précipitations annuelles (Tableau XX), il y a une différence importante de quantité de pluies reçues entre 1993 et 1994 pour les stations proches de Pirio (csC, cdC, xaC, jcO, mhO et mbO). Or, la taille moyenne des plantules au sein d'une même placette ne varie pas de façon significative. Ceci tente à prouver que la croissance des plantules n'est pas liée à la **quantité annuelle de pluies**.

Par contre, si l'on se réfère aux précipitations printanières (mars, avril et mai) (se reporter au Tableau XII), celles-ci ne sont pas très différentes (par exemple pour la station météorologique de Pirio, $P_{1993} = 251.2$ mm et $P_{1994} = 246.0$ mm). La similitude de taille moyenne des plantules dans chaque station s'explique peut-être par la durée de la période de végétation qui a lieu essentiellement au printemps, liée aux **précipitations printanières**.

Tableau XX : Précipitations annuelles (en mm)

Station météorologique	1993	1994
Pirio	649.9	909.2
Galéria	569.7	573.5

Les résultats de la comparaison de la taille des semis avant la période de sécheresse à leur taille atteinte au bout d'une année (Tableau XXI), montrent que les plantules atteignent entre 80 % et 100 % de leur taille à un an dans la plupart des milieux fermés. Dans les coupes (stations xrC, xrO et xaC), les plantules vont croître de 30 à 40 % après la période estivale. Il y a donc une période de végétation supplémentaire pour ces plantules influencée par un microclimat lumineux favorable à cette croissance automnale.

Tableau XXI : Pourcentage de la taille atteinte par les plantules de *Quercus ilex* avant la sécheresse estivale par rapport à leur taille moyenne atteinte au bout d'un an dans les stations

csC	csO	cdC	cdO	xrC	xrO	axrO	xaC	axaO
81.2	84.1	81.4	80.3	62.0	77.2	98.5	67.8	97.4
jcO	mhO	tmC1	tmO	tmC2	ccO	ccrO		

95.2	100	96.2	100	98.1	85.0	100
------	-----	------	-----	------	------	-----

3.1.2 Croissance suivie pendant deux ans

La croissance des mêmes plantules est suivie pendant deux années dans toutes les stations (sauf xaO).

La Figure 14 montre que dès la seconde année, les plantules sont plus sensibles aux différents milieux dans lesquels elles se trouvent et leurs accroissements sont très différents entre les stations. Dans tous les cas, la croissance de la deuxième année est supérieure dans les placettes clôturées (C) à celles qui ne le sont pas (O). De plus, les accroissements les plus importants sont enregistrés dans les coupes de bois (xrC, xrO et xaC). L'ouverture complète du milieu favorise la croissance des semis dès l'âge de deux ans (xrC et xrO comparés à axrO, moyenne 1994). Dans la coupe ancienne (xaC), l'**effet positif de l'ouverture** sur la croissance des plants est encore visible.

Au bout de **deux ans**, les tailles moyennes atteintes par les semis dans les placettes sont très différentes (cumul des moyennes 1993 et 1994 de la Figure 14). Les plants mesurent entre 18 et 30 cm dans les coupes de bois (xrC, xrO et xaC), de 16 à 17 cm dans les stations où le maquis haut est important (csC et jcO), environ 10 à 12 cm dans les chênaies plus ou moins denses (csO, cdC, cdO, axrO, axaO) et les maquis à bruyère (mhO) et les plants sont inférieurs à 7 cm dans les chênaies d'Omita (ccO et ccrO) et les taillis du bord de mer (tmC₁, tmC₂ et tmO).

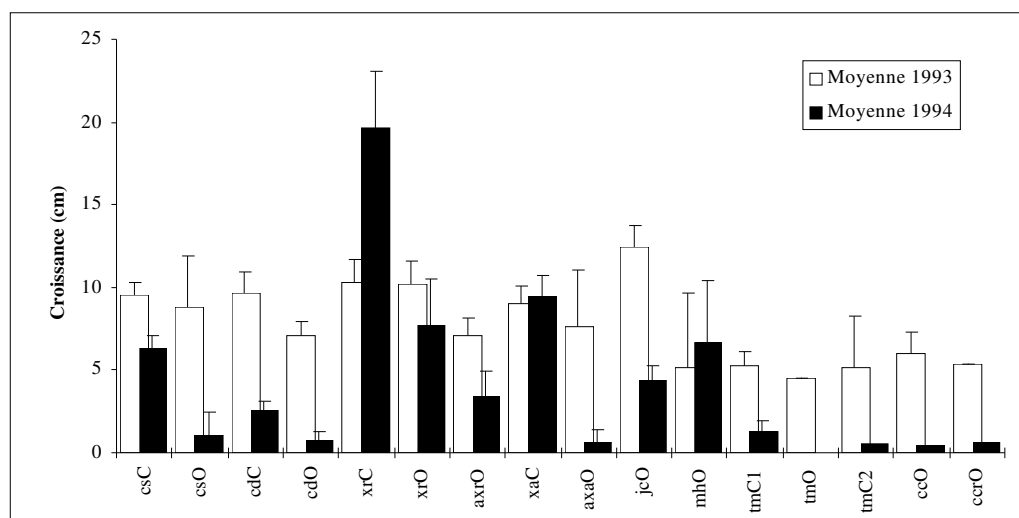


Figure 14 : Croissance moyenne des deux premières années de vie des semis de *Quercus ilex* de 1993 dans les stations (et intervalle de confiance à 95 %)

D'une manière globale, la première année de croissance présente de petites différences entre les plants dans les stations qui peuvent être expliquées par la quantité de précipitations printanières. Les **effets stationnels** s'accroissent très nettement la deuxième année, période où la plantule commence à vivre par ses propres moyens.

3.2. Croissance des jeunes plants

Plusieurs approches permettent d'appréhender la croissance des jeunes plants de chêne vert issus de semis et leurs potentialités à régénérer l'écosystème dans les différentes structures végétales :

- ⇒ Structure de la régénération et son évolution
- ⇒ Vitesse de régénération
- ⇒ Impact du broutage sur l'accroissement
- ⇒ Accroissement moyen dans les placettes
- ⇒ Accroissement moyen par classe de taille

3.2.1 Structure de la régénération

La structure de la régénération permet de visualiser directement les potentialités de l'écosystème à se régénérer. L'évolution de cette structure met en évidence l'existence de blocage du développement des jeunes plants plus ou moins importants.

La structure de la régénération dans toutes les stations et son évolution au cours des deux années de mesure sont représentées dans la Figure 15 et la Figure 16.

Certaines remarques peuvent être faites sur la structure des semis en place dans les différentes stations :

⇒ Chênaies denses (cdC et cdO) : les jeunes plants sont nombreux mais leur taille ne dépasse que très rarement les 0.80 - 1 m et ils ne semblent pas pouvoir dépasser ce seuil de hauteur.

⇒ Chênaies claires (axrO, axaO et ccO) : la structure des régénérations ressemble à celle sous chênaie dense, il n'y a pas de brins qui se détachent de cette distribution normale de la structure.

⇒ Chêne clair sur affleurements rocheux (ccrO) : l'étalement de la structure des jeunes plants est encore plus faible que dans les structures précédentes. Les facteurs de blocage de la régénération semblent être encore plus importants.

⇒ Vieux chênes sur maquis haut (csC et csO) : l'histogramme montre un pic pour les plants de 20 à 30 cm. Il n'y a qu'un seul semencier (csC) et l'on peut voir peut-être à travers cette distribution, les aléas de la régénération pour les semis de petites tailles en fonction des conditions climatiques. De véritables plages de semis tapissent le sol et leur survie les premières années dépend essentiellement de la sécheresse estivale. Très peu de plants arrivent à se maintenir suite à cette sélection, mais il y en a qui survivent et qui sont peut être les brins d'avenir.

⇒ Coupes récentes (xrC et xrO) : l'éclaircissement instantané des semis dû à la coupe ne semble pas produire un effet immédiat sur l'évolution de la structure des semis.

⇒ Coupes anciennes (xaC et xaO) : l'effet de l'éclaircie suite à la coupe est beaucoup plus visible avec un étalement des classes de taille des jeunes plants.

⇒ Jeunes chênes sur maquis (jcO) : la structure des jeunes plants est la plus étalée de toutes les stations. Cette structure est issue d'une coupe déjà ancienne mais elle ne semble plus devoir évoluer.

⇒ Maquis à bruyère et filaria (mhO) : l'ensemencement de cette station est certainement effectué par les geais et les semis ne semblent pas pouvoir dépasser les 30 cm de hauteur.

⇒ Taillis de bord de mer (tmC₁, tmC₂ et tmO) : la structure des semis est très peu étalée et les contraintes dans ce milieu semblent être importantes.

L'étude de la structure des jeunes plants met en évidence de grandes différences de potentialités de régénération entre les stations.

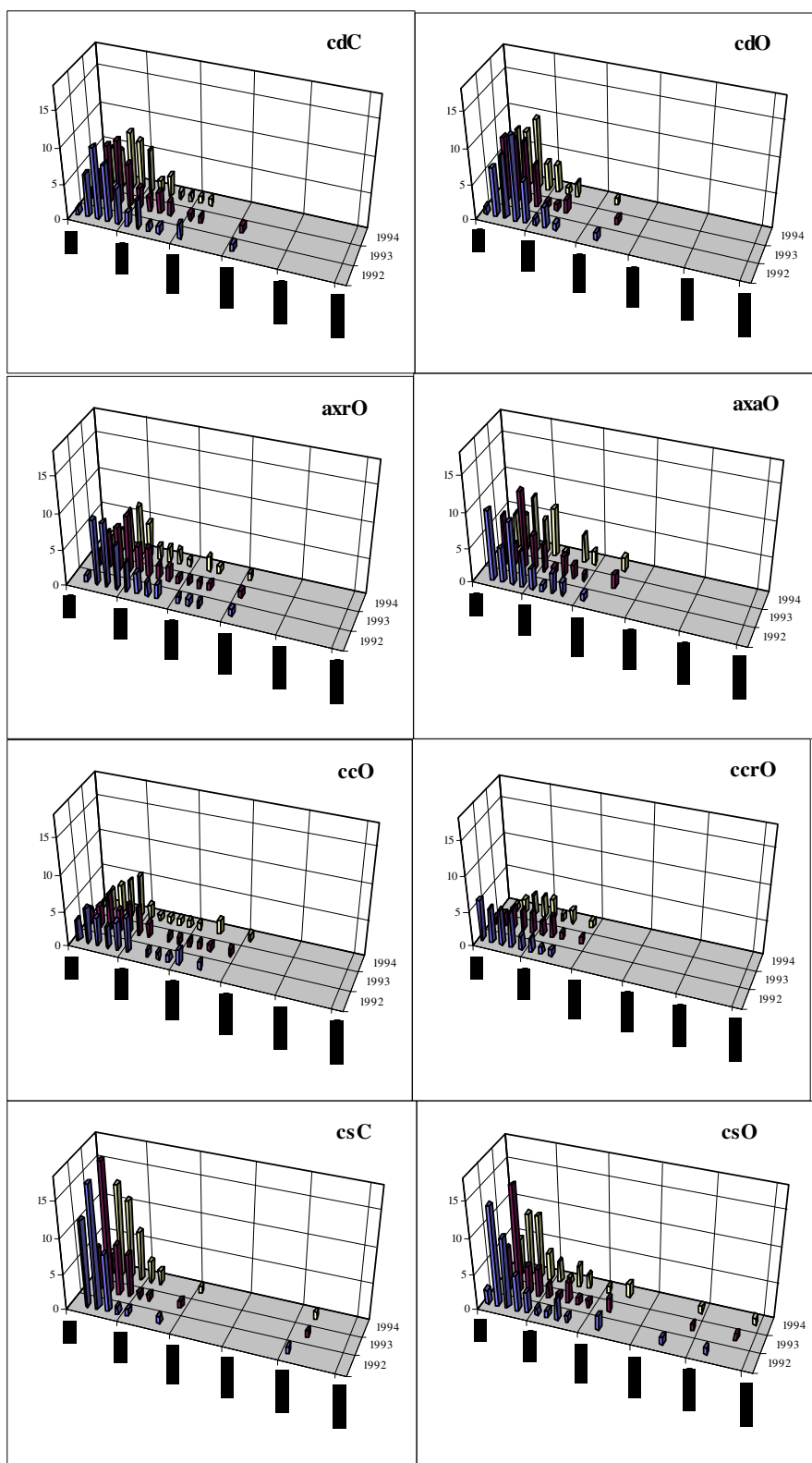


Figure 15 : Structure des jeunes plants de *Quercus ilex* et son évolution dans les stations "chênaies denses" (cdC et cdO), "chênaies claires" (axrO, axaO, ccO et ccrO) et "chênes sénescents sur maquis haut" (csC et csO)

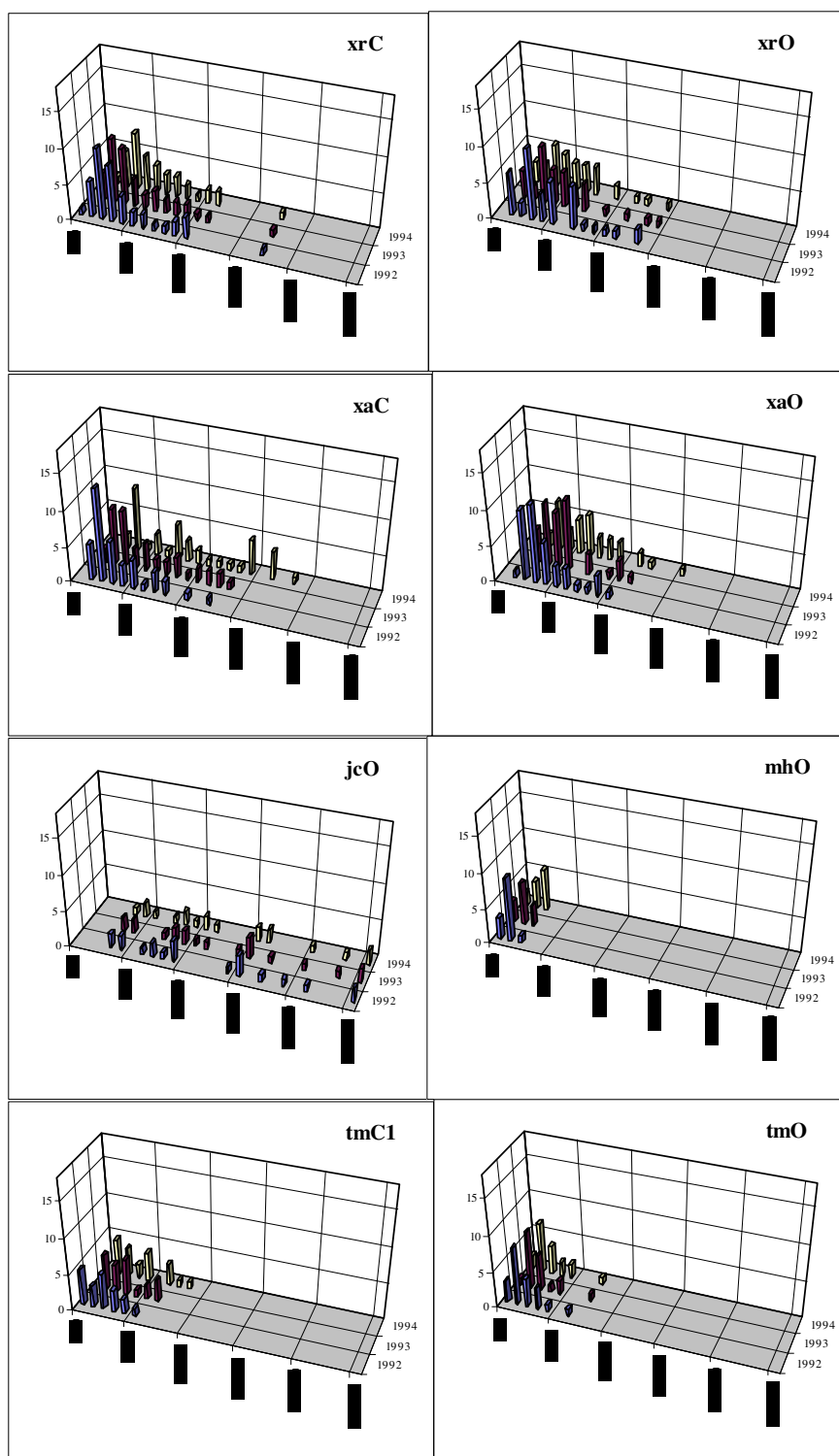


Figure 16 : Structure des jeunes plants de *Quercus ilex* et son évolution dans les stations "coupes de bois" (xrC, xrO, xaC et xaO), "jeunes chênes sur maquis haut" (jcO), "maquis à bruyère et filaria" (mhO) et "taillis de bord de mer" (tmC₁ et tmO)

3.2.2 Accroissement moyen dans toutes les stations

La Figure 17 montre que le taux de croissance moyen des jeunes plants de l'année 1993 est supérieur à celui de l'année 1994 dans les stations non clôturées, sauf dans les coupes de bois (xrC, xrO, xaC et xaO). L'effet de la coupe forestière (éclaircissement des plants) serait donc plus important que l'effet des précipitations sur la croissance des jeunes plants.

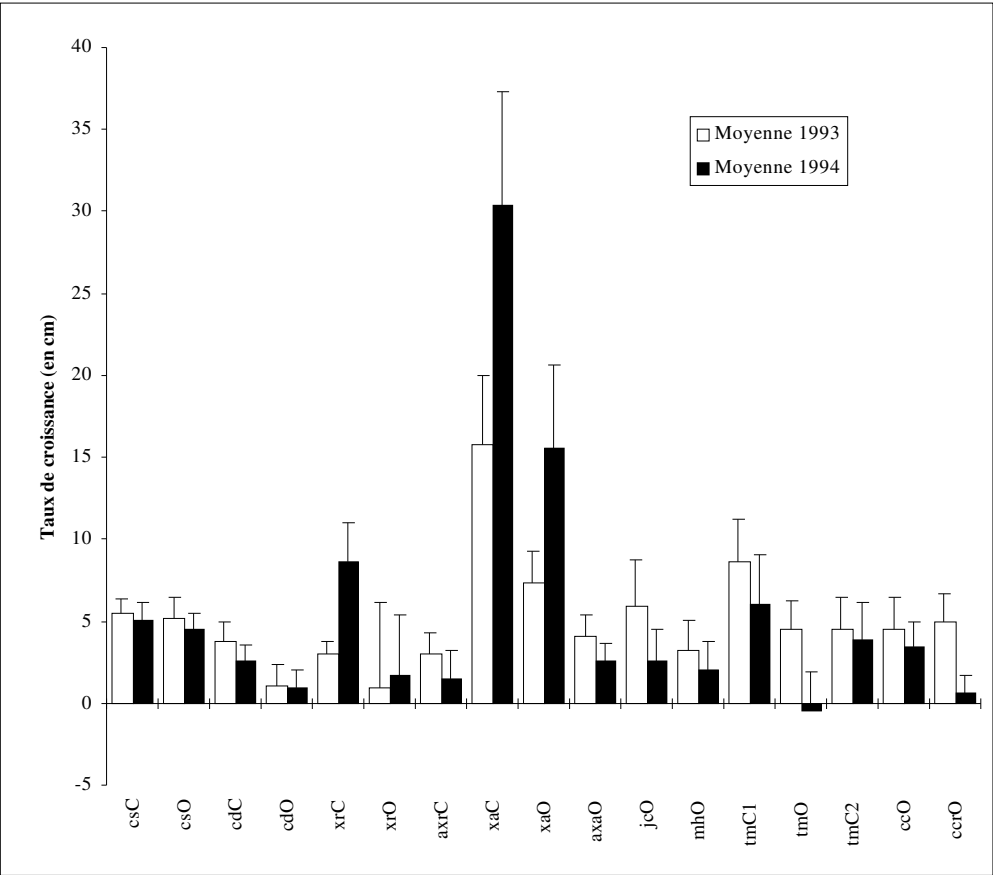


Figure 17 : Accroissement moyen des jeunes plants de *Quercus ilex* pour les années 1993 et 1994 dans toutes les stations

Les résultats de l'observation du cumul des accroissements moyens sur deux années consécutives (Tableau XXII) montrent que les plants dans les coupes anciennes (xaC et xaO) ont les meilleures capacités à croître (respectivement 46.2 et 23.0 cm). Cette capacité double avec un simple dispositif d'exclos (comparaison de xaC et de xaO). Viennent ensuite les jeunes plants dont l'accroissement cumulé est nettement plus modeste, de 8 à 15 cm (csC, csO, tmC₁, tmC₂ et xrC). Les accroissements les plus faibles se situent dans les stations à fort recouvrement arboré de chênes verts (cdO) ou ne disposant pas d'exclos (xrO), ajouté au stress de la coupe. Espelta *et al.* (1995) pensent que le faible accroissement des plants l'année suivant la coupe est dû à la très forte augmentation des taux d'évapo-transpiration.

Tableau XXII : Somme des accroissements moyens (en cm) des jeunes plants de *Quercus ilex* dans toutes les stations pour les années 1993 et 1994

Station	csC	csO	cdC	cdO	xrC	xrO	axrO	xaC	xaO	axaO
1993	5.5	5.2	3.8	1.1	3.0	1.0	3.0	15.7	7.4	4.1

1994	5.0	4.5	2.5	1.0	8.6	1.7	1.5	30.4	15.6	2.6
Somme	10.5	9.7	6.3	2.1	11.6	2.7	4.5	46.2	23.0	6.7

Station	jcO	mhO	tmC ₁	tmC ₂	tmO	ccO	ccrO
1993	5.9	3.3	8.6	4.5	4.5	4.5	4.9
1994	2.5	2.1	6.0	3.9	-0.4	3.4	0.6
Somme	8.5	5.3	14.6	8.4	4.1	7.9	5.6

Les stations de coupes anciennes se distinguent des autres stations par des accroissements cumulés déjà nettement supérieurs, seulement après deux années de croissance. Cette différence s'accroît des stations qui bénéficient de clôtures.

3.2.3 Vitesse de régénération

L'évolution de la hauteur moyenne des jeunes plants de chêne vert dans certaines stations au cours des trois années de mesures (Figure 18), permet d'appréhender la **vitesse de régénération du chêne vert** dans les différentes structures.

Le test de comparaison multiple de pentes (Zar 1984, Dagnelie 1992) montre qu'il existe une différence très hautement significative (test de Fischer, $F_c = 64.75 > F_{0.05} = 3.22$) entre les pentes des différentes droites de régression correspondant aux vitesses de régénération dans les stations.

Le test de Tukey qui suit la première analyse, permet de voir où se situent les différences par paires de stations ($q_{0.05} = 4.897$). Les résultats sont synthétisés dans le Tableau XXIII.

Tableau XXIII : Résultats du test de Tukey qui compare les pentes deux à deux

Maquis à <i>Erica arborea</i> et <i>Phillyrea latifolia</i>	mhO	
Chênaie dense	cdC	
Jeunes chênes dans maquis haut	jcO	
Taillis de chênes verts du bord de mer	tmC ₂	
Taillis de chênes verts du bord de mer	tmC ₁	
Chêne sénéscent sur maquis haut	csC	
Coupe rase récente	xrC	
Coupe rase ancienne	xaC	

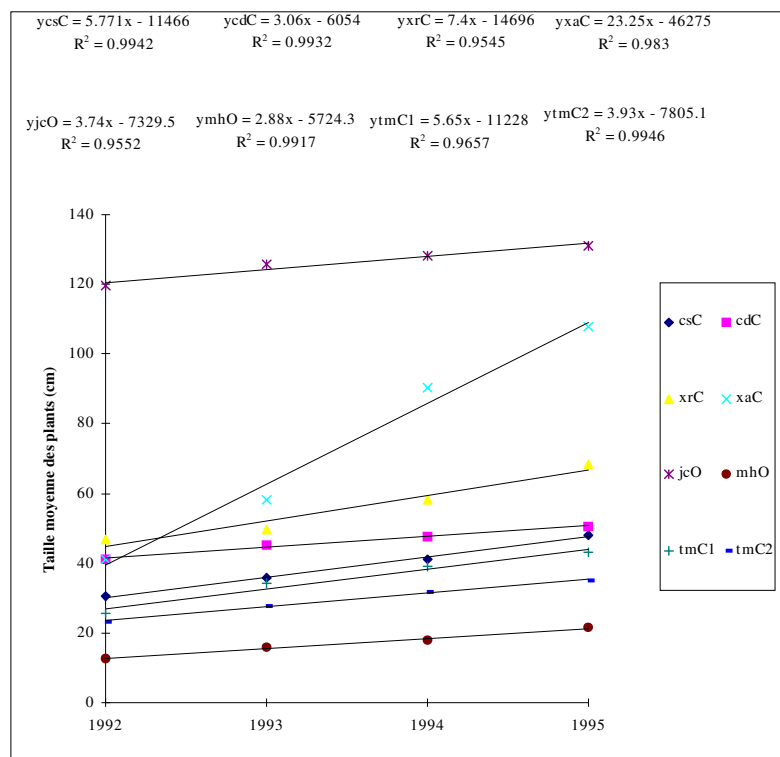


Figure 18 : Evolution de la hauteur moyenne des jeunes plants de *Quercus ilex* dans les stations au cours des 3 années de mesure (les plants morts au bout de trois ans sont enlevés des moyennes de croissance des années précédentes). Les pentes des droites de régression correspondent à la vitesse de régénération

A l'issu de ce test, plusieurs groupes de stations se distinguent :

⇔ Un groupe où la vitesse de régénération est la plus lente, comprenant les stations de "maquis à bruyère et filaria" (mhO), de "chênaie dense" (cdC) et de "jeunes chênes verts dans maquis haut" (jcO) avec des hauteurs moyennes des plants de chêne vert très différents. Pour les jeunes plants dominés par une voûte forestière ou arbustive très dense (cdC et jcO), leur statut est cantonné à une **phase d'attente** en sous-bois. Pour les plants de la station à maquis (mhO), leur faible taille laisse supposer qu'ils en sont toujours à une **phase d'investissement** dans leur développement racinaire sur substrat rocheux.

⇔ Le deuxième groupe se recoupe avec les stations cdC et jcO, avec en plus "les taillis de bord de mer" (tmC₁ et tmC₂). Leur vitesse de régénération est faible et la hauteur moyenne des plants est comprise entre 25 et 40 cm.

⇔ Un groupe qui se recoupe avec les stations jcO, tmC₁ et tmC₂, avec en plus la station à "chênes sénescents sur maquis haut" (csC) et la station "coupe récente" (xrC). La vitesse de régénération des plants dans le maquis haut reste cependant faible mais elle est supérieure à la vitesse sous chênaie dense (cdC). L'augmentation de la vitesse commence réellement dans les coupes de bois.

⇔ La station de "coupe ancienne" (xaC) montre la vitesse de régénération la plus importante avec des plants dont la hauteur moyenne est de plus d'un mètre.

La vitesse de régénération augmente lorsque la structure forestière de la chênaie s'appauvrit en chênes et s'enrichit en maquis haut. Cela laisse supposer que la **régénération de la futaie dense de chênes verts** doit passer par une **phase à maquis**. Cependant, dans les formations juvéniles (jcO), la régénération inférieure à deux mètres ne semble pas pouvoir évoluer sous le maquis élevé. De plus, les jeunes plants de petite taille sont

beaucoup plus sensibles à la sécheresse estivale ; il y aurait donc un seuil au delà duquel les plants s'affranchiraient des conditions hydriques difficiles.

La coupe rase des chênes permet d'augmenter la vitesse de régénération de l'écosystème d'une manière très significative avec un effet durable. Les mesures dans les coupes récentes (xrC) qui ont aujourd'hui trois ans et qui correspondent aux coupes anciennes (xaC en 1992), montrent que les jeunes plants ont une croissance de plus en plus importante. En particulier, certains plants dans les fourrés de ronces qui se comportent comme dans la coupe ancienne (xaC).

Au bord de mer, la régénération dans les taillis montre une petite différence entre les vitesses qui pourrait s'expliquer par les positions des plants de chêne vert dans les massifs à *Ruscus aculeatus*.

3.2.4 Impact du broutage sur l'accroissement

Le dispositif d'exclos permet de montrer si les bovins en liberté en forêt ont un impact sur l'accroissement des jeunes plants de chêne vert. Les croissances comparées des stations clôturées et non clôturées sont illustrées dans la Figure 19 pour les années 1993 et 1994.

Après avoir testé la normalité et l'homogénéité des variances (test de Kolmogorov-Smirnov et test de Bartlett), les accroissements moyens des jeunes plants de chêne vert sont comparés grâce à une analyse de variance à deux facteurs (la clôture et la structure) pour l'année 1993 (Tableau XXIV) et pour l'année 1994 (Tableau XXXVIII).

Tableau XXIV : Résultats de l'analyse de variance à deux facteurs sur l'accroissement des jeunes plants de *Quercus ilex* en 1993 (ddl : degré de liberté ; SCE : somme des carrés des écarts ; CME : carrés moyens des écarts ; F : fractiles selon la distribution de Fisher-Snedecor - Scherrer 1984 -)

Source de variation	ddl	SCE	CME	F _{obs}	F _{0.95}
Interaction clôture * structure	4	542.5	135.6	2.2	2.4
Variation résiduelle	330	20020.0	60.7	-	-
Facteur clôture	1	812.3	812.3	13.2	7.7
Facteur structure	4	488.8	1222.0	19.8	6.4

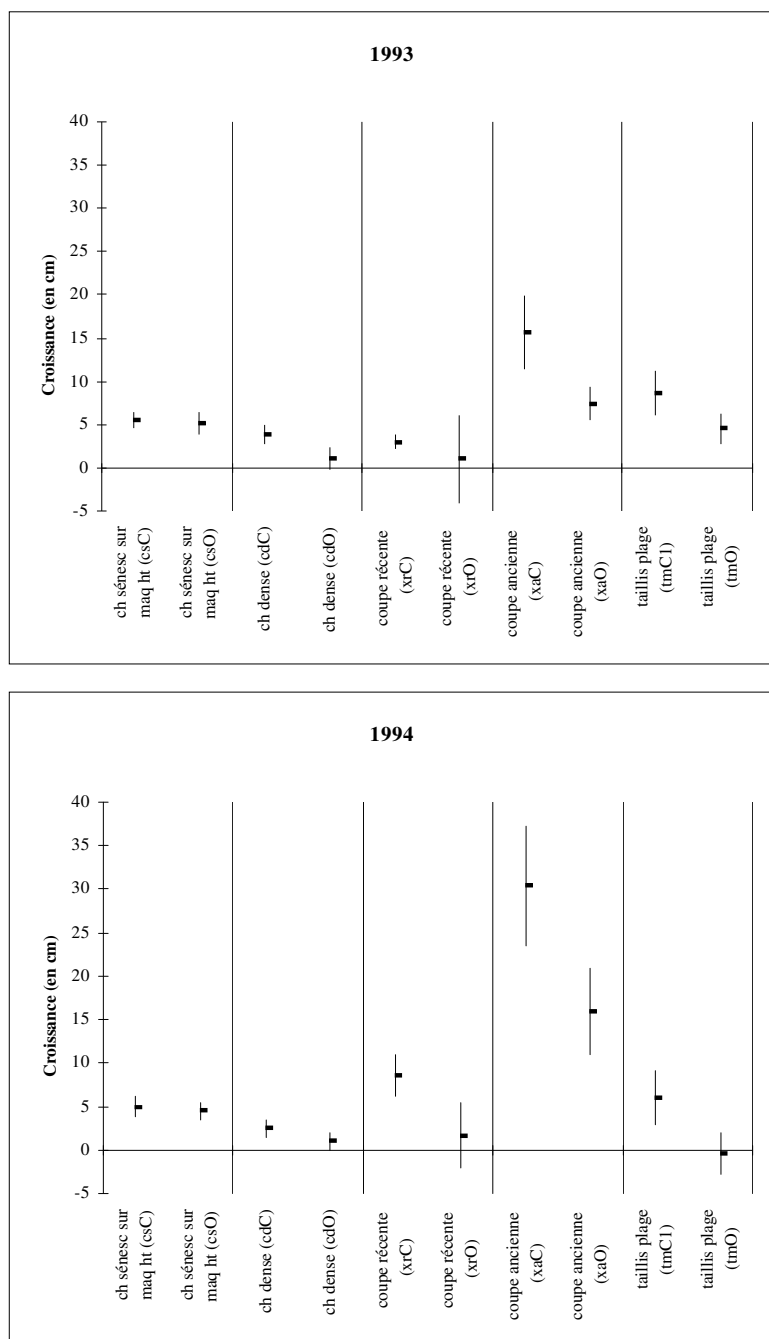


Figure 19 : Croissance moyenne (en cm) (et intervalle de confiance à 95 %) des jeunes plants de *Quercus ilex* dans les stations clôturées (C) et non clôturées (O) pour les années 1993 et 1994

Tableau XXV : Résultats de l'analyse de variance à deux facteurs sur l'accroissement des jeunes plants de *Quercus ilex* en 1994 (ddl : degré de liberté ; SCE : somme des carrés des écarts ; CME : carrés moyens des écarts ; F : fractiles selon la distribution de Fisher-Snedecor - Scherrer 1984 -)

Source de variation	ddl	SCE	CME	F _{obs}	F _{0.95}
---------------------	-----	-----	-----	------------------	-------------------

Interaction clôture * structure	4	1363	340.8	3.3	2.4
Variation résiduelle	330	33870	102.6	-	-
Facteur clôture	1	2048	2048.0	19.9	7.7
Facteur structure	4	24490	6122.0	59.6	6.4

Les résultats de l'analyse de variance pour l'année 1993 (Tableau XXIV) et pour l'année 1994 (Tableau XXV) montrent que le facteur "clôture" influe sur l'accroissement des plants (pour les deux années, $F_{\text{obs}} > F_{0.95}$, $P < 0.05$) et que le facteur "structure" influe également (pour les deux années, $F_{\text{obs}} > F_{0.95}$, $P < 0.05$). En ce qui concerne l'interaction entre les facteurs, il n'y a pas d'interaction significative en 1993 ($F_{\text{obs}} < F_{0.95}$, $P < 0.05$) entre les facteurs "clôture" et "structure" sur l'accroissement moyen tandis qu'il existe une différence significative en 1994 ($F_{\text{obs}} > F_{0.95}$, $P < 0.05$).

Dans chaque station appariée, la croissance moyenne des plants de la station clôturée (C) est toujours supérieure à celle de la station sans clôture (O) (Figure 19). Les troupeaux parviennent donc à pâturer les jeunes pousses de chêne dans différents types forestiers (chênes sénescents sur maquis haut, chênaie dense, coupe rase ou taillis) et dans des endroits différents (au bord de mer comme dans le massif du Perticato).

Les intervalles de confiance les plus grands se retrouvent dans les coupes de bois, là où les plants ont la croissance la plus importante avec de fortes variations entre les individus (dominants et dominés) ou là où le troupeau peut venir brouter (parcelles non clôturées). Il arrive que le taux de croissance moyen soit négatif (taillis de bord de mer -tmO- en 1994) à cause de la forte pression animale sur le milieu et des assèchements causés par les embruns salés.

Les charges animales actuelles sont relativement faibles, cependant le troupeau est itinérant à son gré et son impact sur le milieu n'est pas négligeable lorsque la ressource est importante. C'est le cas dans les coupes forestières où l'ouverture et la coupe stimulent les souches à produire des rejets d'espèces qui sont consommées par le bétail (*Phillyrea latifolia*, *Erica arborea*, *Quercus ilex* pour les principales). Si la coupe est dirigée au niveau d'une parcelle forestière (sur une grande surface), des graminées et des légumineuses apparaissent. Ces espèces herbacées, par leur plus forte appétence, vont attirer les animaux et les jeunes pousses des semis vont être broutées encore plus facilement. Inversement, les plants de *Quercus ilex* qui sont dans les massifs de *Rubus ulmifolius* (coupes anciennes) ou de *Ruscus aculeatus* (taillis de bord de mer) sont naturellement (physiquement) protégés de la dent des bovins.

L'absence de gestion du troupeau est toujours un problème lorsqu'il s'agit de régénérer la forêt. Des exclos seront certainement nécessaires dans les endroits où la régénération est réellement menacée. D'après Bellon & Guérin (1992) un équilibre peut malgré tout co-exister entre les intérêts de l'éleveur et le gestionnaire forestier. Gomez-Sal *et al.* (1992) parlent du transfert de matière organique par le bétail dans les zones plus forestières. Pour Cuartas & Garcia-Gonzalvez (1992), l'impact du troupeau de chèvres sauvages sur le taillis de chêne vert est moins important que celui des chèvres domestiques du fait des charges animales moins fortes et des "niches alimentaires" préférentielles. Ces mêmes auteurs mettent en garde contre la gestion du troupeau et les espèces qui se reproduisent par voie sexuée. L'impact du troupeau sur la végétation ne doit pas maintenir un stade de dégradation forestière important (Barbéro *et al.*, 1984). Il y a donc un choix à faire lorsque l'on définit un objectif. Si celui-ci est de régénérer une parcelle forestière, il faut exclure la parcelle pendant le temps nécessaire à l'affranchissement des brins. La définition de ce temps dépend bien sûr des conditions stationnelles. Au bout de six années, dans le cas d'une vieille futaie où la régénération avant la coupe rase est déjà développée (plants de 60 cm en sous-bois), ces mêmes plants atteignent 1.80 m et d'ici une année, un bon nombre d'entre-eux seront à l'abri de la prédation par le bétail. Cette mise en **exclos** va permettre un **gain de temps dans la reconstitution forestière**.

3.2.5 Accroissement moyen par classe de taille

Les accroissements moyens des jeunes plants de chêne vert sont illustrés dans les Figure 20 et Figure 21 pour les stations clôturées (C) et dans les Figure 22 et Figure 23 pour les stations sans clôture (O).

Les accroissements moyens des jeunes plants de *Quercus ilex* sont comparés par classe de taille globalement dans toutes les placettes clôturées et non clôturées. Les résultats du test de Kruskal-Wallis (Tableau XXVI), montrent qu'il existe des différences significatives d'accroissement entre les classes de taille dans les exclos, sauf en 1994. La bonne répartition relative des précipitations (pas de sécheresse estivale cette année-là), ajoutée au fait qu'il n'y ait pas de prédation par le bétail, peuvent peut-être expliquer ce manque de différence significative entre les croissances des plants.

Tableau XXVI : Résultats du test de Kruskal-Wallis et probabilités qu'il existe une différence entre les accroissements par classes de taille des jeunes plants de *Quercus ilex* dans les placettes clôturées et non clôturées pour les années 1993 et 1994 (*: significatif ; **: hautement significatif ; ns : non significatif)

	1993		1994	
	Test	Probabilité	Test	Probabilité
Placettes clôturées	13.38	0.02*	4.56	0.47 ns
Placettes non clôturées	18.83	0.002**	14.28	0.01*

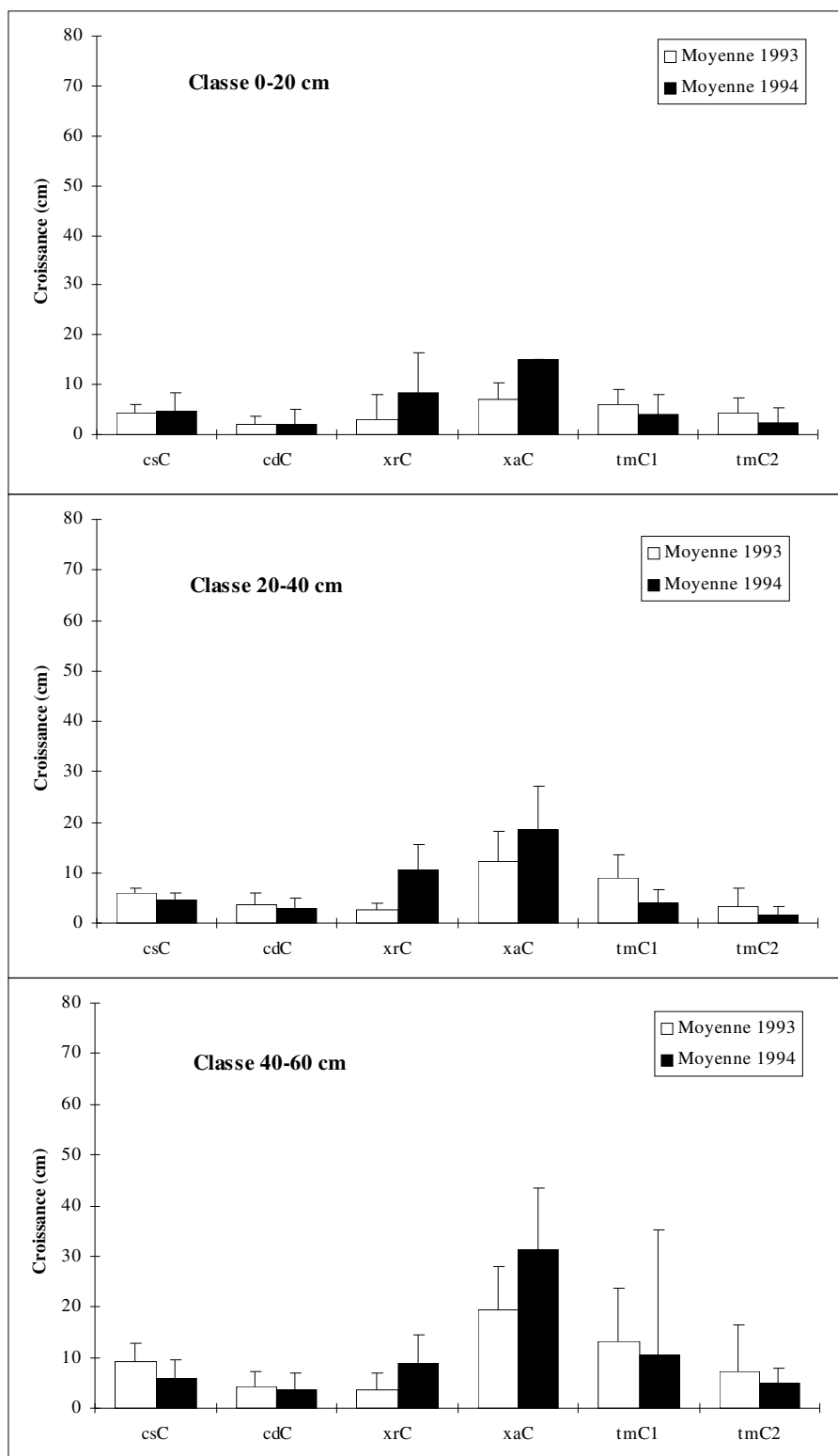


Figure 20 : Accroissements moyens des jeunes plants de *Quercus ilex* par classes de hauteur dans les stations clôturées pour les années 1993 et 1994 et intervalle de confiance à 95 % (si échantillon ≥ 3)

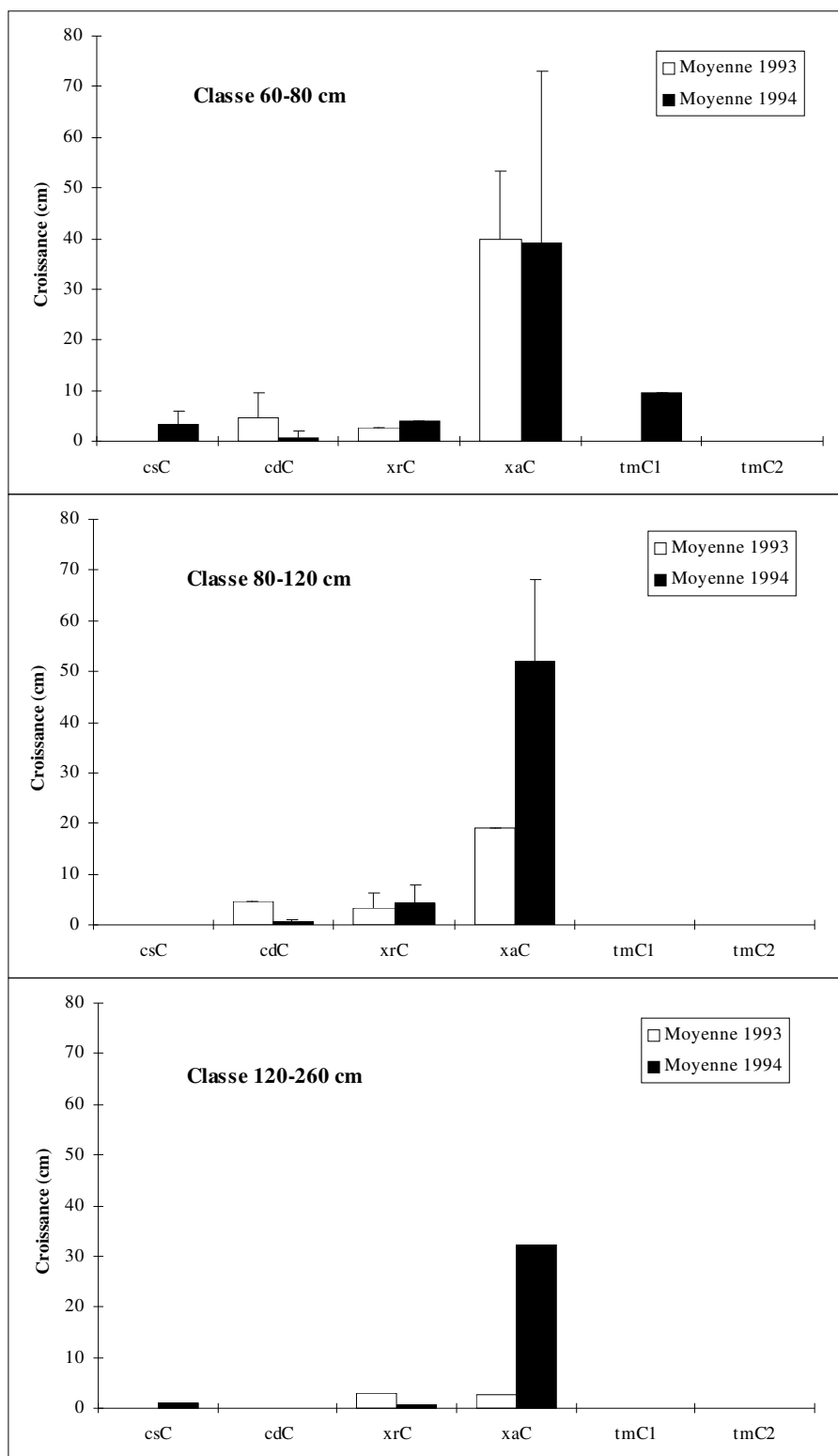


Figure 21 : Accroissements moyens des jeunes plants de *Quercus ilex* par classes de hauteur dans les stations clôturées pour les années 1993 et 1994 et intervalle de confiance à 95 % (si échantillon ≥ 3)

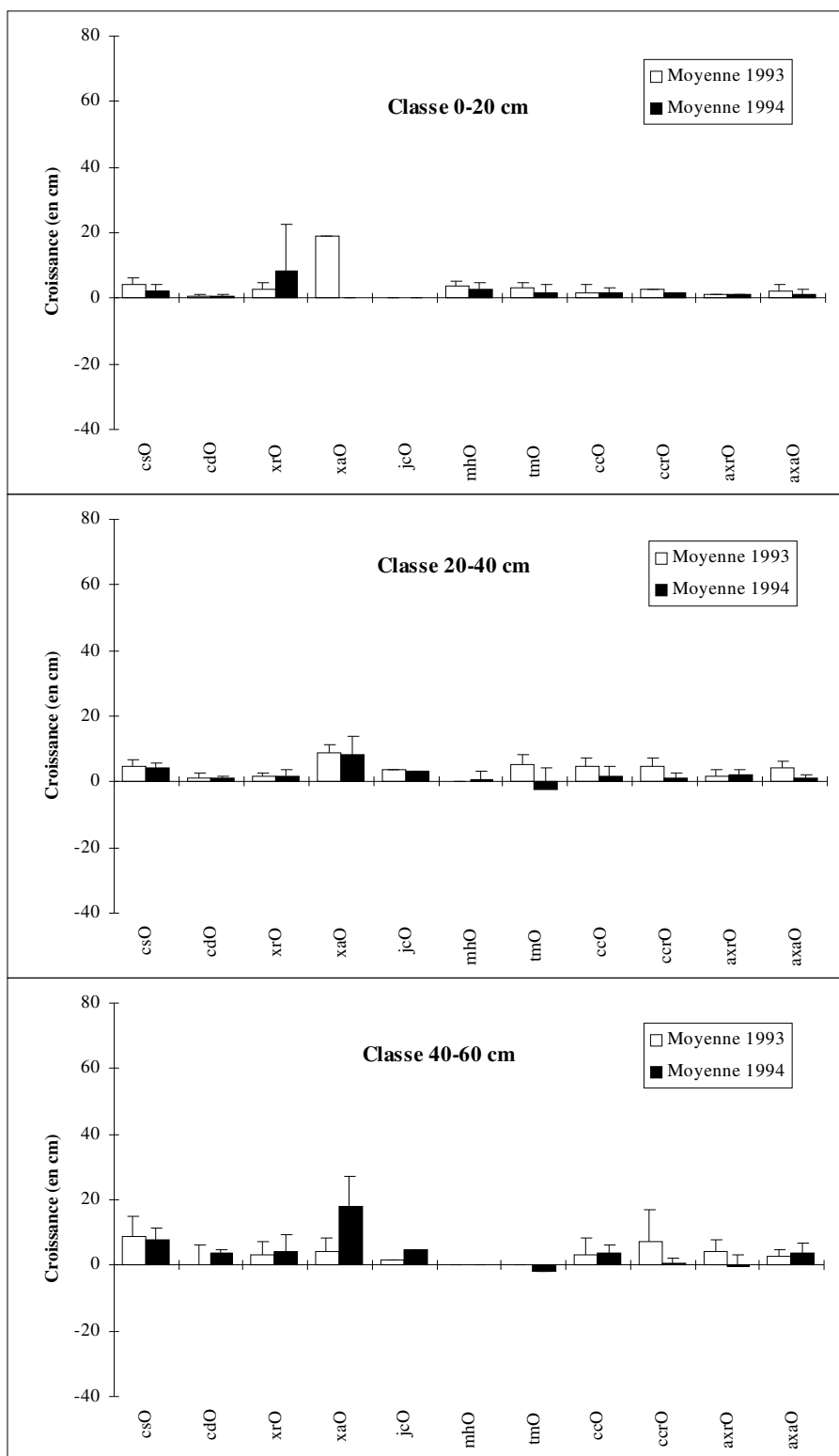


Figure 22 : Accroissements moyens des jeunes plants de *Quercus ilex* par classes de hauteur dans les stations non clôturées pour les années 1993 et 1994 et intervalle de confiance à 95 % (si échantillon ≥ 3)

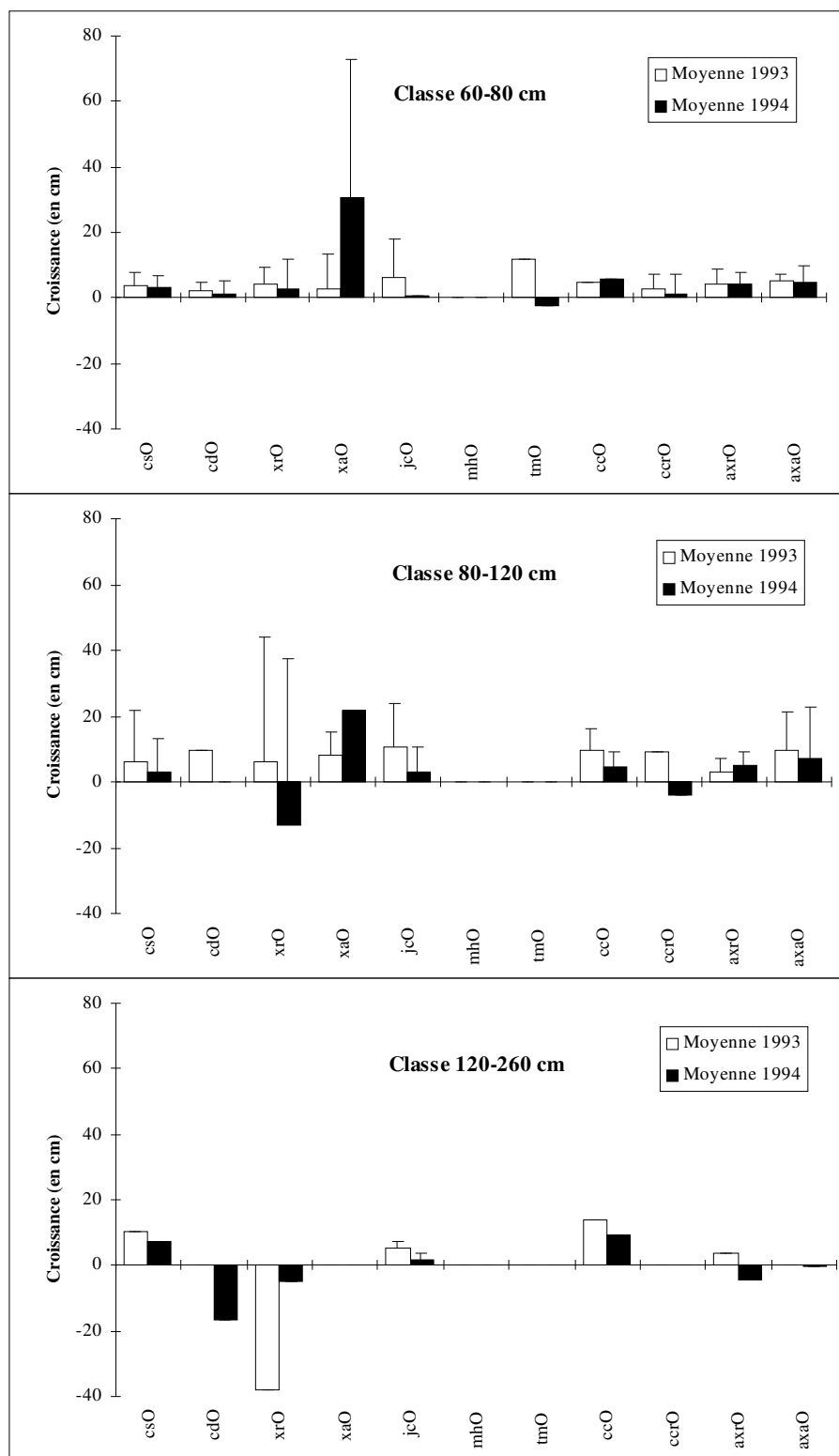


Figure 23 : Accroissements moyens des jeunes plants de *Quercus ilex* par classes de hauteur dans les stations non clôturées pour les années 1993 et 1994 et intervalle de confiance à 95 % (si échantillon ≥ 3)

Afin d'entrer plus dans le détail de la différence de croissance qu'il peut exister entre les classes de taille des jeunes plants de chêne vert, nous avons procédé à des tests de Kruskal-Wallis (Scherrer 1984), suivis de tests non paramétriques de comparaisons multiples (Zar 1984), pour voir dans quelles stations les différences éventuelles s'expriment (stations clôturées : Tableau XXVII et Figure 25 ; stations non clôturées : Tableau XXVIII et Figure 26).

Tableau XXVII : Valeurs du test de Kruskal-Wallis et probabilités qu'il existe une différence **entre les stations clôturées** pour les accroissements par classes de taille des jeunes plants de *Quercus ilex* pour les années 1993 et 1994 (*: significatif ; **: hautement significatif ; ns : non significatif)

Classe de taille	1993		1994	
	Test	Probabilité	Test	Probabilité
0-20	9.42	0.09 ^{ns}	11.98	0.03*
20-40	27.84	0.00004**	23.01	0.0003**
40-60	19.11	0.002**	19.12	0.002**
60-80	7.64	0.02*	10.65	0.03*
80-120	4.02	0.26 ^{ns}	7.95	0.02*
120-260	3.00	0.39 ^{ns}	0.53	0.76 ^{ns}

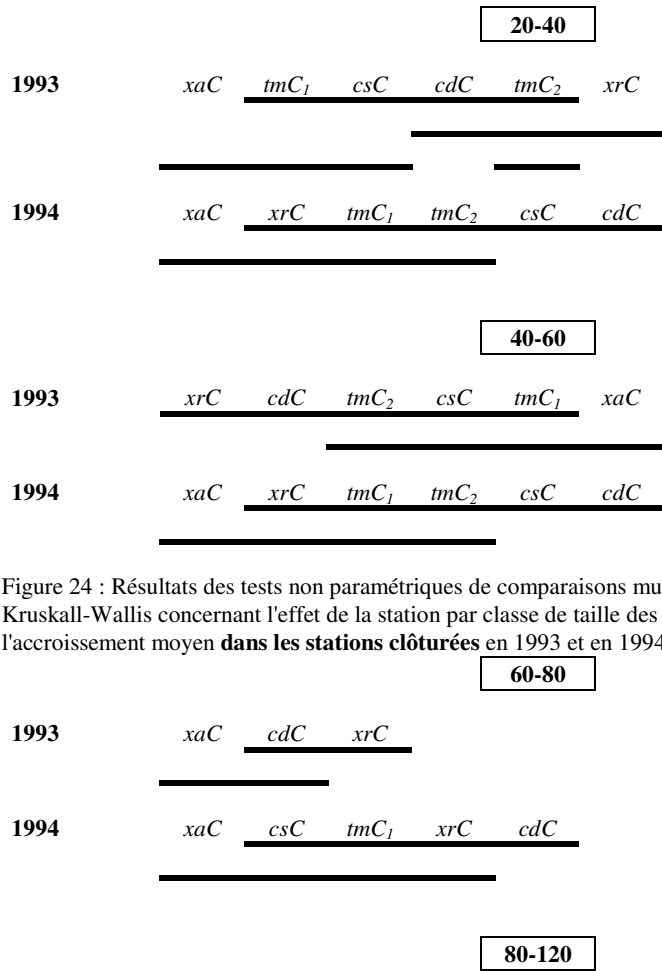


Figure 24 : Résultats des tests non paramétriques de comparaisons multiples (Zar 1984), associés aux analyses de Kruskal-Wallis concernant l'effet de la station par classe de taille des jeunes plants de *Quercus ilex* (en cm) sur l'accroissement moyen **dans les stations clôturées** en 1993 et en 1994

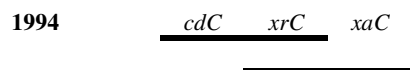


Figure 25 : Résultats des tests non paramétriques de comparaisons multiples (Zar 1984), associés aux analyses de Kruskal-Wallis concernant l'effet de la station par classe de taille des jeunes plants de *Quercus ilex* (en cm) sur l'accroissement moyen **dans les stations clôturées** en 1993 et en 1994

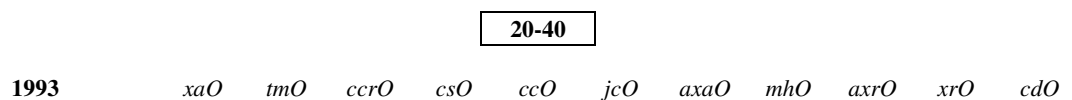
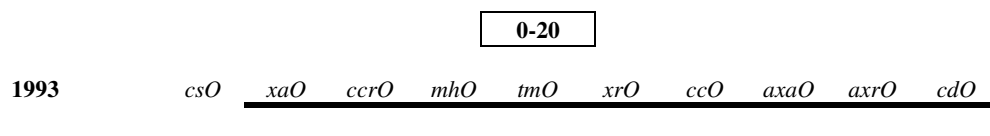
Dans les **placettes clôturées**, les résultats (Tableau XXVII) montrent qu'il n'existe pas de différences significatives d'accroissement dans toutes les classes de taille entre les stations. Notamment, pour les plants compris entre 0 et 20 cm, il n'y a pas de différence en 1993 alors qu'il en existe une en 1994. Au niveau de leur croissance, les petits plants sont donc beaucoup plus sensibles que les plus grands à la forte sécheresse estivale de 1993 (cf. paragraphe sur la croissance des plantules, 3.1). La Figure 25 montre que les différences significatives d'accroissements moyens existent essentiellement entre les stations "coupe récente" (xrC) et "coupe ancienne" (xaC) pour l'année 1993 dans toutes les classes de taille. En 1994 par contre, ces différences se situent entre les stations "coupe ancienne" (xaC) et "chêne sénéscent sur maquis haut" (csC) et "chênaie dense" (cdC) pour les plants inférieurs à 60 cm et entre les stations "coupe ancienne" (xaC) et "chênaie dense" (cdC) pour les plants plus grands. L'effet de coupe (station xrC) provoque un stress la première année (1993) qui n'existe déjà plus la deuxième année (1994) sur la croissance des plants dans toutes les classes de hauteur. Le gain de croissance dû à l'effet de coupe au cours du temps a une tendance linéaire au moins les quatre premières années (année 1 : xrC 1993, année 2 : xrC 1994, année 3 : xaC 1993, année 4 : xaC 1994) pour les plants inférieurs à 60 cm (Figure 20).

Ce sont les plants supérieurs ou égaux à 60 cm (Figure 21) qui présentent la croissance la plus importante dans la station coupe ancienne (xaC) avec un gain moyen annuel de 40 cm qui peut atteindre 70 cm pour certains individus.

Ces résultats sous-entendent que, dans les coupes, les **plus grands plants** doivent faire l'objet d'une **attention particulière**.

Tableau XXVIII : Valeurs du test de Kruskal-Wallis et probabilités qu'il existe une différence **entre les stations non clôturées** pour les accroissements par classes de taille des jeunes plants de *Quercus ilex* pour les années 1993 et 1994 (*: significatif ; **: hautement significatif ; ns : non significatif)

Classe de taille	1993		1994	
	Test	Probabilité	Test	Probabilité
0-20	17.44	0.04*	7.85	0.45 ^{ns}
20-40	42.36	0.000006**	25.58	0.001**
40-60	8.73	0.36 ^{ns}	31.08	0.0002**
60-80	6.85	0.65 ^{ns}	12.77	0.17 ^{ns}
80-120	5.50	0.70 ^{ns}	8.45	0.29 ^{ns}
120-260	6.09	0.19 ^{ns}	8.31	0.21 ^{ns}



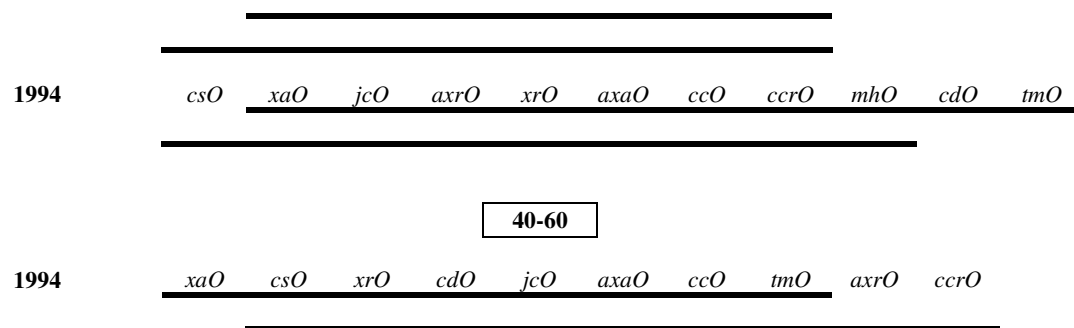


Figure 26 : Résultats des tests non paramétriques de comparaisons multiples (Zar 1984), associés aux analyses de Kruskal-Wallis concernant l'effet de la station par classe de taille des jeunes plants de *Quercus ilex* (en cm) sur l'accroissement moyen **dans les stations non clôturées** en 1993 et en 1994

Les différences d'accroissements moyens des jeunes plants de chêne vert dans les **placettes non clôturées** sont significatives dans les classes de petite taille (inférieures à 60 cm) (Tableau XXVIII). En 1993, elles s'expriment pour les plants de moins de 20 cm, entre les stations "chênaie dense" (cdO) et "chênes sénescents sur maquis haut" (csO) (Figure 26). Les tout jeunes plants sont sensibles à la "qualité du couvert forestier" et l'ambiance sous maquis favorise leur croissance même si elle reste relativement faible (de l'ordre de 3 à 4 cm). Cette opposition entre les mêmes stations se retrouve en 1994 pour les plants de 20 à 40 cm de hauteur (Figure 26), mais elle n'est plus aussi marquée pour les classes de taille supérieures. Les différences les plus significatives se trouvent entre les stations "coupe ancienne" (xaO) et les stations qui présentent les accroissements moyens les plus faibles, "chênaie dense" (cdO), "chênaie claire" (axrO), "chênaie claire sur rhyolites" (ccrO) ou "coupe récente" (xrO, la première année) (Figure 26).

Par conséquent, la prédation par le bétail n'arrive pas à uniformiser la structure des jeunes plants même pour les plants inférieurs à 60 cm. Les différences s'expriment entre les mêmes structures que dans l'expérimentation avec les exclos, ce qui confirme le fait que la pression animale n'est pas assez importante pour stopper la régénération.

Pour les plants supérieurs à 60 cm, les différences entre les accroissements moyens dans les stations ne sont pas statistiquement significatives (Tableau XXVIII). Les intervalles de confiance sont grands (Figure 23) car le nombre d'échantillons par classe de taille est beaucoup plus faible et les plants inférieurs à 120 cm subissent une prédation peut-être plus importante de la part des bovins. Ces grands plants sont aussi plus facilement cassés par les animaux.

3.3. Facteurs abiotiques agissant sur la croissance des jeunes plants

3.3.1 Influence climato-géographique sur la croissance

Une analyse en composantes principales (ACP) est effectuée avec les données stationnelles. Ce traitement a pour but de mettre en évidence les meilleures corrélations qu'il existe entre les accroissements moyens des jeunes plants de chêne vert dans les différentes stations et les données de recouvrement (indirectement l'éclairement), de précipitations, d'exposition, de pente, d'altitude et de profondeur de sol (Figure 27) dans les stations (Figure 28).

Les trois premiers axes factoriels représentent une contribution de 76.0 % à l'inertie totale du nuage de points.

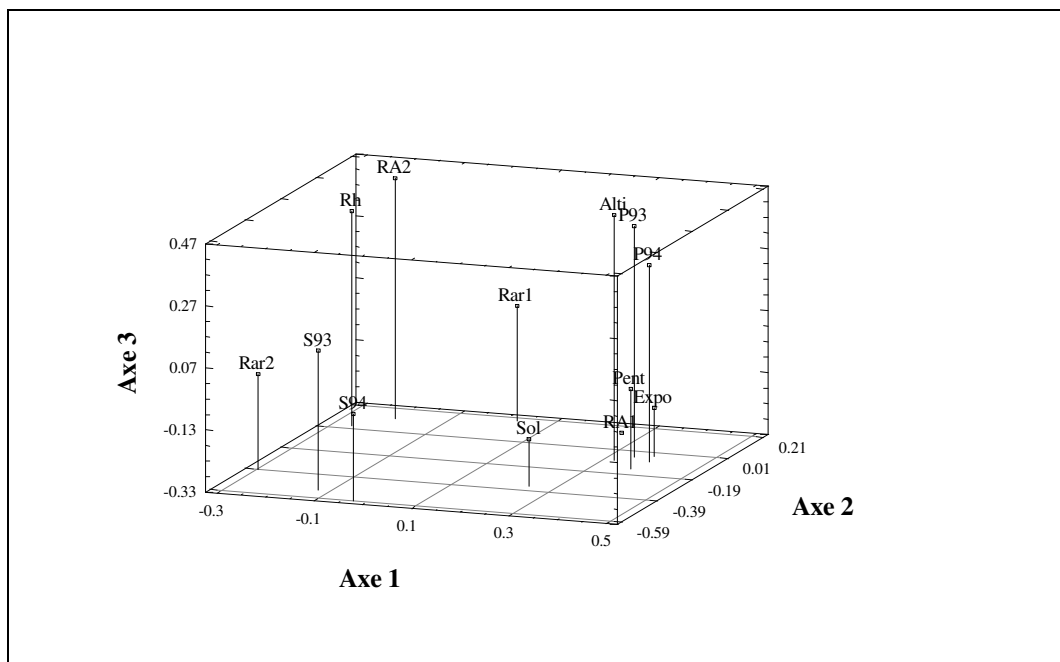


Figure 27 : Projection des points-variables dans l'espace factoriel 1/2/3 de l'analyse en composantes principales représentant 76 % de l'inertie totale du nuage de points

⇔ L'**axe 1** contribue à 41.7 % de l'inertie totale du nuage de points (Figure 27). Les variables à plus fortes contributions sont, pour le côté positif, la pente (Pent : 0.38), l'altitude (Alti : 0.32) et les précipitations (P₉₃ : 0.35 et P₉₄ : 0.39) et pour le côté négatif de l'axe, le recouvrement herbacé (Rh : -0.26) et le recouvrement arboré de 5 à 10 m (RA2 : -0.20). Cet axe oppose essentiellement les stations du bord de mer près de Galéria à toutes les autres stations de Piro et de Monte Estremo, plus montagnardes (Figure 28). C'est un axe climato-géographique.

⇔ L'**axe 2** contribue à 21.3 % de l'inertie totale (Figure 27). Les variables à forte contribution sur cet axe sont les accroissements (S₉₃ : -0.52 et S₉₄ : -0.59), le recouvrement arbustif de 0.30 à 1.20 m (Rar2 : -0.39) et la profondeur de sol (Sol : -0.35). Les stations de coupes anciennes (xaC et xaO) s'opposent aux chênaies denses (cdC et cdO), chênaie claire sur rhyolites (ccrO) et maquis à bruyère arborescente (mhO). C'est un axe qui montre les meilleures conditions d'accroissement pour les plants de chêne vert.

⇔ Le dernier axe retenu, l'**axe 3**, contribue à 13 % de l'inertie totale du nuage. Les variables d'altitude (Alti : 0.46), de précipitations (P₉₃ : 0.41 et P₉₄ : 0.30), de recouvrement arboré de 5 à 10 m (RA2 : 0.44) et herbacé (Rh : 0.36) présentent les plus fortes contributions sur cet axe et s'opposent à la variable de recouvrement arboré de plus de 10 m (RA1 : -0.33). Les stations de chênaies denses (cdC et cdO) s'opposent à la chênaie sur rhyolites (ccrO). C'est à nouveau un axe climatique.

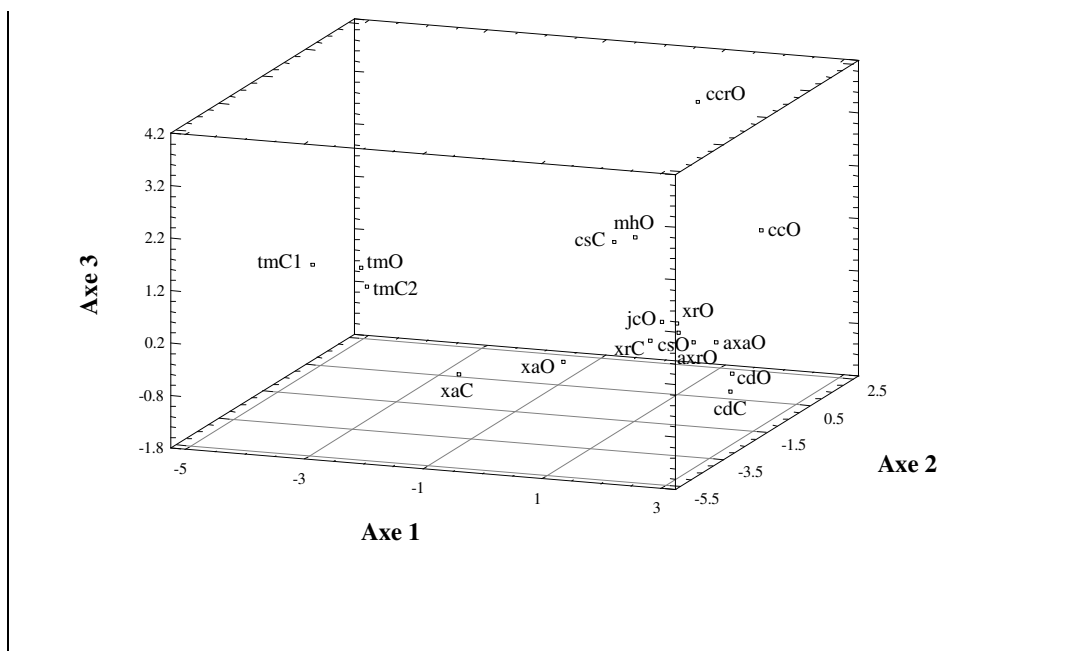


Figure 28: Projection des points-stations sur le plan factoriel 1/2/3 de l'analyse en composantes principales représentant 76 % de l'inertie totale du nuage de points

La projection des variables dans l'espace factoriel des trois premiers axes de l'analyse en composantes principales (Figure 27) permet de voir que le recouvrement arbustif (Rar2 : de 0.30 à 1.20 m) présente le plus d'affinité avec les accroissements des jeunes plants de chêne vert (S_{93} et S_{94}). La croissance des jeunes plants est liée à un recouvrement arbustif bas, qui correspond à un milieu ouvert où la compétition pour la lumière entre les espèces est engagée. L'analyse des corrélations montre qu'il existe une bonne corrélation entre les variables d'accroissement des deux années (0.86). Le recouvrement arbustif est corrélé positivement à ces deux variables (0.77 avec S_{93} et 0.69 avec S_{94}) ainsi que la profondeur de sol (0.24 avec S_{93} et 0.49 avec S_{94}). Les précipitations annuelles par contre ne sont pas corrélées aux accroissements (-0.03 avec S_{93} et 0.03 avec S_{94}) alors que le recouvrement arboré de plus de 10 m est lui corrélé négativement aux accroissements (-0.38 avec S_{93} et -0.29 avec S_{94}).

La croissance des jeunes chênes verts ne semble pas liée à une quantité annuelle de pluie, lorsque ces dernières ne sont pas exceptionnellement inférieures à la quantité annuelle moyenne de pluies (cas de nos années de mesure). La profondeur du sol permet de tamponner la sécheresse estivale. L'**éclairage** semble être une variable essentielle pour la croissance.

3.3.2 Influence du microclimat lumineux sur la croissance

Le rayonnement naturel du soleil et du ciel joue un rôle prépondérant et complexe sur la croissance de l'arbre (Roussel 1972). Le climat lumineux sous forêt est un paramètre assez difficile à mesurer du fait, entre autres, de la variation de la course du soleil pendant l'année ou de la réflexion de la lumière par le feuillage (Eckardt *et al.* 1975, Baldy *et al.* 1987, Hanock 1991). De plus, l'effet de pente joue sur la quantité de lumière reçue par la strate herbacée (les pentes peuvent atteindre 35 à 40° dans les stations). L'étude du recouvrement des strates supérieures ne suffit généralement pas à la quantifier. Le but de cette appréciation de l'éclairage parvenant aux jeunes plants, est de voir s'il existe une corrélation entre la luminosité et la croissance des régénérations.

✂ Photographies hémisphériques

La première méthode utilisée mesure le pourcentage d'ouverture de la voûte forestière à l'aide de photographies hémisphériques dans la station "chênaie dense" (cdC) au-dessus de quarante jeunes plants de chêne vert. Nos résultats montrent qu'il n'existe pas de corrélation linéaire statistiquement significative entre l'accroissement en hauteur des plants et le degré d'ouverture (Figure 29) (1993 : $r = 0.03$, 1994 : $r = 0.08$) contrairement à ce que trouvent Ducrey & Labbé (1986) avec des essences forestières tropicales.

L'absence de corrélation qu'il existe entre l'accroissement et le degré d'ouverture de la voûte forestière de la chênaie dense, peut s'expliquer (i) par le fait que l'analyse des photographies n'ait pas pu s'effectuer correctement avec un logiciel adéquat, ou (ii) que d'autres facteurs individuels plus importants interviennent quand la luminosité ne présente que peu de variations (de 19.8 à 36.1 % par la méthode des photographies hémisphériques).

La profondeur d'enracinement, l'alimentation hydrique et minérale, l'état sanitaire du jeune plant sont des paramètres difficiles à appréhender au niveau individuel. C'est pourquoi l'analyse suivante s'effectue au niveau stationnel avec un pyranomètre linéaire. Le changement de méthode se justifie par l'hétérogénéité du climat lumineux au sein de chaque station. L'utilisation de photographies hémisphériques aurait nécessité un échantillonnage systématique très lourd qui, en plus, n'aurait pas toujours correspondu à la position du jeune plant considéré (hauteur du trépier à 70 cm du sol).

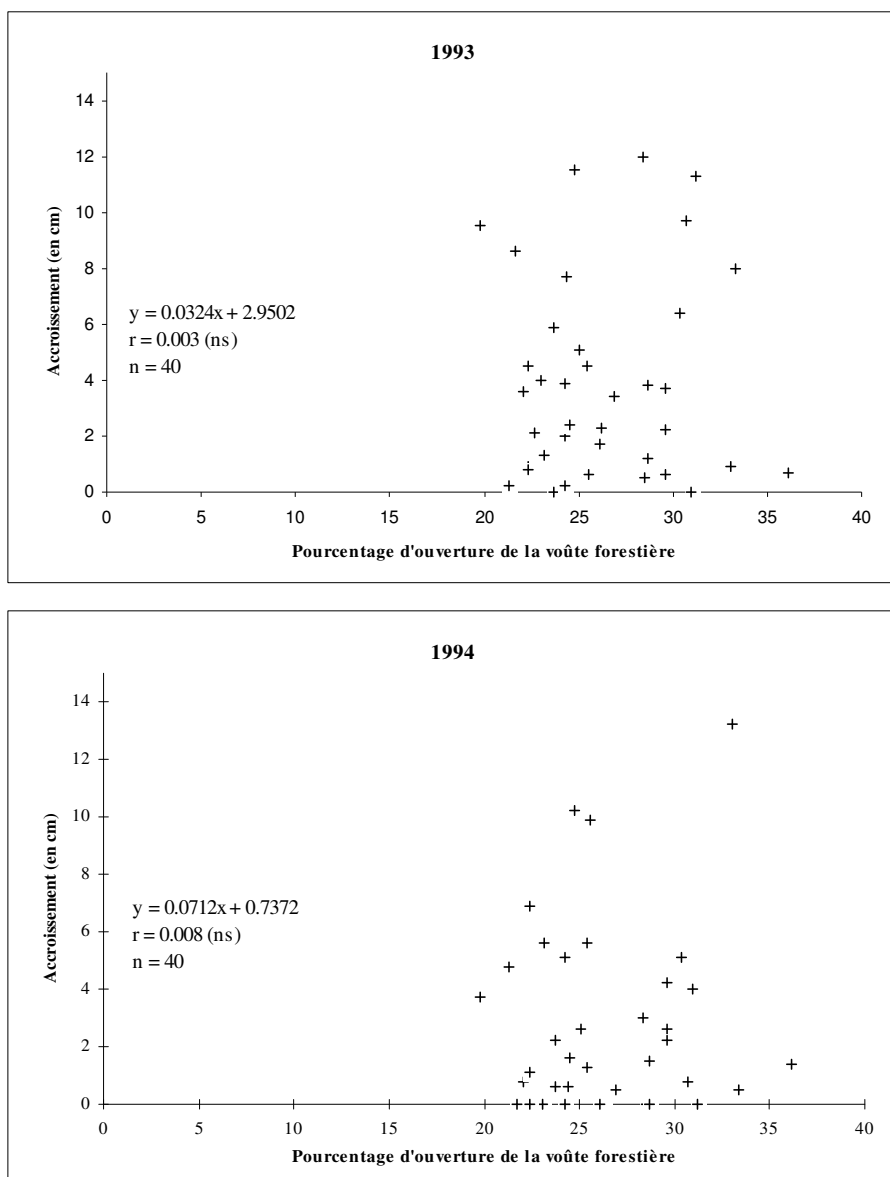


Figure 29 : Corrélation entre l'accroissement des jeunes plants de *Quercus ilex* et la perméabilité relative du feuillage au rayonnement solaire mesurée par **photographies hémisphériques** dans la station "chênaie dense" (cdC) en 1993 et en 1994 (ns : non significatif)

La méthode de mesure du microclimat lumineux à l'aide d'un pyranomètre linéaire est certainement plus souple mais moins précise dans ce type d'hétérogénéité du couvert végétal. Elle permet de mesurer facilement le pourcentage du rayonnement global sous les différentes formations végétales (sous maquis à *Phillyrea latifolia*, à *Pistacia lentiscus*, sous taillis de chêne vert, sous *Rubus ulmifolius*, sous *Ruscus aculeatus*...) dans les stations.

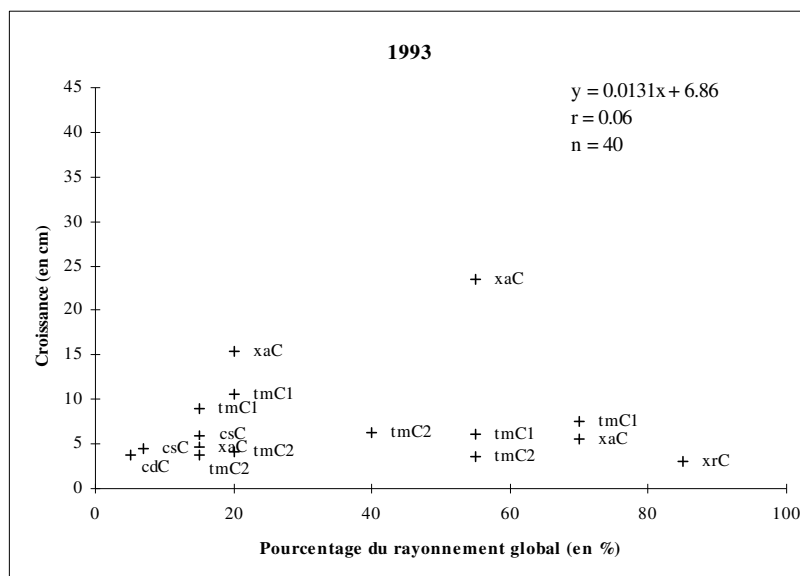
Les résultats (Figure 30) montrent qu'il n'existe pas de corrélation linéaire statistiquement significative (1993 : $r = 0.06$, 1994 : $r = 0.22$) entre l'accroissement des jeunes plants et le pourcentage du rayonnement global dans les stations clôturées.

Plusieurs hypothèses peuvent être émises : (i) d'autres facteurs interviennent sur la croissance qui sont plus importants que le microclimat lumineux, et/ou (ii) les mesures du rayonnement global selon la situation de chaque plant ne correspondent pas à l'éclairement exact que reçoit chaque plant.

Néanmoins, si l'on isole les coupes forestières (xrC et xaC) des autres stations, l'analyse du microclimat lumineux met en évidence que ce facteur est très important dans ces structures rajeunies. La meilleure corrélation est obtenue avec le modèle polynomial d'ordre trois (ou modèle cubique) pour les deux années de croissance (analyse de variance, $F_{\text{obs}} > F_{0.95}$, $P < 0.05$). Les situations de plein éclairage (supérieurs à 75 %) ou de faible éclairage (inférieurs à 15 % du rayonnement global), présentent les taux moyens d'accroissement les plus bas (Figure 31). Le modèle polynomial met en **évidence un optimum de croissance** des jeunes plants de chêne vert pour un rayonnement global situé entre 30 et 45 % dans les coupes forestières. Cet intervalle est tout de même à prendre avec précaution car il n'y a pas de points dans la partie correspondante des courbes ; il correspond à une situation d'embroussaillage par les essences du maquis et des ronces. Les jeunes plants sont mis en compétition pour la recherche de la lumière avec une **croissance apicale maximale** à l'intérieur et à proximité de ces massifs de ronces. Les plants sont "gainés" par la densité de végétation à proximité.

Cette période de **mise en compétition** semble être cruciale pour l'avenir des individus de chêne vert. Ceux qui sont dominés par les ronces peuvent-être (i) des plants sans avenir, ou (ii) ils adoptent une stratégie de « *stayer* ». C'est-à-dire qu'ils allouent plus de ressources à la partie souterraine qu'à la partie aérienne *a contrario* des « *sprinters* » (Illy 1967, Guignard & Kremer 1983, Steward 1996), si ce phénomène à caractère génétique mis en évidence pour les pins, existe chez le chêne vert.

La **position spatiale** des jeunes plants, ainsi que le **développement racinaire** au moment du rajeunissement (coupe de bois), vont déterminer la **capacité de réaction** à la mise en compétition pour la lumière. Celle-ci va déterminer la potentialité des plants à régénérer l'écosystème.



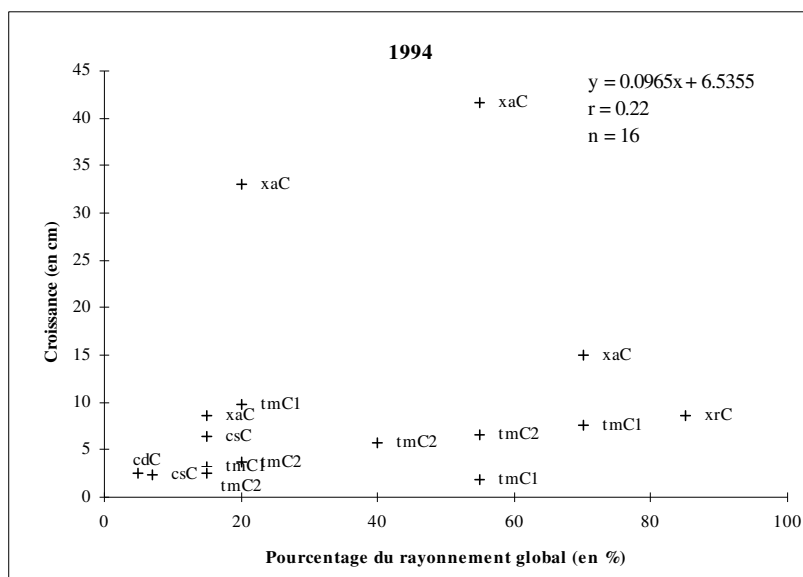


Figure 30 : Corrélation entre la moyenne d'accroissement des jeunes plants de *Quercus ilex* et le pourcentage du rayonnement global mesuré avec le **pyranomètre linéaire** dans les stations clôturées en 1993 et en 1994

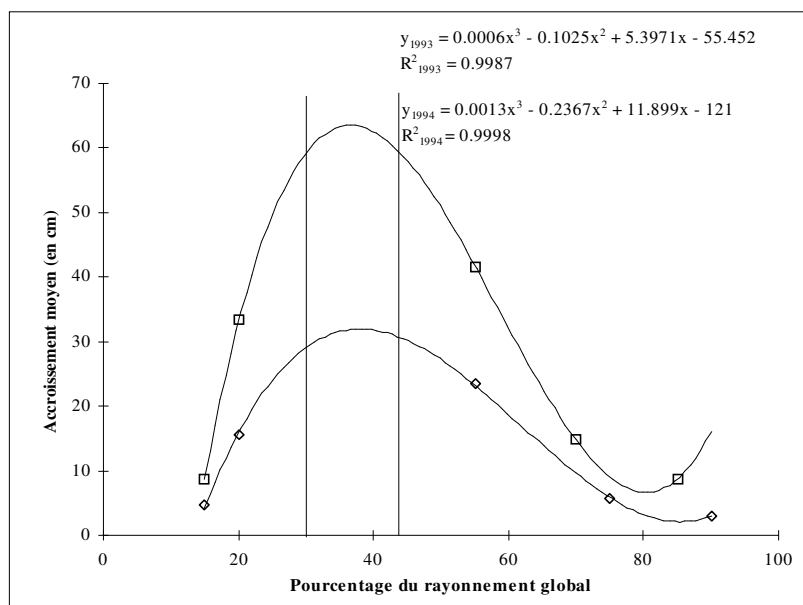


Figure 31 : Corrélation entre la moyenne d'accroissement des jeunes plants de *Quercus ilex* et le pourcentage du rayonnement global mesuré avec le pyranomètre linéaire dans les stations de coupes forestières (xrC et xaC) en 1993 et en 1994 (**modèle polynomial d'ordre trois**)

3.3.3 Influence des paramètres du sol sur la croissance

Plusieurs analyses en composantes principales (ACP) sont effectuées avec les données pédologiques stationnelles de chaque horizon. Ces traitements statistiques ont pour but de mettre en évidence les plus fortes corrélations qui existent entre les accroissements moyens des jeunes plants de chêne vert dans les différentes stations et les paramètres du sol dans les différents horizons.

Les résultats de ces analyses sont présentés sous forme de trois sous-tableaux récapitulatifs (Tableau XXIX) correspondant aux trois groupes de stations étudiées : avec un et deux horizons (toutes les stations), avec trois horizons et avec quatre horizons. Ces tableaux donnent les valeurs des corrélations (statistiquement significatives) des différents paramètres du sol avec les accroissements des jeunes plants de chêne vert en 1993 et en 1994 (S_{93} et S_{94}).

Tableau XXIX : Corrélations, suite à trois analyses en composantes principales, des principaux descripteurs pédologiques avec l'accroissement des jeunes plants de *Quercus ilex* en 1993 et 1994 et seuil de significativité des corrélations (* : significatif ; ** : hautement significatif ; ns : non significatif)

↳ **ACP sur les stations à au moins deux horizons**

	TF_1	CE_1	Ca_2	P_2	CN_2
S_{93}	0.89**	0.54*	0.51*	-0.10 ns	-0.10 ns
S_{94}	0.20 ns	0.26 ns	0.31 ns	-0.53*	-0.53*

Toutes les stations

↳ **ACP sur les stations à trois horizons**

	TF_1	P_2
S_{93}	0.95**	-0.48 ns
S_{94}	0.36 ns	-0.62*

Stations : csC, csO, cdC, cdO, xrO, axrO, xAC, xAO, axaO, jcO et ccO

↳ **ACP sur les stations à quatre horizons**

	S_{93}	Na_1	MO_2	Na_2	MO_3	Na_3	P_4	MO_4
S_{93}	-	-0.66*	0.80**	-0.62*	0.62*	-0.63*	-0.71*	0.60*
S_{94}	0.98**	-0.71*	0.88**	-0.67*	0.73*	-0.66*	-0.78*	0.73*

Stations : csC, csO, cdC, axrO, xAC, xAO

↳ La première ACP concerne les stations qui présentent au moins deux horizons différenciés (c'est-à-dire toutes les stations). Les axes 1 et 2 contribuent respectivement à 29.9 % et à 19.1 % de l'inertie totale du nuage de points. Les variables pédologiques les plus fortement corrélées positivement à la croissance des jeunes plants de chêne vert en 1993 sont la terre fine (TF), la capacité d'échange des cations (CE) de l'horizon superficiel (de 2 à 5-8 cm), et le Calcium (Ca) de l'horizon 2. Les variables corrélées négativement avec la croissance en 1994 sont le Phosphore (P) et le rapport Carbone sur Azote (C/N) de l'horizon 2.

Le pourcentage de terre fine donne une idée de la capacité des horizons à la rétention en eau (perméabilité du sol) et à la réserve en éléments nutritifs. Ce paramètre est fortement corrélé aux accroissements des plants de chêne vert en 1993. Cette année là, la sécheresse estivale a été relativement marquée par rapport à 1994 et il est possible que la qualité de la terre fine est permis globalement de tamponner cette sécheresse.

Le Calcium est un élément déficitaire dans la vallée du Fango (un exemple en est qu'il n'y a pas de gastéropodes). La dissolution de la rhyolite ne fournit pas cet ion (Ca^{++}) qui intervient dans la formation des argiles, l'évolution de la matière organique et permet la stabilité du complexe argilo-humique (Aubert 1989). Son apport est essentiellement atmosphérique (Loÿe-Pilot 1995) sous forme de poussières à partir des vents en

provenance du Sahara qui permet de tamponner l'acidité des pluies (Loÿe-Pilot *et al.* 1986). Sa présence dans les horizons du sol peut, de par ses effets bénéfiques sur la structure des agrégats humiques, favoriser la croissance des jeunes plants de chêne vert dans les conditions difficiles (sécheresse) en retenant mieux l'eau et les éléments nutritifs du sol.

↳ La deuxième ACP concerne les stations qui présentent trois horizons différenciés (stations : csC, csO, cdC, cdO, xrO, axrO, xaC, xaO, axaO, jcO et ccO). Les axes 1 et 2 contribuent respectivement à 29.7 % et à 21.3 % de l'inertie totale du nuage de points. Les variables pédologiques les plus fortement corrélées à la croissance des jeunes plants de chêne vert en 1993 sont la terre fine (TF) de l'horizon superficiel (de 2 à 5-8 cm) (corrélation positive) et en 1994, le Phosphore (P) de l'horizon 2 (de 8 à 20-25 cm) (corrélation négative).

L'importance de la qualité de la terre fine dans les horizons est confirmée par cette deuxième analyse. Chez les végétaux, le Phosphore joue un rôle très important dans leur nutrition minérale et c'est un élément indispensable dans la formation des organes. Il est surtout retenu dans l'horizon supérieur, et, comme il est peu mobile, les racines doivent « aller le chercher » (Aubert 1989). La corrélation négative entre cet élément et la croissance des jeunes plants de chêne vert est difficilement explicable.

↳ La troisième ACP a trait aux stations qui présentent quatre horizons différenciés (stations : csC, csO, cdC, axrO, xaC et xaO). Les axes 1 et 2 contribuent respectivement à 37.5 % et à 27.0 % de l'inertie totale du nuage de points. Les variables pédologiques les plus fortement corrélées positivement à la croissance des jeunes plants de chêne vert en 1993 et en 1994 sont le taux de matière organique (MO) des horizons 2, 3 et 4. Les variables corrélées négativement à la croissance des jeunes plants de chêne vert en 1993 et en 1994 sont le Sodium (Na) des trois premiers horizons et le Phosphore (P) de l'horizon 4 (entre 60 et 100 cm de profondeur).

La matière organique présente dans les horizons profonds correspond à l'humus (processus d'humification de la matière organique qui forme des substances organiques complexes). L'humus peut subir à son tour une minéralisation généralement lente (de 1 à 2 % de la quantité d'humus disparaît par an - Aubert 1989 -) qui restitue au sol les éléments nutritifs. Les végétaux peuvent alors assimiler ces éléments qui favorisent leur croissance.

Les argiles sodiques ont un pouvoir de gonflement très élevé et par voie de conséquence une faible stabilité structurale (Aubert 1989). L'apport de sodium par les embruns marins peut se faire sentir à plusieurs kilomètres à l'intérieur des terres (Lossaint 1967). L'alcanisation des sols a pour conséquence la dispersion et la dégradation des argiles (Aubert 1989).

Les sols évolués étudiés sont pour la plupart des mull forestiers issus d'un colluvionnement ancien. Les paramètres tels que le pourcentage de terre ou la qualité des agrégats humiques (Ca, MO) semblent jouer un rôle positif important sur la croissance des jeunes plants de chêne vert car ils jouent sur la qualité de l'alimentation hydrique et minérale des plants.

4. CONCLUSION

L'objectif de ce deuxième chapitre était d'appréhender la capacité des jeunes plants de *Quercus ilex* à régénérer la forêt à travers l'étude de leur croissance et des paramètres qui pouvaient influencer sur celle-ci.

La croissance des plantules âgées d'un an dépend principalement des précipitations printanières. C'est vraiment à partir de leur deuxième année, que les plantules montrent des différences d'accroissement en relation avec les caractéristiques stationnelles.

L'accroissement des jeunes plants de *Quercus ilex* est lié à plusieurs facteurs abiotiques. Les plus petits plants continuent à être sensibles à la quantité de précipitations printanières, en particulier dans des conditions de déficit, leur croissance est faible. Certains peuvent sécher complètement, surtout sur les sols les plus drainants. La profondeur et la qualité du sol (pourcentage de terre fine, matière organique) permettent de tamponner les périodes de stress hydrique et favorisent l'alimentation minérale et hydrique des plants. Lorsque les conditions hydriques ne sont pas limitantes, l'éclairement parvenant aux plants devient un facteur limitant important. Les meilleurs accroissements s'effectuent dans une situation de compétition pour la lumière, notamment lorsqu'il y a eu rajeunissement de l'écosystème (coupes par exemple), avec les ronces et les essences du maquis.

La prédation par les bovins en divagation ne bloque pas le processus de régénération car les charges animales sont relativement faibles, mais elle en ralentit cependant la vitesse.

Au niveau des coupes, les plus grands plants sont ceux qui, compte tenu de leur meilleure croissance prolongée dans le temps, doivent être privilégiés par le gestionnaire.

CHAPITRE 3 : LA CROISSANCE DES REJETS

1. INTRODUCTION

L'étude de la croissance des rejets de souche permet de compléter l'analyse de la capacité de régénération à partir des jeunes plants de chênes verts issus de semis. On utilisera de préférence le terme de « renouvellement » pour ce type de régénération car il s'agit bien d'un renouveau à partir d'un système racinaire en place déjà bien établi. La coupe de la souche provoque généralement l'apparition de rejets qui vont constituer les brins de la future cépée (encore appelée « matte » dans le Midi). Ces cépées vont constituer le taillis. Dans le cas où un seul rejet par souche est conservé, on aboutit à la futaie sur souche (si la densité des souches est suffisante). Cependant, il peut exister des rejets avant que l'arbre ne soit coupé. Il y a donc une distinction à faire suivant l'origine des rejets.

1.1. Notes sur l'origine des rejets

La distinction entre les différents types de rejets s'effectue au niveau physiologique à partir des bourgeons. L'origine de ces bourgeons va avoir une influence sur la viabilité des rejets et donc sur les potentialités de ces derniers à renouveler « l'écosystème chêne vert ».

Les bourgeons proventifs sont des méristèmes résiduels du méristème apical qui sont liés directement à la moelle de la tige (Fink 1983, Pagès 1985, Kauppi *et al.* 1987) ; ce qui expliquerait la meilleure viabilité des rejets (**proventifs**) issus de ce type de bourgeons (Boisserie 1990). Ils préexistent à l'exploitation (Hartig 1878 *in* Pagès 1985) et peuvent se diviser pour donner des ensembles de bourgeons qui restent fusionnés à leur base (Kauppi *et al.* 1987).

Les bourgeons adventifs, quant à eux, se forment à partir du cambium (Brown 1935) ou du parenchyme (Fink 1983) après l'abattage (Hartig 1878 *in* Pagès 1985, Bartet 1890). Les rejets (**adventifs**) issus de ces bourgeons seraient moins viables, car plus fragiles.

Ces distinctions entre les bourgeons de différentes origines concernent plusieurs espèces. Pour le chêne vert, nos observations recoupent celles de Boisserie (1990). (i) Certains vieux arbres présentent des rejets à leur base, qui seraient donc issus de bourgeons proventifs. Lors de la coupe des souches de chêne vert, (ii) une très grande majorité des rejets apparaissent à la base des brins coupés. (iii) Seulement quelques rejets se développent entre le bois et l'écorce. (iv) Certains rejets prennent naissance sous terre.

Deux hypothèses peuvent être émises à propos des conséquences de la présence de rejets (proventifs) sur l'arbre encore sur pied :

⇒ Ces rejets sont stimulés à partir d'un certain état de vieillissement de la souche avant même que la moindre descente de cime ne soit visible. Ils sont le premier signe de la sénescence et sont destinés à réitérer le système (en plus de la régénération par semis).

⇒ Ces rejets apparaissent suite à un événement quelconque (petite éclaircie à proximité de la souche, ruissellement qui fait émerger du sol une partie de la souche...). Ils vont détourner une partie de la sève et puiser dans les ressources du fût principal pour finalement l'épuiser et le faire entrer dans sa phase de sénescence.

Les difficultés de distinguer l'origine des rejets (et donc des bourgeons), sous-entend que des études plus poussées sur la physiologie des souches seront à entreprendre. Les liens entre les rejets et le système racinaire

seront aussi à étudier (Carlier 1987), car la pérennisation des brins issus du renouvellement des vieilles souches dépend très certainement de leur capacité à s'affranchir de la souche.

1.2. Objectifs

Après avoir montré que les jeunes plants de *Quercus ilex* étaient potentiellement capables de régénérer « l'écosystème chêne vert » différemment suivant les stations, ce chapitre a trait aux potentialités des rejets à renouveler l'écosystème. Il s'agit d'appréhender les capacités des différentes structures à fournir des rejets et de connaître leur croissance.

L'étude plus particulière de la capacité à rejeter des vieilles souches, de l'âge des brins dominants, de leur état sanitaire et de l'influence du pourrissement sur la vitalité des souches, va permettre d'approfondir nos connaissances sur ces vieux chênes verts dans un objectif de gestion, afin de connaître leurs potentialités naturelles à se renouveler.

2. METHODES

2.1. Echantillonnage

✂ Etude du renouvellement

L'étude du renouvellement s'effectue de deux manières :

⇔ dans les mêmes stations d'étude de la régénération, sur les arbres et les souches qui présentent des rejets.

⇔ dans deux grandes coupes de bois de chauffage datant de 1990 et de 1992 afin de quantifier la capacité à rejeter des vieilles souches.

✂ Estimation de l'âge des chênes verts

Il s'agit d'établir une relation entre le diamètre des chênes verts et leur âge. L'échantillonnage s'effectue dans les coupes de bois présentant le même type de sol (afin de limiter l'effet « fertilité stationnelle ») et dont la sylviculture est comparable (ONF 1992a) (afin de limiter le facteur « éclaircie » - Lanier 1986 -).

2.2. Caractéristiques stationnelles

✂ Stations d'étude du renouvellement

Les différentes caractéristiques des coupes de bois et des souches sont synthétisées dans le Tableau XXX et le Tableau XXXI. L'estimation de l'âge des souches est effectuée suivant la formule du paragraphe 3.2.1 (chapitre 2).

Tableau XXX : Echantillonnage et caractérisation des coupes

Placette	Type d'intervention	Localité	Parcelle ONF	Surface	Exposition	Altitude	Station météo
C90	Coupe à blanc en 1990 de chênaie claire	Perticato	3	1ha	N	250-260m	Pirio
C92	Coupe à blanc en 1992 de chênaie claire	Fango	7	3ha	N	150-180m	Pirio

Tableau XXXI : Caractéristiques dendrométriques des souches de *Quercus ilex* dans les coupes forestières

Placette	Diamètre moyen (cm)	Ecart-type	Nombre échantillonné	Age estimé (ans)	Coupe ONF	Nb tiges/ha
C90	61.6	11.3	30	147	1936/90	170
C92	53.0	14.8	30	131	1936/92	150

✂ Stations d'étude de l'âge des chênes verts

Les différentes caractéristiques des coupes de bois et des souches sont synthétisées dans les Tableau XXXII et Tableau XXXIII.

Tableau XXXII : Echantillonnage et caractérisation des coupes

Placette	Type d'intervention	Localité	Parcelles ONF	Surfaces	Expositions	Altitudes	Stations météo
C94	Coupe à blanc en 1994 de chênaie claire	Omita	3-4-16	0.5-1ha	NNW-N	350-450m	Pirio-Monte Estremo

Tableau XXXIII : Caractéristiques dendrométriques des souches de *Quercus ilex* dans les coupes forestières

Placette	Diamètres à la base (cm)	Nombre échantillonné	Coupes ONF	Nb tiges/ha
C94	61.6	87	1888, 1906, 1912 /1994	150-170

2.3. Mesures

Différentes mesures ou analyses sont effectuées :

- ⇔ croissance en longueur des rejets
- ⇔ estimation de l'âge des chênes verts
- ⇔ capacité à rejeter des souches
- ⇔ appréciation de l'état sanitaire des souches

✂ Croissance en longueur des rejets

La longueur des rejets est mesurée avec un mètre de couturière de la même manière que les semis dans les stations d'étude de la régénération qui concerne les rejets issus de coupes (stations xrC, xrO, xaC et xaO) et ceux issus de la souche, l'arbre étant toujours sur pied. Tous les vieux arbres ne présentent pas de rejets à la base des souches et donc les mesures (cinq rejets par arbre) ne concernent pas toutes les placettes (la station ccO est exclue de mesures).

Dans les parcelles de coupes délivrées pour le bois de chauffage, la croissance mesurée chaque année est celle du brin dominant la cépée. Les cépées sont issues de deux coupes de bois, l'une de 1990, l'autre de 1992 et repérées sur un plan (annexes). Un télémètre (canne télescopique de type télémax® de 8.15 m) est utilisé pour mesurer la hauteur du brin dominant de la cépée à partir de la base de la souche.

✂ Estimation de l'âge des chênes verts

Une quarantaine de jeunes plants sont ramassés et leur diamètre au collet est mesuré au pied à coulisse.

De plus, des plateaux d'environ 5 cm d'épaisseur sont récupérés dans les coupes de bois délivrées aux habitants. Ils sont tronçonnés à la base des souches saines puis rabottés (les cernes sont plus lisibles que par ponçage). Leur âge est déduit par comptage des cernes selon les méthodes classiques de dendrochronologie (De Martin 1974). Devant les difficultés rencontrées (coeur excentré, doubles cernes, tanins très foncés au coeur), deux lectures sont

systématiquement effectuées afin d'éviter les erreurs de comptage dues aux faux cernes (Zhang 1987). Quarante-sept plateaux sont lus.

✎ *Capacité à rejeter*

L'appréciation de la capacité à rejeter tient compte du nombre de rejets par souches après la coupe. Trois classes sont établies :

- ⇔ Souches sans aucun rejet
- ⇔ Souches avec moins de 50 rejets
- ⇔ Souches avec plus de 50 rejets

Ce découpage en classes sur la base de 50 rejets paraît le mieux retranscrire la vitalité des souches âgées suite à nos observations sur le terrain.

✎ *Etat sanitaire*

Le processus de sénescence des arbres correspond à la période où la stature et l'architecture de l'arbre vont régresser de manière irréversible (Barthélémy *et al.* 1992). L'arbre sénéscent se caractérise par un assèchement de la cime et une émission de rejets périphériques au pied de l'arbre. L'état des souches révélé par les coupes de bois pratiquées chaque année montre qu'au delà d'un certain diamètre, toutes les souches présentent un pourrissement plus ou moins avancé. Le diamètre de ce pourrissement est mesuré sur une soixantaine de souches.

2.4. Traitement des données

L'**analyse de variance non paramétrique** (analyse de variance par rangs - test de Kruskal-Wallis) est effectuée (Scherrer 1984) dans le cas où les conditions de normalité et d'homogénéité des variances ne sont pas remplies. Quand l'analyse de variance non paramétrique est significative, elle est suivie d'une comparaison multiple (Zar 1984) qui permet de mettre en évidence quelles sont les stations statistiquement différentes.

L'étude de la relation entre deux variables est réalisée par une **régression linéaire** qui consiste à rendre minimale la somme des carrés des écarts entre les points observés et les points correspondants à la droite (Dagnélie 1992). La significativité de la relation en fonction du nombre d'échantillons est testée grâce à un test F (Zar 1984).

Un modèle de **régression multiple** est utilisé pour optimiser la description du diamètre des souches de chêne vert en fonction de leur âge.

3. RESULTATS - DISCUSSION

3.1. Croissance des rejets dans les stations

La croissance des rejets est étudiée dans les mêmes stations d'étude que celles de la croissance des jeunes plants de chêne vert (chapitre 2).

L'étude comparée de la croissance de ces rejets dans les différentes stations est abordée sans distinction de leur origine (rejets issus de coupe ou rejets sur la souche d'un arbre sur pied) car ils représentent le renouvellement potentiel des souches de chêne vert à un instant donné.

3.1.1 Impact du broutage sur l'accroissement des rejets

Le dispositif d'exclos permet de montrer si les bovins en liberté en forêt ont un impact sur l'accroissement des rejets de chêne vert. Les croissances comparées des stations clôturées et non clôturées sont illustrées dans la Figure 32 pour les années 1993 et 1994. Les conditions de normalité et d'homogénéité des variances n'étant pas remplies, les accroissements moyens des rejets de chêne vert entre les placettes clôturées et non clôturées sont comparés grâce à une analyse de variance non paramétrique (test de Kruskal-Wallis).

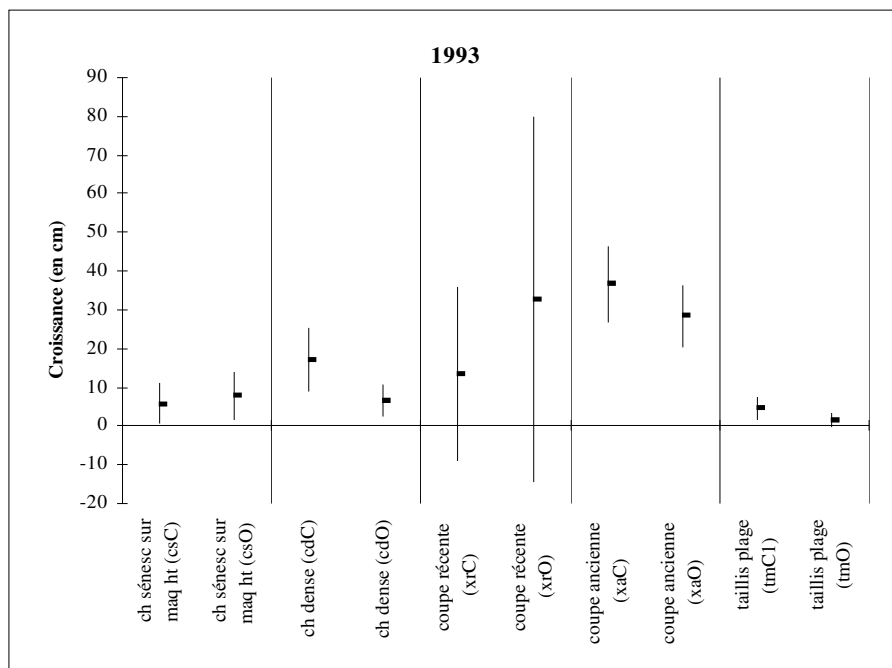
Les résultats pour l'année 1993 ($T = 1.77$, $P = 0.18$) et pour l'année 1994 ($T = 2.65$, $P = 0.10$) montrent qu'il n'y a pas de différence significative de l'accroissement moyen entre les stations clôturées (csC, cdC, xrC, xaC et tmC₁) et non clôturées (csO, cdO, xrO, xaO et tmC₁). Les animaux ont un impact aléatoire sur la croissance des rejets non protégés, contrairement à l'impact sur les jeunes plants (Cf. paragraphe 3.2.4, chapitre 2). Plusieurs hypothèses peuvent être émises pour expliquer ce résultat statistique :

⇔ Les animaux ne broutent pas la totalité des rejets issus d'une coupe. Il y a toujours quelques brins dominants qui se mettent hors de portée de la dent du bétail (les mesures sont effectuées sur les brins dominants).

⇔ Il existe peut-être aussi une richesse en tanins différente entre les rejets qui les rend peu appétents. On sait que les jeunes rejets peuvent présenter des feuilles très piquantes (grand polymorphisme foliaire).

⇔ Les rejets dans les coupes qui s'embroussaillent (notamment avec *Rubus ulmifolius*) se mettent naturellement hors d'atteinte du bétail au bout de plusieurs années. L'effet de la clôture n'est donc pas significative dans ce cas.

Dans un objectif de renouvellement d'une parcelle, l'exclos n'apparaît pas forcément nécessaire lorsque les charges animales sont faibles. Cependant, la clôture permet un gain de temps dans ce processus et elle apparaît tout à fait obligatoire lorsque les charges animales sont plus importantes. De plus, on a vu (chapitre 2) que les semis supportent mal un quelconque abroustissement. Si l'objectif de la coupe est de constituer une futaie, les rejets à eux seuls (150 tiges par hectare) ne suffisent pas. Il faut donc aussi compter sur les jeunes plants pour augmenter la densité (jusqu'à 4 000 brins par hectare - ONF 1992b).



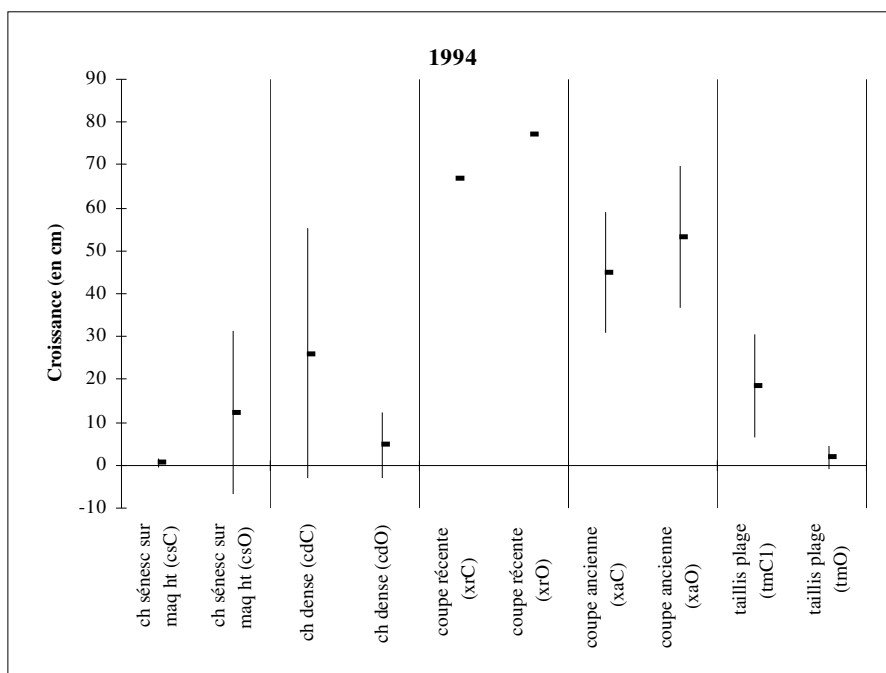


Figure 32 : Croissance moyenne (en cm) (et intervalle de confiance à 95 %) des rejets de *Quercus ilex* dans les stations clôturées (C) et non clôturées (O) pour les années 1993 et 1994

3.1.2 Accroissement moyen des rejets dans les stations

La croissance des rejets est analysée dans les stations clôturées et non clôturées.

Les accroissements entre les structures sont significativement différents, autant pour l'année 1993 que pour l'année 1994 (Tableau XXXIV). Le test de Kruskal-Wallis est suivi d'une analyse non paramétrique de comparaisons multiples afin de voir quelles stations montrent des différences (Figure 33 et Figure 34).

Tableau XXXIV : Valeurs du test de Kruskal-Wallis et probabilités qu'il existe une différence entre les accroissements moyens des rejets de *Quercus ilex* dans toutes les stations clôturées et non clôturées pour les années 1993 et 1994 (*: significatif ; **: hautement significatif ; ns : non significatif)

Stations	1993		1994	
	Test	Probabilité	Test	Probabilité
Clôturées	29.19	0.00002**	19.11	0.001**
Non clôturées	30.60	0.00007**	32.60	0.00003**

Placettes clôturées

1993

xaC *cdC* *xrC* *tmC₁* *tmC₂* *csC*

1994

xaC *xrC* *tmC₂* *cdC* *tmC₁* *csC*

Figure 33 : Résultats des tests non paramétriques de comparaisons multiples (Zar 1984), associés aux analyses de Kruskal-Wallis concernant l'effet de la structure sur l'accroissement moyen des rejets de *Quercus ilex* dans les **stations clôturées** en 1993 et en 1994

Dans les **placettes clôturées**, les accroissements moyens des rejets sont différents entre la "coupe de bois ancienne" (xaC) et les stations de "taillis du bord de mer" (tmC₁ et tmC₂) et la station de "chênes sénescents sur maquis haut" (csC) en 1993 et seulement dans cette dernière station en 1994. Les rejets des stations du bord de mer ont eu une période de latence à la levée du stress induit par leur broutage par les animaux. La réaction de croissance des rejets s'effectue une année après la mise en exclos des deux stations tmC₁ et tmC₂. Les accroissements les plus importants des rejets comme pour les semis (Cf. chapitre 2) se font dans la station de coupe de bois de quatre et cinq ans (xaC) alors que les accroissements les plus faibles des rejets se font sur l'arbre encore sur pied de la station csC. La croissance de ce type de rejets (l'arbre encore sur pied, cas csC et cdC) en comparaison avec des rejets issus de coupes, permet d'avoir une **idée de l'engagement dans la phase de sénescence et de l'avenir du brin principal de la souche**. Cette remarque doit être cependant tempérée, la croissance de la station de "chênes sénescents sur maquis haut" (csC) est relativement faible (5.7 cm en 1993 et 0.7 cm en 1994) (Figure 32) alors que la croissance dans la placette station "chênaie dense" (cdC) est beaucoup plus importante (17.1 cm en 1993 et 26.1 cm en 1994). Les rejets de la station csC mesurent en moyenne 206 cm contre 66 cm (en 1994) pour ceux de la station cdC. Cette appréciation de la phase de maturité par la croissance des rejets poussant à la base de l'arbre sur pied, ne semble valable que pour le début de la phase de sénescence.

Placettes non clôturées								
1993	<i>xaO</i>	<i>xrO</i>	<i>csO</i>	<i>cdO</i>	<i>ccrO</i>	<i>axrO</i>	<i>axaO</i>	<i>tmO</i>
1994	<i>xaO</i>	<i>xrO</i>	<i>csO</i>	<i>axrO</i>	<i>ccrO</i>	<i>tmO</i>	<i>cdO</i>	<i>axaO</i>

Figure 34 : Résultats des tests non paramétriques de comparaisons multiples (Zar 1984), associés aux analyses de Kruskal-Wallis concernant l'effet de la structure sur l'accroissement moyen des rejets de *Quercus ilex* dans les **stations non clôturées** en 1993 et en 1994

La station "coupe ancienne" (xaO) se distingue de toutes les **stations non clôturées** par l'accroissement moyen des rejets le plus important. Les animaux ne parviennent plus à atteindre aussi facilement les rejets au bout de quatre ou cinq ans après la coupe du fait (i) d'un embroussaillage très important (notamment par *Rubus ulmifolius*) et (ii) de par leur taille (plus de 2 m). Les rejets dans la coupe récente (xrO) ont eus une croissance très importante mais aussi une forte mortalité, ils mesurent près d'un mètre au bout de deux ans pour les brins dominants. Ces forts accroissements s'opposent à ceux des rejets des stations de type "chênaie claire" (axaO en 1993 et 1994, axrO en 1993) et des "taillis de bord de mer" (tmO en 1993). Dans les "chênaies claires", les rejets poussent sur l'arbre encore sur pied. La phase de sénescence est en train de s'amorcer. Dans les taillis non clôturés du bord de mer (tmO), on ne rencontre pas la même poussée de croissance en 1994 que dans les taillis disposant d'exclos (tmC₁ et tmC₂). La charge animale au bord de mer est plus importante que dans l'ensemble de la forêt domaniale et la disponibilité alimentaire de ce milieu d'arrière-plage est réduite.

3.2. Un cas particulier : quelques caractéristiques des vieilles souches

L'âge des vieux peuplements du Fango est une question restée en suspend lors de la réunion scientifique des experts en 1991 qui ont travaillé sur le programme quinquennal de "la régénération du chêne vert" dans la réserve MAB du Fango (Long 1991). Pour M. Ducrey, la majeure partie du renouvellement de la forêt de chêne vert a dû se faire *a priori* par rejets de souches, d'où la présence actuelle de futaies sur souches. Il est impossible, dans le cadre des moyens techniques actuels, de dater précisément une souche qui aurait été coupée plusieurs fois pour renouveler le taillis ou la futaie. Seul l'âge des brins peut être mesuré, à condition qu'ils soient sains (pas de pourriture au coeur comme c'est généralement le cas pour les brins les plus gros).

3.2.1 Age des brins en fonction du diamètre des souches

Quelques auteurs ont essayé de mettre en relation l'âge des arbres avec la hauteur des *Quercus ilex* L. (Miglioretti 1987b), avec les accroissements courants annuels cumulés de *Quercus afares* Pomel et *Quercus canariensis* Willd. (Messaoudene & Tessier 1991), ou avec la croissance du diamètre du tronc de *Quercus petraea* Liebl. (Lemée 1987).

En ce qui concerne l'âge des brins de *Quercus ilex* en relation avec leur diamètre, le modèle proposé est un polynôme inverse d'ordre deux, d'équation (1) :

$$(1) \quad y = 1.42 x + 7.94 \times (x)^{1/2} - 2.34$$

où "y" correspond à l'âge du brin principal et "x" au diamètre à la base du brin.

Le coefficient de détermination de cette régression multiple est $r^2 = 97.7$. Le test de la variance effectué sur cette régression multiple présente une probabilité très hautement significative ($F = 1808.95$, $P < 0.0001$). L'analyse des résidus donnée par la valeur du test de Durbin-Watson ($d = 1.88$) est proche de la valeur ($d = 2$) pour laquelle il y a indépendance des erreurs. Ce coefficient varie de zéro (corrélation positive entre les résidus) à quatre (corrélation négative entre les résidus) (Tranchefort 1974).

La courbe de ce polynôme est représentée Figure 35. Le Tableau XXXV donne les valeurs estimées de l'âge des brins suivant leur diamètre à la base.

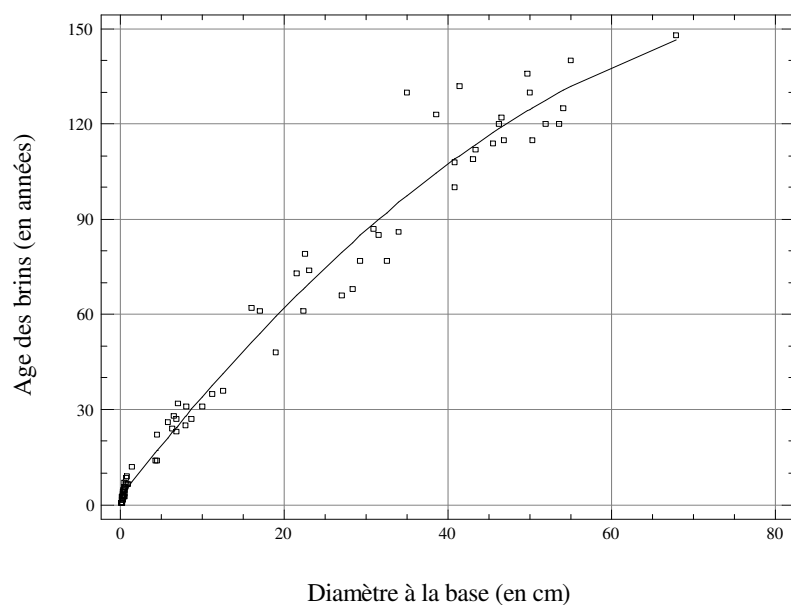


Figure 35 : Age des brins de *Quercus ilex* en fonction de leur diamètre à la base. Modèle polynomial inverse d'ordre deux d'équation : $y = 1.42 x + 7.94 x^{1/2} - 2.34$, $r^2 = 97.7$, $p < 0.0001$

Tableau XXXV : Estimation de l'âge des brins de *Quercus ilex* suivant leur diamètre à la base (modèle polynomial)

Diamètre (cm)	10	15	20	25	30	35	40
Age estimé (années)	37.0	49.7	61.6	72.9	83.7	94.3	104.7
Diamètre (cm)	45	50	55	60	65	70	
Age estimé (années)	114.8	124.8	134.7	144.4	154.0	163.5	

La régression linéaire effectuée (Figure 36) entre l'âge observé et l'âge estimé d'équation (2) :

$$(2) \quad y = x + 0.000005$$

présente un coefficient de détermination $R^2 = 97.7$. Les valeurs prédites sont donc tout à fait acceptables dans l'intervalle de nos mesures, c'est-à-dire jusqu'à 160 ans (analyse de variance : $F = 3661.4$, $P < 0.0001$).

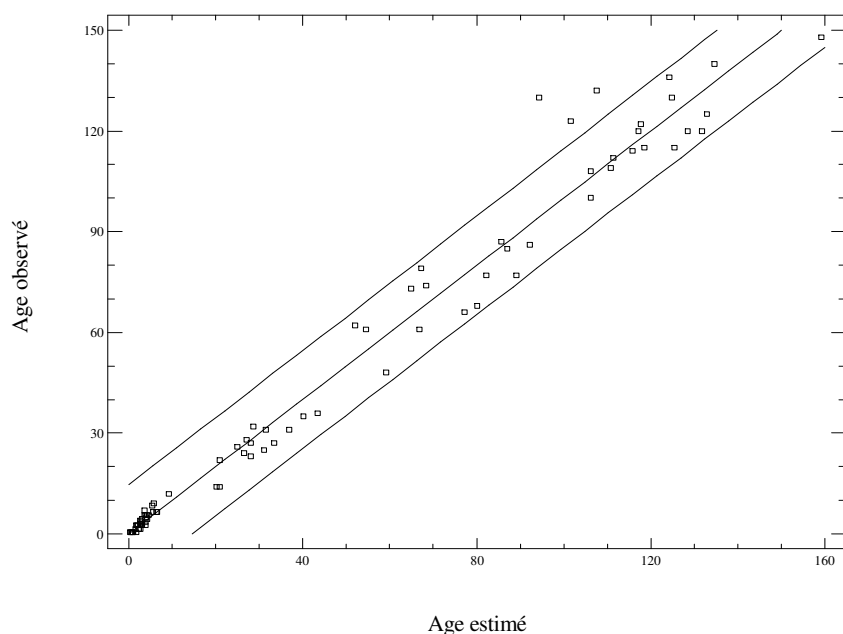


Figure 36 : Régression linéaire entre l'âge observé et l'âge estimé du modèle polynômial inverse d'ordre deux (et intervalle des valeurs prédites à 95 %) d'équation : $y = 0.000005 + x$, $r^2 = 97.7$, $p < 0.0001$

3.2.2 Accroissement sur la circonférence et accroissement radial

Les âges estimés à partir de l'équation du polynôme pour les diamètres mesurés (Cf. 0) permettent de calculer l'épaisseur moyenne des cernes (en mm) ainsi que l'accroissement moyen annuel (en mm) sur la circonférence (Tableau XXXVI). Ces résultats sont comparables à ceux de Lemée (1987) qui travaille sur les populations de chênes (*Quercus petraea* Liebl.) dans la forêt de Fontainebleau et pour lesquels l'accroissement moyen annuel du bois sur le rayon est de 1.59 mm, soit 1 cm sur la circonférence.

Tableau XXXVI : Epaisseur moyenne des cernes de *Quercus ilex* suivant leur diamètre à la base et accroissement moyen annuel sur la circonférence

Diamètre (cm)	10	20	30	40	50	60	70
Ep. moy des cernes (mm) sur le rayon	1.35	1.61	1.78	1.90	2.00	2.08	2.13
Acc. moy. annuel sur la circonférence (mm)	8.5	10.1	11.1	12.0	12.5	13.1	13.4

L'accroissement en circonférence de la futaie de chêne vert au Maroc est en moyenne de 0.9 à 1 cm par an en sol superficiel, et atteint 2 cm à 30 ans, en terrain assez riche (Boudy 1952). Nos valeurs sont plus faibles avec un accroissement moyen annuel en circonférence allant de 0.85 cm pour des arbres de 37 ans à 1.35 cm pour des arbres de 164 ans. Ces données sont difficiles à comparer avec celles d'Afrique du Nord car Boudy (1952) donne peu d'informations stationnelles (pas de données sur la densité, la surface terrière du peuplement, les caractéristiques des sols). Les précipitations annuelles sont comprises entre 700 et 1200 mm, et sont donc supérieures à celles du Fango (750 mm à Pirió).

Dans le Midi de la France (région de Montpellier), Carton-Son *et al.* (1992) trouvent un accroissement radial compris entre 0.4 et 0.8 mm dans des taillis de chênes verts d’une quarantaine d’années sur substrat calcaire. Les précipitations annuelles moyennes sont de 935 mm, avec des écarts allant de 415 mm à 1 800 mm pendant les années de mesure.

Nous arrivons à la même remarque que Carton-Son *et al.* (1992), qui observent que les plus grands rejets ont un accroissement supérieur aux plus petits (Tableau XXXVI). Ils expliquent ce phénomène par le fait que les plus grands rejets qui ont plus accès à la lumière, ont une croissance plus rapide. D’après ces mêmes auteurs, la croissance radiale du chêne vert est diminuée en fonction des ressources du milieu, essentiellement les manques d’eau (en période estivale) et de nutriments dans le sol.

En comparaison avec leurs résultats, les accroissements radiaux de la forêt du Fango sont relativement plus importants (de 1.35 à 2.13 mm pour des arbres d’un diamètre allant respectivement de 10 à 70 cm). Thibaut (comm. pers.), spécialiste du bois, pense que le chêne vert en Corse est très différent du chêne vert issu des taillis du Midi méditerranéen. Ces différences pourraient s’exprimer par une croissance radiale plus importante et plus régulière, et un fût relativement droit sur une certaine hauteur. D’ailleurs, une valorisation autre que le bois de chauffage est à l’étude actuellement pour le chêne vert corse (Mela 1995) ; le **déroulage** et le **tranchage** notamment, pourraient être envisageables (Thibaut, comm. pers.). Marchal (1989) estime que le déroulage surtout est techniquement tout à fait possible sur des billons relativement courts (de 1 à 2 m). Cet auteur ajoute que « les traneheuses ou dérouleuses seront de faible envergure mais la reconstitution par contre-collage permettra la production d’un matériau de la taille désirée, stable, purgé de gros défauts et facilement traité et amélioré ». Si ce projet, en cours d’étude depuis plusieurs années aboutissait, un intérêt très différent serait porté aux futaies de chênes verts et aux maquis boisés de l’île.

3.2.3 Etat sanitaire des vieilles souches

Les coupes de bois montrent qu'un grand nombre de souches présentent un état de pourrissement plus ou moins important. Il n'y a pas de souches au-delà de 70 cm environ de diamètre qui ne soient atteintes (Cf. 3.2.1). Le pourrissement touche d'abord le coeur de la souche (duramen) pour s'étendre vers la périphérie jusqu'à sa mort totale (incapacité à fournir des rejets après la coupe).

La régression linéaire effectuée entre le diamètre des souches et leur diamètre de pourrissement (Figure 37) montre qu'il existe une corrélation positive significative ($F_{1990} = 33.02$, $P_{1990} < 0.0001$ et $F_{1992} = 4.85$, $P_{1992} < 0.05$) entre ces deux paramètres dans les coupes rases de 1990 et de 1992.

Cette corrélation positive sous-entend que plus les souches sont vieilles, plus leur degré de pourrissement est important (dans la mesure où celles-ci sont atteintes). La différence du seuil de significativité des corrélations entre la coupe de 1990 et celle de 1992 peut s'expliquer par le fait qu'il y a une évolution du diamètre de pourrissement une fois l'arbre coupé. Ce constat est renforcé si l'on regarde les pourcentages de souches atteintes par le pourrissement dans les deux coupes suivant la classe de diamètre des souches (Tableau XXXVII).

Tableau XXXVII : Pourcentage des souches de *Quercus ilex* atteintes par un pourrissement suivant leur classe de diamètre (en cm) pour les coupes de 1990 et de 1992

Classes de diamètre	30-40	40-50	50-60	60-70	70-80	80-90
---------------------	-------	-------	-------	-------	-------	-------

Coupe 1990	-	50 %	75 %	43 %	63 %	100 %
Coupe 1992	11 %	40 %	25 %	33 %	67 %	50 %

La question maintenant est de savoir si les vieilles souches de *Quercus ilex* présentent suffisamment de vitalité pour fournir des rejets et, dans le cas du pourrissement de la souche, si ce degré d'atteinte a une influence sur sa capacité à fournir des rejets.

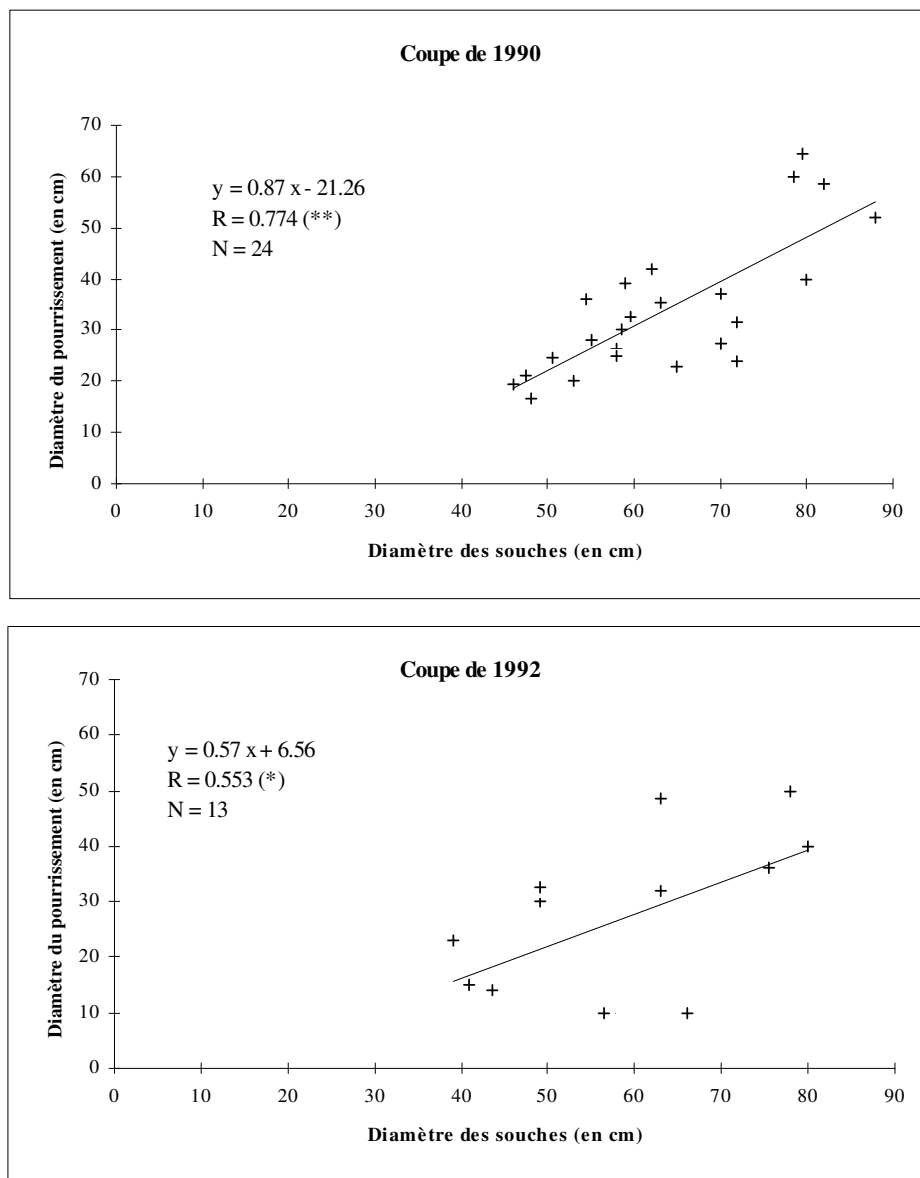


Figure 37 : Représentation graphique des régressions linéaires du diamètre du pourrissement en fonction du diamètre des souches de *Quercus ilex* (uniquement les souches atteintes) dans les coupes rases de 1990 et de 1992 (* : significatif ; ** : hautement significatif)

3.2.4 Vitalité des vieilles souches

L'étude du comportement des vieilles souches de *Quercus ilex* à rejeter après la coupe permet de compléter nos connaissances sur les potentialités de renouvellement d'une vieille forêt. Le débat est assez récent sur la gestion des taillis de chêne vert (Boisserie 1990) et en particulier sur la question de savoir si les souches de la futaie (conversion à partir du taillis) sont encore capables de rejeter après la coupe. Ducrey (1988b) se pose la question de savoir quelle est la faculté régénérative des souches très âgées, et en particulier, le nombre de rejets et la vigueur de ces rejets. Morandini (1981) parle du caractère très marqué qui "continu jusqu'à un âge très avancé (de l'ordre de 200 ans)" de ce pouvoir de régénération agamique par rejets de souche de *Quercus ilex*. Carton-Son *et al.* (1992) se demandent si les faibles accroissements radiaux des rejets issus des coupes ne peuvent pas s'expliquer par une sénescence des souches.

Dans les deux coupes étudiées, il y a environ deux tiers des souches qui rejettent plus de 50 tiges (Tableau XXXVIII).

Tableau XXXVIII : Pourcentage de souches de vieux *Quercus ilex* capables ou non de fournir des rejets pour les deux coupes rases étudiées (n : nombre d'échantillons)

Souches	Coupe de 1990 (n : 41)	Coupe de 1992 (n : 38)
ne rejettent plus	15 %	5 %
rejettent moins de 50 tiges	18 %	30 %
rejettent plus de 50 tiges	67 %	65 %

Parmi les souches qui rejettent plus de 50 tiges, il n'y a pas de corrélation significative entre leur diamètre et le nombre de rejets ($F_{1990} = 0.19$, $P_{1990} > 0.05$ et $F_{1992} = 4.17$, $P_{1992} > 0.05$) (Figure 38).

La **vitalité** des souches que l'on peut apprécier par le nombre de rejets émis, semble indépendante de leur diamètre (compris entre 30 et 82 cm), et donc de leur âge (âges estimés correspondants de 84 à 186 ans suivant l'équation du paragraphe 3.2.1). Certaines souches rejettent plus de 500 rejets la première année (coupe de 1992) (Figure 38). Au bout de deux ans, la sélection naturelle permet d'observer encore jusqu'à 300 rejets par souche. Cette diminution du nombre de rejets avec le temps est bien illustrée dans les travaux de Ducrey *et al.* (1987), Ducrey (1988a et b), Ducrey & Boisserie (1991), Ducrey (1992), Ducrey & Toth (1992).

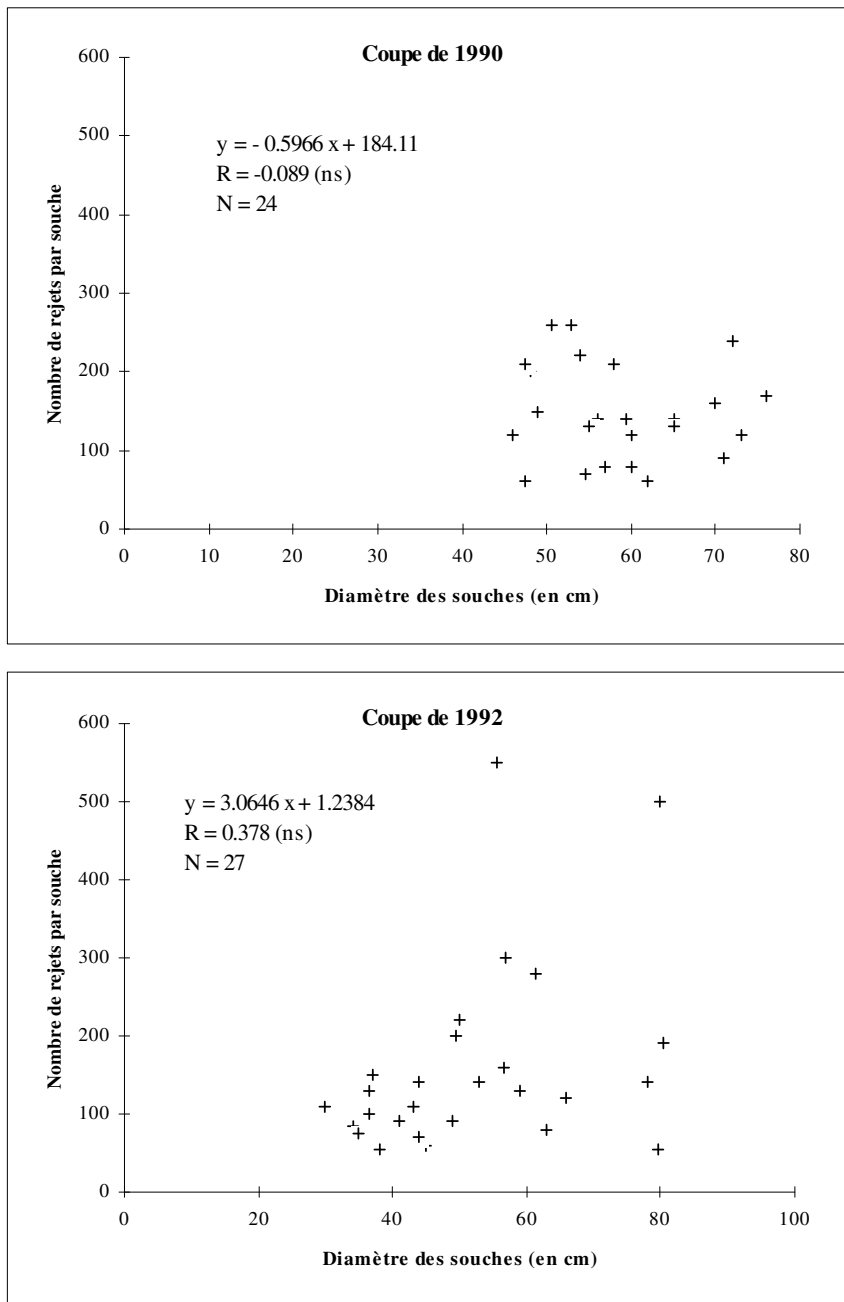


Figure 38 : Représentation graphique des régressions linéaires du nombre de rejets par souche en fonction du diamètre des souches de *Quercus ilex* (souches qui rejettent plus de 50 tiges) dans les coupes rases de 1990 et de 1992 (ns : non significatif)

La Figure 39 montre qu'il existe une corrélation négative ($R = -0.50$) hautement significative ($F_{1990} = 6.85$, $P_{1990} = 0.01$) entre le nombre de rejets par souche et le pourcentage de l'atteinte du pourrissement dans la coupe de 1990. Cette corrélation ($R = -0.59$) n'est significative qu'à 10 % pour la coupe de 1992 ($F_{1992} = 3.72$,

$P_{1992} = 0.09$) même en enlevant un point aberrant correspondant à une souche de 80 cm de diamètre, atteinte à 50 % et qui rejette 500 tiges. Ce dernier résultat statistique peut s'expliquer (i) par le faible nombre d'échantillons ($n = 9$), et/ou (ii) par le fait que le pourrissement qui augmente les années après la coupe, a une incidence sur la capacité des souches à fournir des rejets.

Les vieilles souches de *Quercus ilex* coupées à ras qui présentent un certain degré de pourrissement, fournissent de moins en moins de rejets dans le temps car le pourrissement s'accroît.

4. CONCLUSION

L'objectif de ce chapitre était de mieux appréhender la capacité des souches de *Quercus ilex* à se renouveler.

Les résultats ont montré que dans les stations, les rejets issus des coupes anciennes présentaient les accroissements les plus importants et qu'ils souffraient moins que les semis du broutage par les bovins car il y avait toujours un brin dominant qui se mettait hors d'atteinte des animaux (dans le cas d'une charge animale faible). A l'opposé, dans les taillis du bord de mer non clôturés, le renouvellement est beaucoup plus aléatoire du fait essentiellement d'une charge animale plus importante. Il y a donc un compromis à trouver en matière de gestion lorsque l'on souhaite renouveler l'écosystème chêne vert (système d'exclos si la charge animale est trop importante).

L'étude particulière des vieilles souches de *Quercus ilex* dans les coupes de bois a permis d'établir une relation entre l'âge des brins et leur diamètre. Il n'y a pas de souches saines au-delà d'un diamètre à la base de 70 cm, qui correspond à un âge de 163.5 ans. Les accroissements radiaux des chênes vert sur colluvions de la forêt du Fango sont relativement importants (jusqu'à un peu plus de 2 mm pour des arbres de 70 cm de diamètre), ce qui permettrait d'envisager dans certains cas (rectitude du fût par exemple), une valorisation plus noble que celle du bois de chauffage.

Concernant la capacité des vieilles souches à fournir des rejets, les souches (d'un diamètre allant jusqu'à 70 cm) ne perdent pas cette faculté (elles peuvent fournir jusqu'à 500 rejets la première année de coupe). Cependant, il y a 30 % des souches qui ne rejettent plus ou peu (moins de 50 rejets) et qui sont amenées à disparaître. De plus, le degré de pourrissement des souches a une incidence sur leur capacité à fournir des rejets. En matière de gestion, il sera important d'intervenir avant que les souches ne soient trop âgées si le but est de renouveler l'écosystème.

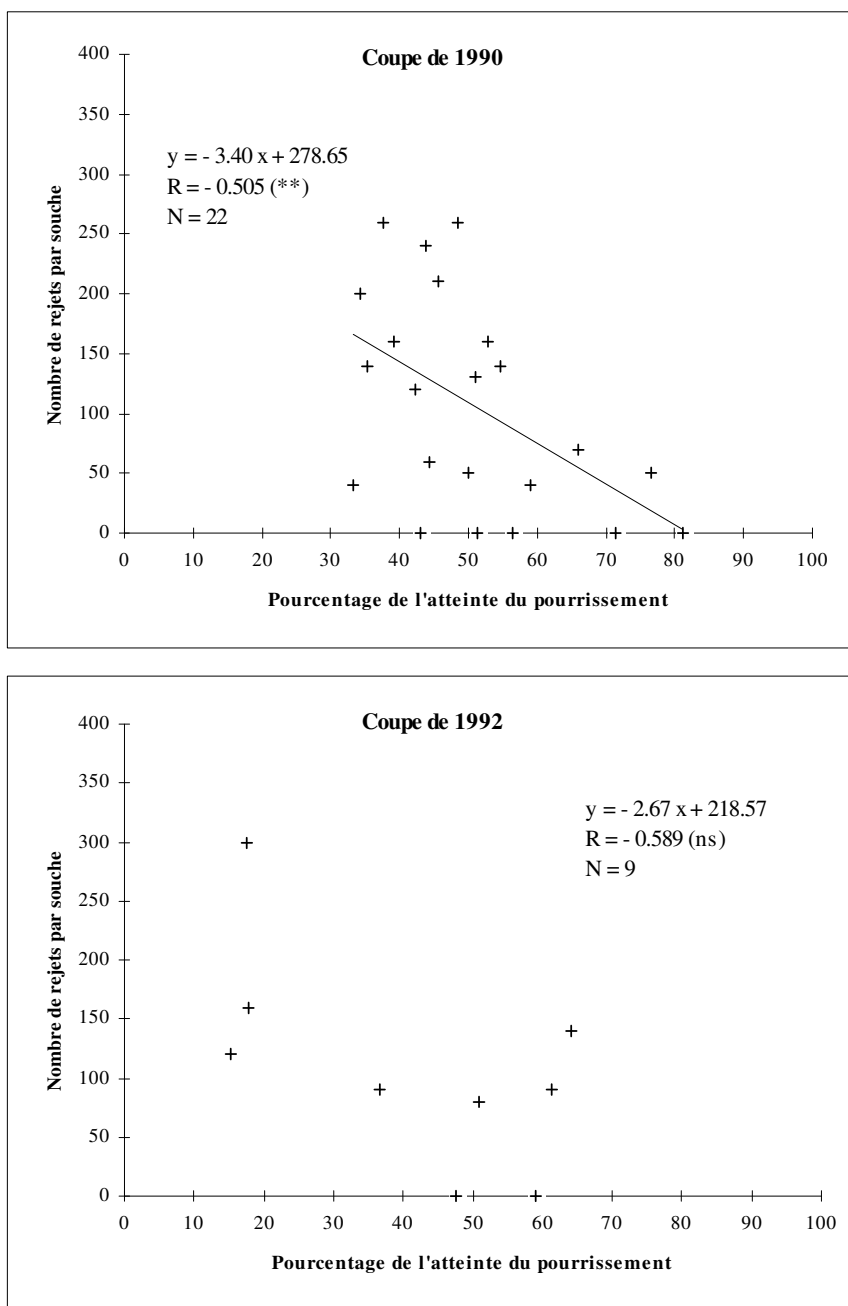


Figure 39 : Représentation graphique des régressions linéaires du nombre de rejets par souche en fonction du pourcentage de l'atteinte du pourrissement des souches de *Quercus ilex* (uniquement les souches atteintes) dans les coupes rases de 1990 et de 1992 (ns : non significatif ; ** : hautement significatif)

CHAPITRE 4 : COMPARAISON DES CROISSANCES

1. INTRODUCTION

Les études menées jusqu'à présent sur la compétition d'espèces forestières avec le chêne vert ont porté sur des essences comme le chêne blanc (Vuillemin 1982, Bran *et al.* 1990) ou le châtaignier (Gonzalvez 1993, Bacilieri *et al.* 1993, 1994). Il est vrai que la chênaie pubescente est considérée comme climacique dans le Midi de la France (Bran *et al.* 1990), où le chêne vert aurait été favorisé par l'Homme aux dépens du chêne blanc, du fait des coupes et des incendies. *Quercus ilex* est avantagé dans ces conditions de perturbations intenses et répétées (modèle de résistance - Barbéro *et al.* 1990a) par rapport à *Quercus pubescens* (modèle de stabilisation - Barbéro *et al.* 1990). De plus, il se renouvelle plus facilement dans des conditions de surpâturage (feuillage sclérophylle moins brouté que le feuillage caducifolié).

Dans la yeuseraie du Fango, cette compétition entre le chêne vert et le chêne blanc n'existe pas actuellement (ou n'existe plus). *Quercus pubescens* a quasiment disparu depuis la fin du Subatlantique vers 4 500 BP (Reille 1988a). Il ne reste que quelques individus en limite haute de leur étage (Gamisans 1975).

D'autres espèces forestières côtoient le chêne vert. Le frêne à fleurs (*Fraxinus ornus*) est en pleine remontée biologique et sa présence correspond à la phase de maturité de la chênaie verte. Il caractérise la sous-association phytosociologique du *Quercetum ilicis galloprovinciale ornetosum* (Allier & Lacoste 1980) Gamisans 1988 (Gamisans 1991). Le pin maritime et le pin laricio peuvent se retrouver dans l'étage dominant de la yeuseraie (Panaïotis 1994), mais ce cas est relativement peu fréquent.

Les espèces les plus susceptibles d'entrer en compétition avec le chêne vert, en particulier dans la phase de régénération, sont les essences du maquis (Frontier & Pichod-Viale 1993). Mêmes si quelques-unes d'entre elles peuvent présenter un caractère forestier, notamment *Erica arborea* (Reille 1988a), *Arbutus unedo* et *Phillyrea latifolia* (Panaïotis 1994), leurs capacités de croissance face au chêne vert les subordonnent en sous-étage.

Concernant *Quercus ilex* uniquement, les deux modes de régénération (et de renouvellement) peuvent certainement entrer en concurrence.

1.1.Objectifs

Dans ce chapitre, il s'agit d'estimer par quel mode le chêne vert est le plus susceptible de se régénérer (ou de se renouveler). L'étude comparée des croissances entre les différentes essences du maquis et les jeunes plants et rejets de chêne vert a pour but d'apprécier la capacité du chêne vert à réagir face à la compétition de quelques espèces caractéristiques du maquis haut.

2. METHODES

2.1. Echantillonnage

L'échantillonnage est réalisé dans les mêmes stations que pour l'étude de la germination ou de la croissance des jeunes plants et des rejets de chêne vert. Les caractéristiques stationnelles sont résumées au paragraphe 2.3 (chapitre 1). Les essences du maquis mesurées sont :

- ⇔ *Arbutus unedo*
- ⇔ *Erica arborea*
- ⇔ *Phillyrea latifolia*
- ⇔ *Juniperus oxycedrus*
- ⇔ *Pistacia lentiscus*

2.2. Mesures

✂ Croissance en longueur des semis et des rejets

Les résultats de mesure des jeunes plants et des rejets sont réunis dans les paragraphes 2.2 (chapitre 2) et 2.3 (chapitre 3).

✂ Croissance en longueur des espèces du maquis

Devant le dispositif assez lourd imposé par les mesures de croissance des semis et rejets de chêne vert, seulement trois plants par station et par espèce sont mesurés. La mesure est effectuée de manière identique à celle réalisée sur les jeunes plants de chênes verts. Les résultats donnent des valeurs qui permettent d'avoir une idée de la croissance des différentes espèces.

2.3. Traitement des données

Il n'y a pas de traitement statistique des données car le nombre d'échantillons dans chaque station est trop réduit. Les différentes croissances sont simplement comparées à partir des moyennes en 1993 et en 1994.

3. RESULTATS - DISCUSSION

3.1. Comparaison de la croissance entre les semis et les rejets

L'étude comparée des accroissements moyens des jeunes plants et des rejets de *Quercus ilex* dans les stations (Figure 40) donne une appréciation du mode de multiplication le plus susceptible de régénérer ou de renouveler « l'écosystème chêne vert ».

D'une manière générale, les semis ont une croissance moins rapide que les rejets issus de coupes, comme ceux issus de l'arbre sur pied. Cette différence est à attribuer essentiellement au développement du système racinaire. Les jeunes plants ont à s'investir dans la prospection du sol pour l'eau et pour les éléments minéraux. Les rejets bénéficient quant à eux de tout un système racinaire déjà en place avec, en plus dans le cas des coupes, un très fort déséquilibre entre la partie aérienne et la partie souterraine. Ce déficit aérien se traduit par une production de nombreux rejets et un fort accroissement de ceux-ci pendant les premières années.

⇔ Dans les stations où les rejets sont issus de la base de l'arbre encore sur pied (csC, csO, cdC et cdO), la croissance des rejets n'est pas toujours supérieure à celle des semis. La comparaison des deux modes de régénération est difficile dans ce cas, car les rejets sont plus des indicateurs de sénescence des arbres (Cf. 3.1.2, chapitre 3) que des brins ayant un avenir dans le renouvellement de l'arbre.

⇔ Quand il y a eu coupe rase (stations xrC, xrO, xaC et xaO), la croissance des rejets est très importante (jusqu'à 70 cm par an) pour certains individus dès la première année (xrC et xrO en 1993), et continue à être forte les années suivantes (xrC et xrO en 1994, xaC et xaO). Parallèlement, l'accroissement des jeunes plants de chêne vert est lui aussi tout à fait conséquent, en particulier après trois années de coupe (xaC et xaO). La mise en pleine lumière due à la coupe rase, accélère la minéralisation de la matière organique (Seigue 1985, Floret *et al.* 1992), et donc sa disponibilité pour les semis et les rejets. Dans de bonnes conditions hydriques (sécheresse estivale peu marquée, 1994) et à l'abri de la dent du bétail (dispositif d'exclos), les jeunes plants ont une croissance annuelle moyenne d'environ 30 cm. Il y a donc **entrée en compétition** entre les deux modes de régénération, **favorable** certes aux **rejets**, mais où les **jeunes plants** ont **potentiellement** la possibilité de devenir des **arbres d'avenir**.

⇔ Dans le cas des taillis de chênes verts du bord de mer (stations tmC₁ et tmC₂), la mise en exclosure de ces formations enlève le stress d'abrouissement subi en particulier par les rejets (les semis sont pour la plupart protégés par *Ruscus aculeatus* ou se trouvent à l'intérieur des fourrés à *Pistacia lentiscus*). Quelques rejets émergent de ces formations "en boules" de *Quercus ilex*, dont la croissance moyenne annuelle peut atteindre 18 cm (tmC₁ en 1994). Ces rejets semblent être en mesure de réitérer le système. D'après de nombreux auteurs (Boudy 1952, Morandini 1981, Lobréaux 1987, Ducrey 1988b, 1992), le rôle des jeunes plants de chênes verts (issus de semis) dans la **régénération naturelle des taillis** est pratiquement inexistant. Leur accroissement annuel moyen est variable suivant les années et les stations. Il reste assez faible et les jeunes plants **ne semblent pas en mesure de permettre l'extension du taillis** car les contraintes stationnelles sont extrêmement fortes (Cf. 3.2.3, chapitre 1).

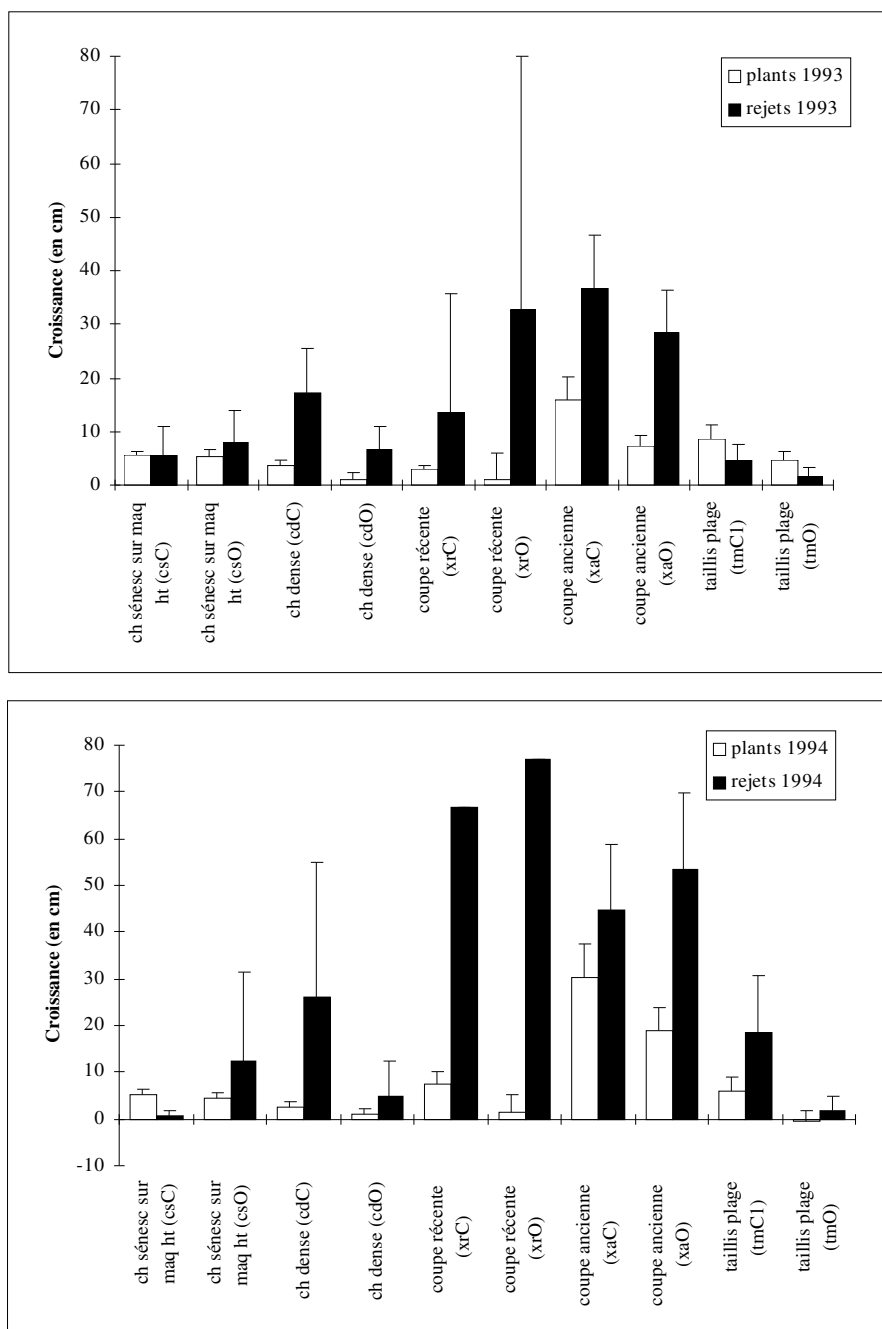


Figure 40 : Comparaison de la croissance moyenne (et intervalle de confiance à 95 %) des jeunes plants et des rejets de *Quercus ilex* dans les stations en 1993 et en 1994

3.2. Compétition entre les espèces dans les stations

L'étude de la croissance des différentes espèces du maquis avec celle des semis et des rejets de chêne vert, fournit des éléments de comparaison pour estimer la compétition que ces essences se livrent entre elles dans les différentes structures disposant d'exclos (Figure 41 et Figure 42).

⇔ Dans la station "chêne sénescant sur maquis haut" (csC), *Arbutus unedo* a une meilleure croissance qu'*Erica arborea* qui a une croissance nettement supérieure à celle de *Phillyrea latifolia*. C'est dans cette structure que le filaria à larges feuilles a le plus faible accroissement. Il est possible que cette espèce (i) entre en compétition racinaire avec l'arbousier et la bruyère arborescente dans le maquis haut et qu'elle soit défavorisée et/ou (ii) qu'elle présente un caractère sciaphile, car elle côtoie le plus longtemps le chêne vert (Panaïotis *et al.* 1995). Le filaria pourrait attendre que la bruyère arborescente et l'arbousier se développent complètement (hauteurs maximales respectivement de 7 et 8 m), pour ensuite les dominer (hauteur maximale de 10 m - Panaïotis 1994 -). Les semis de chêne vert ont une croissance environ deux fois moindre que la bruyère arborescente et l'arbousier. Ces jeunes plants, dominés par le maquis haut, ne semblent pas avoir d'avenir en l'état (pas d'ouverture du milieu).

⇔ Dans la station "chênaie dense" (cdC), la bruyère arborescente supporte mal les conditions limitantes de luminosité. Chez les individus âgés "non sénescants", l'accroissement des brins est très faible (Mesléard 1988). Le filaria à larges feuilles a une croissance comparable à celle de l'arbousier. Dans ces conditions de lumière limitante, il est capable d'entrer en compétition avec l'arbousier pour finalement le dominer par la suite. Les semis de chêne vert ont une croissance très faible due, principalement, au peu de lumière qui leur parvient. Les rejets à la base des arbres encore sur pied ont un accroissement relativement important qui annonce la sénescence des chênes verts.

⇔ L'ouverture directe suite à une coupe rase (station xrC), ne semble pas produire d'effet positif immédiat sur l'accroissement des différentes espèces. Un certain stress est induit par cette perturbation intense (Cf. 3.2.5, chapitre 2), c'est seulement au bout de la deuxième année que les essences réagissent à l'apport lumineux. *Erica arborea* réagit le plus à l'ouverture, c'est l'espèce de lumière par excellence. C'est une espèce pionnière dans la succession après perturbation (Mesléard 1988). *Arbutus unedo* a une croissance plus lente au début de la reconstitution mais possède un potentiel de croissance légèrement supérieur à celui de la bruyère. Le maquis est un système dynamique au sein duquel les rapports entre la bruyère arborescente et l'arbousier évoluent le plus souvent au profit du second (Mesléard 1988, Mesléard & Lepart 1991). *Phillyrea latifolia* dans cette dynamique, semble adopter une stratégie d'espèce sciaphile, nécessitant un certain niveau de fermeture du milieu, pour croître de façon significative (stratégie de croissance lente - Paraskevopoulos *et al.* 1994 -). C'est donc dans les coupes de trois et quatre ans (station xaC en 1993 et en 1994) que sa croissance rejoint, et même dépasse parfois, celle des deux autres essences caractéristiques du maquis haut. Les accroissements des jeunes plants de *Quercus ilex* et des rejets sont les plus importants dans ces coupes anciennes.

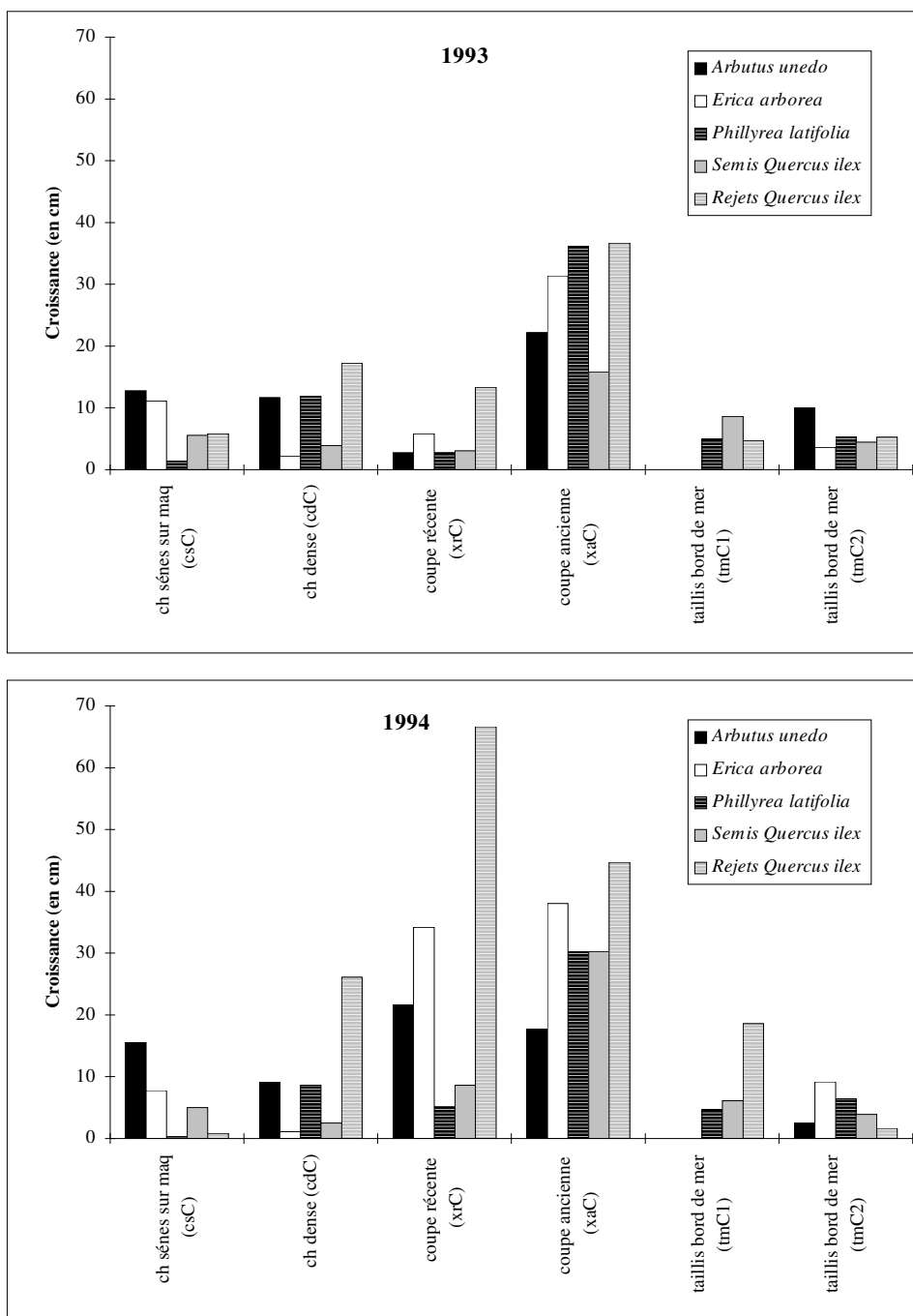


Figure 41 : Croissance moyenne d'*Arbutus unedo*, d'*Erica arborea*, de *Phillyrea latifolia* et de *Quercus ilex* (semis et rejets) dans les placettes clôturées en 1993 et en 1994

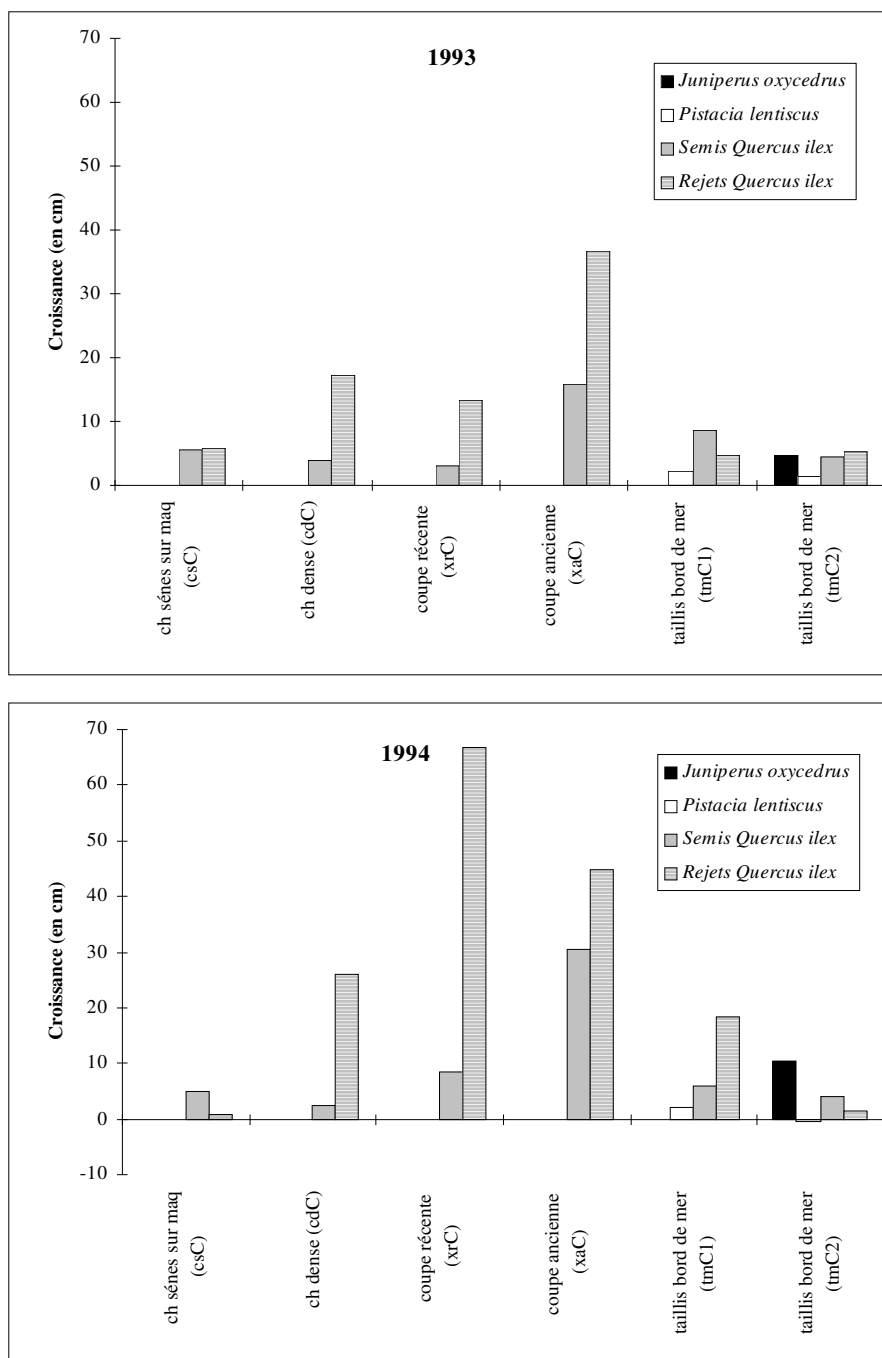


Figure 42 : Croissance moyenne de *Juniperus oxycedrus*, de *Pistacia lentiscus* et de *Quercus ilex* (semis et rejets) dans les placettes clôturées en 1993 et en 1994

⇔ Dans les "taillis du bord de mer" (stations tmC₁ et tmC₂), toutes les espèces sont soumises aux contraintes spécifiques de ce milieu (Cf. 3.2.3, chapitre 1). En particulier, l'effet des embruns marins qui brûlent

les feuilles des végétaux et ont donc une incidence néfaste sur leur croissance. Ce phénomène, par exemple, peut expliquer le taux d'accroissement négatif de *Pistacia lentiscus* en 1994. Pour de Lillis & Fontanella (1992), cette espèce comme d'autres (*Phillyrea media*, *Arbutus unedo*, *Ruscus aculeatus*) supposées tolérantes à la sécheresse, limite son activité de croissance à une brève période avant que la sécheresse ne s'intensifie. Le fait que *Juniperus oxycedrus* ait une bonne croissance, comparable aux autres essences du maquis, peut être dû à la position des individus en arrière du fourré littoral et du taillis de chênes verts. Ce rôle de protection végétale n'est pas négligeable, en particulier pour les semis. Les rejets de *Quercus ilex* dans cette station ont une croissance variable (Cf. 3.1.1, chapitre 3).

4. CONCLUSION

L'objectif de ce chapitre était de comparer les capacités de croissance du chêne vert suivant ses deux modes principaux de régénération (avec le renouvellement) face à la compétition.

Les résultats ont montré que dans les coupes récentes ou anciennes, les rejets de chêne vert présentaient les accroissements les plus importants face aux semis ou aux autres essences du maquis (qui sont aussi des rejets). C'est donc le renouvellement qui prédomine dans le processus de reconstitution des chênes verts, même en compétition avec le maquis haut.

Si l'on ne considère que les jeunes plants de chêne vert dans les coupes, face à la compétition des rejets des autres espèces, ils ont une croissance moindre les premières années, mais au bout de trois ans, ils ont une croissance tout à fait comparable et parfois même, supérieure. Les jeunes plants de *Quercus ilex* sont donc potentiellement capables de régénérer l'écosystème chêne vert après une coupe rase. Dans une situation de compétition pour la lumière, les jeunes plants sont « gainés » et présenteront des fûts droits.

Dans les chênaies denses et claires, les jeunes plants de *Quercus ilex* ont une croissance très faible. Ils sont cantonnés dans un rôle d'attente de conditions favorables à leur développement. Au bord de mer, dans les taillis de chênes verts, toutes les espèces sont soumises à des contraintes environnementales très difficiles qui limitent leur développement. Seuls les rejets de chêne vert semblent en mesure de renouveler une partie de cet écosystème.

CONCLUSION : CAPACITE DE REGENERATION ET DE RENOUVELLEMENT DU CHENE VERT

Cette première partie, consacrée spécifiquement à l'étude biologique du chêne vert, a permis de mettre en évidence ses capacités de régénération et de renouvellement dans différentes structures, et de mieux cerner les principaux facteurs biotiques et abiotiques qui pouvaient bloquer (ou aider) son développement à différents stades.

Concernant la régénération à partir des glands, on a pu constater que leur prédation par les rongeurs pouvait être très importante. L'écosystème forestier fonctionne par cycles avec des années à forte glandée. Dès lors, la prédation par les animaux ne peut pas empêcher la régénération devant l'énorme disponibilité alimentaire. Le rôle des oiseaux (en particulier des geais) est fondamental dans la dissémination des graines de *Quercus ilex*, et donc dans la capacité d'extension de la yeuseraie.

Au stade de la germination, nous n'avons pas mis en évidence de phénomènes de blocages qui pourraient relever de l'auto-allélopathie, comme cela a été montré dans le Midi de la France sur substrat calcaire (Bran *et al.* 1990, Li & Romane 1994). Les succès des taux de levée et de survie des semis dépendent principalement de la quantité des pluies printanières et estivales. Lorsque la sécheresse estivale n'est pas trop marquée, aucune plantule ne meurt dans sa première année indépendamment d'autres facteurs limitants. Par contre, lorsque les pluies estivales sont plus faibles, l'insuffisance de luminosité devient une seconde cause de mortalité des plantules. Les caractéristiques édaphiques ont une incidence sur la mortalité des plantules, surtout au niveau de la capacité de rétention en eau du sol. La capacité de régénération, à ce stade, est relativement importante et dépend peu des caractéristiques stationnelles, à l'exception des taillis de chênes verts du bord de mer, où les conditions nécessaires à l'établissement des semis ne sont pas remplies (mauvaise capacité de rétention en eau du sol et précipitations souvent insuffisantes).

Par la suite, la croissance des plantules au cours de la première année continue à dépendre essentiellement des précipitations printanières. C'est vraiment à partir de leur deuxième année, que les plantules montrent des différences d'accroissement dues aux facteurs stationnels. Ces différences sont renforcées pour les jeunes plants. D'une manière générale, ceux-ci sont broutés par les bovins en divagation dans l'ensemble de la vallée. Cette prédation ne bloque cependant pas le processus de régénération car les charges animales sont relativement faibles.

L'accroissement des jeunes plants de *Quercus ilex* est lié à plusieurs facteurs abiotiques. Les plus petits plants continuent à être sensibles à la quantité de précipitations printanières. Dans des conditions de stress hydrique, leur croissance est faible. Certains peuvent sécher complètement, en particulier sur les sols les plus drainants. La profondeur de sol permet de tamponner ces variations hydriques. Ce sont les plus grands plants qui ont les croissances les plus importantes. Le pourcentage du rayonnement global devient un facteur important lorsque les conditions hydriques ne sont pas limitantes. Les meilleurs accroissements s'effectuent dans une situation de compétition pour la lumière, notamment avec les essences du maquis.

Les capacités de régénération de l'écosystème chêne vert sont évidemment plus importantes dans les coupes forestières. Aux premiers stades, que ce soit la germination, la croissance des plantules ou la croissance des jeunes plants de chêne vert, le rajeunissement de l'écosystème permet de réunir toutes les conditions nécessaires à la régénération. Les jeunes plants de chêne vert semblent potentiellement capables de réitérer le système et même de constituer une jeune futaie dense. Le plus souvent, dans la forêt domaniale, les coupes sont réalisées dans de vieilles futaies claires sur maquis. Dans ces conditions de rajeunissement, les rejets sont les plus performants au moins durant les quatre à cinq premières années de croissance. Cependant, environ un tiers des vieilles souches de *Quercus ilex* ne sont plus en mesure de fournir des rejets. Il faut donc compter sur les brins de franc-pied pour la reconstitution de la forêt.

Ce cas est d'autant plus significatif que l'analyse des vieilles souches a montré un pourrissement systématique de toutes les souches de plus de 70 cm de diamètre à la base. Même si ce mauvais état sanitaire n'empêche pas les

deux-tiers des souches de rejeter, on peut se demander dans quelle mesure ces rejets seront viables et s'ils seront capables de s'affranchir des vieilles souches.

**DEUXIEME PARTIE : ETUDE DYNAMIQUE DES PEUPLEMENTS DE
CHENES VERTS**

CHAPITRE 1 : DYNAMIQUE ANCIENNE DES CHÊNAIES VERTES DANS LA VALLEE DU FANGO

1. INTRODUCTION

Après avoir étudié les capacités de régénération du chêne vert au niveau stationnel, il devient intéressant de raisonner au niveau du peuplement. Avant d'entamer ce travail, il est nécessaire de connaître l'histoire de la végétation de la vallée pour comprendre les phénomènes qui ont permis la mise en place de la forêt de chênes verts actuelle.

1.1. Objectifs

Ce chapitre se propose de faire le point des connaissances sur l'histoire ancienne de la forêt du Fango par une analyse bibliographique, puis de les compléter à l'aide d'une méthode récente d'analyse de la végétation ancienne, à partir de l'étude des charbons de bois dans le sol (pédoanthracologie).

2. DONNEES BIBLIOGRAPHIQUES

Les résultats de ce paragraphe ont été publiés sous la référence : Panaïotis C., 1994. Diversité des formations forestières à chêne vert (*Quercus ilex* L.) et des maquis dans la forêt domaniale du Fango. *Trav. Sci. Parc Nat. Régio. Rés. Nat. Corse*, **48** : 1-68.

La yeuseraie exceptionnelle de la vallée du Fango mérite que l'on se penche sur son histoire pour mieux comprendre sa diversité structurale actuelle (Tableau XXXIX).

2.1. La végétation primitive

D'après les données de l'analyse pollinique (Reille 1975, 1988a, b & c, 1990, 1992) "*Quercus ilex* devait être quasiment absent de toute la vallée du Fango pendant l'**Atlantique** (8000-4700 BP) où alors *Erica arborea* dominait ainsi que *Pinus nigra* subsp. *laricio* en altitude". L'hypothèse est aujourd'hui admise que le maquis (à *Erica*), occupait une très large place en Corse occidentale avant toute intervention humaine. Cette répartition s'explique par l'acidité et la compaction des sols limitant la compétition interspécifique (Pons 1978, Reille 1990).

Commentaire :

Pendant le **Subboréal** (4700-2700 BP), l'agriculture néolithique s'est développée. On le remarque par l'apparition des premières céréales et la nette augmentation du genre *Cistus* (pyrophyte) sur les diagrammes polliniques, faits qui correspondent à l'extension du chêne vert (Reille 1988a). Les chênes à feuillage caduc sont les plus atteints par ces défrichements dans le reste de la Corse, mais il n'y en a pratiquement pas dans le Fango.

C'est au cours du **Subatlantique** (2700 BP) que les déboisements atteignent réellement de grandes surfaces. La population corse est estimée à 120 000 habitants vers 300 av. J-C et à 250 000 habitants vers 300 ap. J-C (Grosjean 1986). Ce dernier chiffre correspond à la population actuelle !

Reille (1988a) pense que les cycles d'incendie ont favorisé *Quercus ilex* au détriment des forêts d'*Erica arborea* et de *Pinus laricio*, et permis "l'immixtion de *Myrtus* dans le groupement thermophile et la diffusion de *Pinus pinaster* (correspondant à un paraclimax)". La yeuseraie du Fango, en particulier au-dessus de Manso (altitude : 250 m), où l'on rencontre actuellement des chênes de 25 mètres, "se serait installée vers 500 ap. J-C à la place de la pinède de laricio incendiée pour les parties de haute altitude ou aux dépens du maquis à *Erica* à plus basse altitude".

2.2. XIV-XVIIème siècle

Reille (1988a) ajoute : "contrairement à ce qui a été observé en montagne et du côté oriental, la période d'occupation génoise à partir du XIVème siècle, ne paraît pas avoir été marquée par de profonds bouleversements de la végétation comme dans d'autres régions de l'île". Quelques pins du canton d'Eltru sont cependant exploités par les génois (ONF 1992). Le chêne est lui aussi exploité, car à la fin du XVIIème, "les bois de la vallée du Marsolino sont les plus abîmés avec de larges espaces de maquis" (Rota 1991). Les génois font construire la tour de Galéria afin de surveiller le bois qui sort de la vallée par flottaison.

Commentaire :

2.3. XVII-XVIIIème siècle

Certaines lois vont modifier l'action de l'homme sur la forêt. Les communautés pastorales du Niolu bénéficient du droit de pacage sur tout terrain non clôturé. Durant le XVIIème siècle l'agriculture devient prépondérante et des barrières et clôtures restreignent leurs domaines. La Casinca est semée en blé, la Balagne est disputée avec les calenzanais, et en 1704, le domaine de Galéria concédé à un génois, "leur dernière ressource pour l'hiver", est très vite saccagé (Grosjean 1986).

Tableau XXXIX : Essai de reconstitution de l'histoire de la végétation dans la vallée du Fango (selon la bibliographie) (in Panaïotis 1994)

Echelle des temps	Basse altitude	Altitude moyenne	Haute altitude	Faits remarquables	Références bibliographiques
- 6000					
(Atlantique)	Forêt de bruyère arborescente		Forêt de pins laricios		REILLE (1988)
			Le chêne vert est dans des zones « refuges »		GAMISANS (1991)
- 2700	Apparition des cistes			Feux	
(Subboréal)		Extension du chêne vert		Début des cultures néolithiques	REILLE (1988)
- 700					
- 300	Extension de <i>Pinus pinaster</i>				
(Subatlantique)					
0		Mosaïque maquis-yeuseraie		Doublement de la population	GROSJEAN (1986)
300					
500	Immixion de <i>Myrtus communis</i>			Grands déboisements	REILLE (1988)
1300				Epoque génoise (prise de bois de pins laricios)	ROTA (1991)
1600					
1700			Augmentation des pâturages	Augmentation du pastoralisme	ASTORG & FONTANA (1979)
1810			Augmentation des surfaces agricoles (blé)	Sédentarisation des bergers (prise de bois de chêne vert, émondage)	
1827				Parution du Code forestier	
		Diversification des structures maquis-yeuseraie		Charbonnage de bois	ONF (1992)
1945					
1965				Diminution du pastoralisme	
				Coupes forestières (bois de chauffage)	
1990		Vieillessement de la forêt de chênes verts (nombreuses trouées naturelles)			

2.4. Du XIXème à nos jours

En 1827, la parution du Code Forestier limite le pacage traditionnel en forêt, et en 1834, l'Etat commence à borner les terrains de la "forêt domaniale du Filosorma", appelée "forêt domaniale du Fango" en 1855. A cette époque (1859), le cheptel ovin et caprin s'estime à plus de 13 000 têtes pour 5 à 600 bergers, nombre qui va doubler jusqu'à la fin du XIXème (ONF 1992).

L'exploitation du charbon de bois produit à partir du maquis et du chêne vert, commence dès 1810 et atteint son plein essor entre 1850 et 1935 ; de nombreuses traces en attestent l'intensité aujourd'hui encore. "Les retombées économiques de cette exploitation ont été négligeables pour la vallée : la répartition foncière fait profiter l'Etat ou les communes du Niolu des bénéfices de l'exploitation, même la main d'oeuvre est italienne" (Astorg & Fontana 1979). Des traverses de chemin de fer seront produites à partir de la forêt de chêne vert du Perticatu (plusieurs milliers entre 1856 et 1859) (ONF 1992).

Dès la fin du XIXème, les bergers du Niolu se sédentarisent petit à petit et font passer le hameau de Galéria de 200 personnes en 1860 à 1100 habitants. La population de Manso atteint 500 habitants en 1904. Les gens qui s'installent sont pratiquement démunis de tout et vont prélever du bois pour leurs demeures, émonder certains arbres (parfois les couper) pour donner leur feuillage au bétail, pratiquer l'écobuage pour obtenir de petites prairies sur les plateaux ou des champs pour de maigres cultures.

Ces pratiques sont très bien répertoriées dans les documents forestiers (ONF 1992) car elles font l'objet de nombreux procès-verbaux. Les habitants de ces hameaux se retrouvent entourés de forêts domaniales et communales soumises au régime forestier et ils s'approprient d'une façon ou d'une autre des terrains essentiellement communaux (Astorg & Fontana 1979). Le vieux hameau de Tuarelli est remarquablement conservé et permet d'imaginer ce que devaient être les conditions de vie assez rudes à cette époque et, ce, jusque dans les années soixante.

Cette situation amène les forestiers à prendre certaines mesures radicales de protection de la forêt domaniale :

⇒ Les exploitations sont suspendues en 1881 car "les jeunes plants libérés par les coupes d'éclaircie sont mangés par les troupeaux de chèvres" (Astorg & Fontana, 1979) et à l'automne "il arrivait plus d'un millier de porcs du Niolu pour se nourrir de la glandée" (ONF 1992).

⇒ Il est conseillé aux forestiers de laisser les jeunes chênes à l'état serré pour éviter le développement des jeunes pousses favorables à la pratique de l'émondage.

Ces directives vont influencer sur la structure de la yeuseraie et augmenter la diversité de ses peuplements.

3. COMPLEMENTS A L'HISTOIRE ANCIENNE DE LA VEGETATION DE LA VALLEE

Ces résultats font l'objet d'un article soumis dans la revue *Journal of Vegetation Science* sous la référence : Carcaillet C., Barakat H., Panaïotis C. & Loisel R. Fires and Holocene expansion of *Quercus ilex* and *Pinus pinaster* in Corsica (Fango MAB reserve). *J. Veg. Sci.*, (sous presse).

3.1. Introduction

Le caractère mature des vieilles forêts de chêne vert (*Quercus ilex* L.) du nord-ouest de la Corse suscite un débat. La première interprétation soutient que cette forêt représente la forêt mature ou climacique de l'étage mésoméditerranéen entre 200 et 900 m d'altitude (Dupiaz 1963, Gamisans 1975, Allier & Lacoste 1980, 1981). La seconde interprétation (Reille 1988a, 1992) soutient que la forêt de chêne vert succède, sous l'effet de l'impact humain, à une « forêt » primitive à bruyère arborescente (*Erica arborea* L.) et arbousier (*Arbutus unedo* L.) et localement à une forêt à pin laricio (*Pinus nigra* Arn. subsp. *laricio* (Poir.) Maire) ; les peuplements à *Quercus ilex* dominant, représentent un paraclimax de la végétation primitive à *Erica arborea* (Gamisans 1991). Une troisième interprétation fondée sur l'étude typologique des peuplements forestiers du Fango, suggère que la forêt mature est une mosaïque cyclique de peuplements de chêne vert et de matorral à Ericacées (Panaïotis 1994).

Le chêne vert a migré dans la région du Fango aux environs de 5 600 BP, à la fin de l'Atlantique ; l'établissement de la forêt de chêne vert est daté de 1500 BP (période Subatlantique). Ce changement proviendrait d'incendies d'origine anthropique (Reille 1988a, 1992). Mais, hormis la présence de grains de pollen de *Cistus* pouvant constituer un témoignage indirect de la présence des feux, aucune preuve directe d'incendies locaux ni même régionaux (sensu Clark 1988) n'est établie dans le sondage de Reille (1988a, 1992).

La futaie de chênes verts est distante de plusieurs kilomètres du point de sondage palynologique de Reille, localisé dans l'embouchure de la rivière Fango. Plus généralement, en dépit de l'effort remarquable de prospection et d'analyse, la résolution spatiale des sondages palynologiques réalisés en Corse (Reille 1975, 1984, 1988a, b & c, 1992) est faible, du fait des conditions climatiques défavorables à l'installation des zones humides et au regard du relief très tourmenté. En outre, le grain de l'étude palynologique de la vallée du Fango est très variable en fonction d'une alimentation pollinique du gisement à la fois d'origine éolienne et alluviale (Reille 1988a). Le pollen peut ainsi avoir une origine stationnelle, locale ou régionale (Jacobson & Bradshaw 1981).

Afin de tester ces trois hypothèses et suite à ces remarques méthodologiques, il est apparu opportun d'envisager une nouvelle étude paléoécologique, indépendante des zones humides, mettant en oeuvre un outil fournissant des données dont la résolution spatiale est potentiellement élevée et dont le faible grain correspond à la station d'échantillonnage. Les sols sont des gisements paléoécologiques disponibles quel que soit le climat ; cela les rend parfaitement adaptés à des études nécessitant une haute définition spatiale. Les sols contiennent des charbons de bois provenant des incendies du passé. On appelle pédoanthracologie, l'étude et l'identification de ces charbons enfouis dans les sols (Thinon 1978). Les dimensions des charbons faisant l'objet des identifications ne permettent pas leur transport sur plus de quelques dizaines de mètres (Wein *et al.* 1987, Clark 1988, Thinon 1992). Les charbons, comme toutes les grosses particules déposées en surface de sol, sont enfouis principalement par l'activité de la pédofaune et par les dépôts colluvionnaires (Atkinson 1957, Rolfsen 1980, Stein 1983, Thinon 1992) ; cela nous autorise à employer la méthode pédoanthracologique en vue de l'étude diachronique de la végétation.

Dans ce travail, nous présentons les résultats fournis par l'analyse pédoanthracologique de trois stations de la vallée. Les interprétations paléobotaniques sont fondées sur les résultats anthracologiques, puis sont comparées aux données palynologiques en vue de proposer un scénario d'évolution des peuplements forestiers pour les stations des sondages pédoanthracologiques. Les assemblages fossiles ne représentant qu'une image partielle des communautés passées, les études paléobotaniques ne peuvent pas démontrer les mécanismes fonctionnels responsables des changements enregistrés ; seules les causes sont identifiées. Le mécanisme fonctionnel de

l'évolution de la végétation proposé n'est qu'une hypothèse, permettant d'envisager des perspectives de recherche.

3.2. Méthodes

Trois sondages pédoanthracologiques sont réalisés. Le choix des sites de prélèvement respecte les recommandations de Carcaillet et Thinin (1996) excluant les sols proches des torrents, les sols hydromorphes, les sols ayant subi des travaux de terrassement, *etc.* Les sondages FANGO 2 (Figure 44) et FANGO 3 (Figure 45), distants de quelques centaines de mètres sont prélevés à 630 m d'altitude au coeur de la forêt de chênes verts d'Omita (vers Monte-Estremo). Ces deux sondages doivent permettre de répondre à la question de l'origine des forêts de chêne vert. Le troisième sondage, FANGO 1 (Figure 43), est échantillonné à 900 m d'altitude sur le plateau de Capu d'Eltru immédiatement au-dessus de la limite altitudinale supérieure actuelle des forêts sclérophylles dominées par le chêne vert. Ce sondage doit permettre de savoir si la forêt de chêne vert a atteint, voire dépassé, cette altitude pendant l'Holocène alors que le milieu y est favorable (plateau et sols profonds).

Le prélèvement de sol est réalisé selon la méthode pédoanthracologique classique préconisée par Thinin (1992), à la différence que les niveaux sont échantillonnés en discontinuité. Le hiatus de 5 cm laissé entre chaque niveau permet d'éviter des chevauchements d'assemblages anthracologiques susceptibles de masquer de véritables changements de phases d'incendies.

Les traitements en laboratoire sont conformes au protocole décrit par Carcaillet et Thinin (1996). La méthode d'extraction des charbons est fondée sur le principe de flottation (Thinin 1992) : les charbons de bois secs ont une densité très inférieure à celle de l'eau, contrairement aux autres minéraux du sol. Une série de flottation, avec ou sans courant ascendant, et des tamisages ménagés à l'eau, complétés d'un tri manuel sous loupe binoculaire permettent d'extraire les charbons de bois des constituants minéraux et organiques du sol (Carcaillet et Thinin 1996).

L'identification a été réalisée à l'aide d'un microscope épiscopique à contraste interférentiel, des ouvrages d'anatomie du bois (Greguss 1959, Jacquot 1955, Jacquot *et al.* 1973, Schweingruber 1978, 1990) et de la collection de référence de charbons de bois de l'Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie (URA-CNRS 1152, Université d'Aix-Marseille III).

Pour faciliter la lecture et éviter les confusions de vocabulaire, nous donnons la définition de quelques termes employés dans la discussion. Une « période » correspond au temps qui sépare deux événements ; compte tenu de la précision de ce terme, nous préférons qualifier de « phase » une durée imprécise mais identifiée par un ou plusieurs assemblages anthracologiques de composition homogène. Un « sondage » correspond au sol sur lequel s'effectue le traitement, puis l'analyse. Quant au « profil pédoanthracologique », c'est le résultat du traitement et de l'analyse du sondage : dans ce travail, il se présente sous la forme d'un graphique quantitatif dans lequel apparaissent tous les taxons identifiés dans chacun des niveaux de chaque sondage (Figure 46). Ce profil pédoanthracologique est accompagné d'un bref profil pédologique et des caractéristiques écologiques de la station. L'anthracomasse spécifique par taxon (AST), correspond au rapport entre la quantité de charbon (mg) et la quantité (kg) de terre sèche (diamètre < 5 mm). L'unité est le ppm (mg.kg^{-1}). Cette représentation donne chaque espèce indépendamment des autres, provenant ou non du même niveau (Carcaillet & Talon 1996). Cela aide à comprendre la stratification des charbons dans le profil et à déceler les différentes phases d'incendies (Carcaillet & Talon 1996). La reconstitution des paléoenvironnements ligneux s'effectue uniquement sur une base qualitative (Carcaillet & Thinin 1996). Les macro-charbons de taille supérieure à 2 cm ne participent pas au calcul de l'anthracomasse spécifique compte tenu de la rareté de ce type d'observation, mais surtout du mode d'échantillonnage à vue lors du prélèvement sur le terrain qui est différent de celui préconisé.

3.3. Résultats

↳ FANGO 1, Capu d'Eltru, 900 m d'altitude

La végétation de la station de sondage FANGO 1 (Figure 43), est une forêt fermée à pin maritime dont le sous-bois est composé principalement par un matorral à *Erica arborea*, *Arbutus unedo*, *Rubus ulmifolius*, *Alnus cordata* et *Fraxinus ornus*. Quatre niveaux sont échantillonnés (A, B, C et D) dans un sol profond d'environ un mètre.

L'anthracomasse spécifique des niveaux du profil augmente de manière exponentielle du fond vers la surface du sol. En surface, les quantités de charbons par kilogramme de sol dépassent les trois grammes (3 893 ppm). La fragmentation des charbons est une fonction du temps et dépend de l'activité mécanique des racines conjuguée à celle de la pédofaune, de la dilatation et de la contraction des éléments du sol, *etc.* Les charbons les plus anciens (les plus profonds) sont les plus fragmentés, et sont donc les moins nombreux pour un tamisage à maille de diamètre constant (Carcaillet & Talon, 1996). L'augmentation des anthracomasses spécifiques du fond vers le sommet du profil ne provient donc pas nécessairement des incendies forestiers au cours de l'Holocène récent.

Les deux niveaux de profondeur (FANGO 1D et 1C) sont homogènes tant par leur profil quantitatif (Anthracomasse Spécifique par Taxon respectivement de 5 et 2 ppm), que par les espèces constitutives des assemblages : *Pinus nigra* et *Erica type arborea*. Les assemblages de surface (FANGO 1B et 1A) sont semblables en terme de composition floristique (*Pinus nigra*, *Pinus pinaster* et *Erica type arborea*) mais ils diffèrent par leurs fortes Anthracomasse Spécifique par Taxon, respectivement de 298 et de 3 893 ppm.

Ainsi, deux phases sont clairement identifiables dans ce sondage : une phase ancienne contenant *Pinus nigra* subsp. *laricio* et *Erica arborea*, et une phase récente remarquable par la présence de *Pinus pinaster* et par les fortes concentrations en charbon de bois.

↳ FANGO 2 et FANGO 3, forêt d'Omita, 630 m d'altitude

La végétation actuelle des sondages FANGO 2 (Figure 44 et Figure 46) et FANGO 3 (Figure 45 et Figure 46) est tout à fait semblable : c'est une forêt fermée dont la canopée est dominée par *Quercus ilex*, accompagnée de rares *Pinus nigra* subsp. *laricio*. Le sous-bois est composé d'*Arbutus unedo*, *Erica arborea* et *Rubus ulmifolius*. Le sol à une profondeur d'un mètre, cinq niveaux sont échantillonnés dans chaque sondage (A, B, C, D et E).

Quantitativement, les deux sondages sont très différents. Le sondage FANGO 2 (Figure 44) présente une anthracomasse spécifique qui croît exponentiellement du fond du profil vers la surface, alors que FANGO 3 (Figure 45) présente des valeurs plus élevées dans les niveaux profonds (C, D et E) qu'en surface (A et B). En surface des deux sondages, les valeurs sont de même grandeur. Ces anthracomasses spécifiques élevées de FANGO 3 (Figure 45), proviennent très probablement d'une souche ou d'un tronc couché qui s'est consumé en laissant de grandes quantités de charbons. La couleur rubéfiée du sol en profondeur, révèle un échauffement de la terre à haute température. Aucun fragment de charbon de racine n'a été identifié ; cela contribue à rejeter l'hypothèse de racines qui auraient brûlé dans le sol. Il s'agit donc d'un tronc de pin *laricio* d'après les gros charbons de diamètre supérieur à 2 cm (Figure 46).

Le sondage FANGO 2 (Figure 44) révèle quatre phases distinctes d'incendies. La première est constituée des assemblages des niveaux E et D composés de *Pinus nigra*, *Fraxinus* sp., *Erica type arborea*, *Arbutus unedo*, *Rosa* sp. et Rosaceae maloideae. Les maloideae sont représentées en Corse par les genres *Amelanchier*, *Crataegus*, *Malus*, *Pyrus* et *Sorbus*. Cet assemblage correspond au matorral sous canopée de pins laricios. Le niveau C se distingue de E et D. Il est composé de taxons de la forêt de chênes verts : *Quercus ilex*, *Phillyrea* sp., *Acer monspessulanum* et d'un mésophile, *Populus*. Dans le niveau B, l'assemblage est à nouveau de type pinède et matorral à Ericaceae, comme dans les niveaux E et D. Enfin, le niveau A est composé de *Quercus ilex*, accompagné de *Pinus pinaster* et de *Castanea sativa*.

Les assemblages FANGO 3 E et D (Figure 45) se composent, en profondeur, de taxons du matorral sous pin *laricio* comme les niveaux E et D de FANGO 2 (Figure 44). Le niveau FANGO 3 C, bien que très semblable aux deux niveaux de surface B et A, ne présente pas de *Quercus ilex*. Les autres taxons peuvent être qualifiés de mésophiles : *Populus* sp., *Fraxinus* sp. et *Acer Cf. opalus*.

FANGO 2, et dans une moindre mesure FANGO 3, montre l'importance du hiatus (épaisseur non échantillonnée), lors du sondage sur le terrain. Les assemblages se distinguent bien les uns des autres ; des phases d'incendies sont alors plus facilement identifiables. Ainsi, une phase à matorral et pin *laricio* s'intercale entre deux phases à *Quercus ilex* et taxons mésophiles. Cette phase à matorral n'apparaît pas dans FANGO 3. Les différences observées entre deux sondages distants de quelques centaines de mètres, proviennent certainement de

la dépendance d'échelle de l'échantillonnage. Un profil pédoanthracologique révèle l'histoire de la forêt incendiée sur une station de quelques mètres carrés. Un plan d'échantillonnage comprenant plusieurs sondages serait ainsi en mesure de traduire l'hétérogénéité spatiale du couvert végétal incendié.

Datations

Les datations sont présentées dans le Tableau XL. Les trois mesures effectuées sur des charbons de bois provenant du fond des profils sont datés du début du Subatlantique : 2 270 BP et 2 325 BP. Les charbons de pin maritime et de chêne vert sont datés respectivement de 915 BP et 480 BP pour le premier taxon, et de 1930 BP et 705 BP pour le second.

Tableau XL : Dates au radiocarbone des charbons de bois des sols de la vallée du Fango

Niveau	Taxon	Age au radiocarbone (années BP)	Code de l'échantillon
FANGO 1B	<i>Pinus pinaster</i>	915 ± 40	AA-18057
FANGO 1D	<i>Pinus nigra</i>	2270 ± 55	AA-18058
FANGO 2A	<i>Pinus pinaster</i>	480 ± 50	AA-18059
FANGO 2C	<i>Quercus ilex</i>	1930 ± 55	AA-17863
FANGO 2E	<i>Pinus nigra</i>	2295 ± 60	AA-19534
FANGO 2E	<i>Pinus nigra</i>	2325 ± 60	AA-19535
FANGO 3B	<i>Quercus ilex</i>	705 ± 55	AA-17862

Figure 43 : Diagramme pédoanthracologique FANGO 1 à 900 m d'altitude. Les histogrammes représentent les anthracomasses spécifiques sur une échelle logarithmique

Figure 44 : Diagramme pédoanthracologique FANGO 2 à 630 m d'altitude. Les histogrammes représentent les anthracomasses spécifiques sur une échelle logarithmique

Figure 45 : Diagramme pédoanthracologique FANGO 3 à 630 m d'altitude. Les histogrammes représentent les anthracomasses spécifiques sur une échelle logarithmique

Figure 46 : Position des macrocharbons (taille > 2 cm) dans les profils FANGO 2 et FANGO 3

La distribution des charbons de bois en profondeur, en fonction de leur âge, permet de calculer une courbe de régression ($r^2 = 0.89$, $p = 0.07$). Cette distribution (Figure 47) confirme que la stratification des assemblages de charbons observée dans les trois profils (Figure 43, Figure 44 et Figure 45), n'est pas due à un effet stochastique, mais résulte de processus d'enfouissement dépendant du temps.

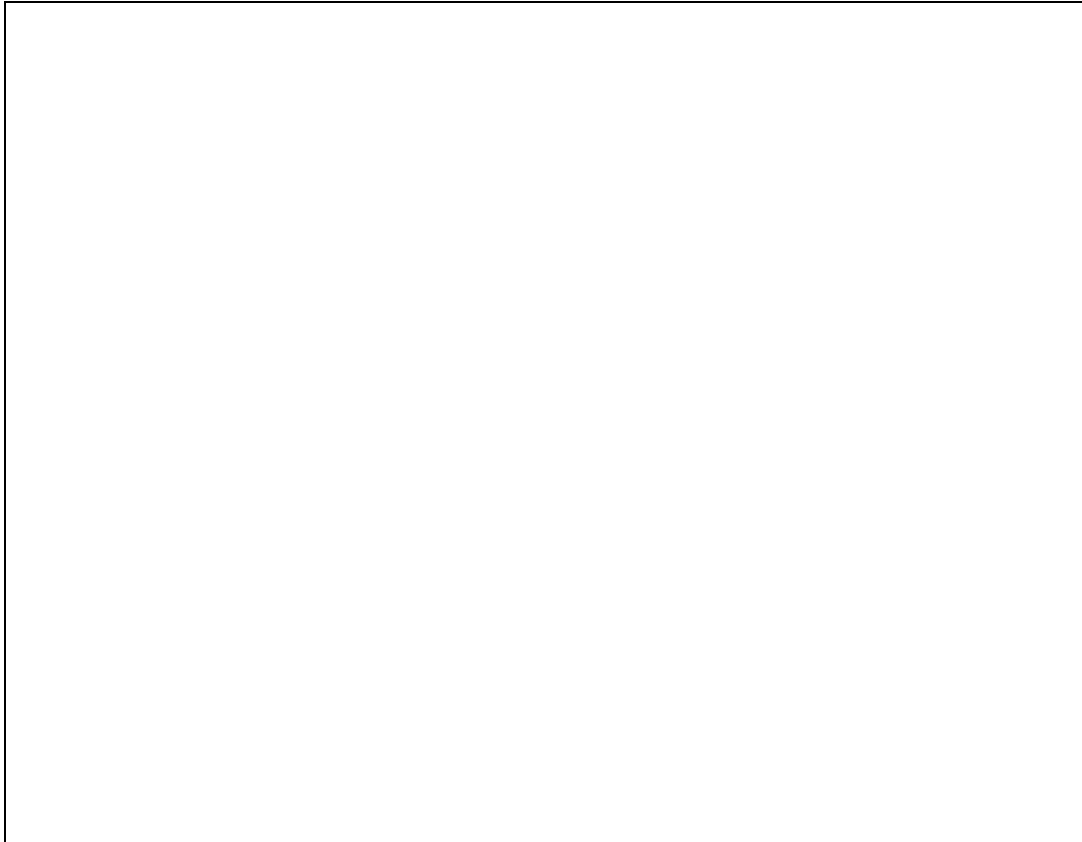


Figure 47 : Relation entre la profondeur d'enfouissement des charbons en fonction de leur âge daté au ^{14}C par AMS

3.4. Discussion

3.4.1 Commentaire sur les espèces

☞ Le **pin laricio** et les **bruyères**

Le pin laricio est présent dans tous les niveaux des trois sondages. Cette fréquence maximale révèle le caractère ancien et permanent du pin laricio dans la végétation brûlée, entre 600 et 900 mètres d'altitude, pendant la période Subatlantique. Cette permanence est associée à *Erica* type *arborea*. On peut raisonnablement envisager, qu'entre 2 500 et 2 000 BP, représentée par les niveaux FANGO 1C et 1D, FANGO 2D et 2E, FANGO 3D et 3E, la couverture forestière était dominée, entre 600 et 900 m d'altitude, par le pin laricio et des bruyères

arborescentes en sous-bois. Ces données corroborent les observations palynologiques de Reille (1988a, 1992) signalant la présence d'une forêt de bruyère arborescente durant cette période et à cette altitude.

🌿 Le **frêne** et l'**arbousier**

Le frêne et l'arbousier apparaissent dans les diagrammes FANGO 2 et 3, après la phase à pins laricios et à bruyères. Aucun charbon de frêne et d'arbousier n'a été observé dans FANGO 1 à 900 m d'altitude, limite actuelle d'*Arbutus unedo*. L'expansion de ces deux espèces semble ancienne mais postérieure aux feux de forêt détruisant les forêts mixtes de pin laricio et de matorral vers 2 200 BP.

🌿 Le **pin maritime**

Cette espèce n'a été identifiée qu'à la surface des profils FANGO 1 et FANGO 2. Bien que l'on ne puisse pas exclure sa présence dans les phases précédentes, à l'évidence, son expansion forestière est récente dans cette vallée de Corse. Les dates obtenues à partir de charbons de bois de pin maritime (915 BP et 480 BP), apportent une indication temporelle à cette expansion contemporaine au développement agro-pastoral en Corse. Ces données corroborent les observations de Reille (1975, 1988a, 1992), mettant en évidence le développement du pin maritime au Subatlantique en Corse. Cette expansion est singulière car *Pinus pinaster* s'est répandu dans des forêts déjà occupées par le pin laricio ; or ce sont deux espèces qui exploitent les mêmes ressources. La théorie de la dynamique des communautés prédit que la coexistence de deux espèces compétitives pour les mêmes ressources, est déterminée par une fréquence élevée des perturbations qui maintient le peuplement au stade d'équilibre non-interactif (Wilson 1969). En outre, les cônes de *Pinus pinaster* sont sérotineux : leur ouverture est favorisée par les feux, et le pouvoir germinatif des graines est conservé jusqu'à 70-90°C (Naveh 1974, Alexandrian 1992). Quézel et Barbéro (1988) ont décrit le rôle du feu dans la régression d'une sous-espèce proche du pin laricio (*Pinus nigra* subsp. *salzmanni*), sous l'effet répété des incendies, au bénéfice de *Pinus pinaster*. Des incendies fréquents ont certainement joué un rôle important dans l'expansion du pin maritime au cours du Subatlantique. Le processus est probablement extrême dans la station FANGO 1 à Capu d'Eltru, où domine actuellement un peuplement à pin maritime.

🌿 Le **chêne vert** et les autres espèces feuillues

L'analyse anthracologique révèle une expansion récente de *Quercus ilex* dans l'étage mésoméditerranéen supérieur de la vallée du Fango. Cette présence du chêne vert est associée à l'apparition dans les sondages de *Phillyrea* sp., *Acer Cf. opalus*, *Acer monspessulanum*, *Populus* sp. et *Castanea sativa* Miller. Excepté *Castanea sativa*, il ne fait aucun doute que ces espèces appartiennent à la flore naturelle de Corse. Leur expansion au cours de la même phase, est l'indicateur d'un changement en profondeur du sylvo-système. La présence des charbons dans les profils de sol traduit l'influence du feu sur l'évolution du couvert forestier. Compte tenu de la phase au cours de laquelle se sont déroulés ces changements (2 000-500 BP), il est tentant d'attribuer à l'homme défricheur et agriculteur, la seule responsabilité des incendies forestiers.

3.4.2 Evolution de la végétation

La Figure 48 résume l'évolution de la végétation dans la vallée du fango d'après les données pédoanthracologiques. Une phase d'incendies anciens (2 500-2 000 BP) est représentée par les niveaux FANGO 1 D et 1C, FANGO 2 E et 2D et FANGO 3 E et 3 D : c'est la phase de la forêt de pin laricio et matorral à Ericaceae.

Temps (BP)	FANGO 1 (900 m)		FANGO 2 (630 m)	FANGO 3 (630 m)
500	A	Pinus pinaster Pinus nigra et matorral à Erica	Quercus ilex et arbres cadufoiliés mésophiles	A
1000			Pinus nigra matorral à Erica et Arbutus unedo	B
2000	B		Quercus ilex et arbres décidus mésophiles	C

2500	C	<i>Pinus nigra</i> et matorral à <i>Erica</i>	D
	D		E

Figure 48 : Synthèse de l'évolution de la végétation d'après l'anthracanalyse de trois profils de la vallée du Fango entre 600 m et 900 m d'altitude

Plus tard, à 630 m d'altitude, apparaît une phase caractérisée par l'expansion de taxons mésophiles de *Quercus ilex* et de *Pinus pinaster* (FANGO 2A et 2C, FANGO 3A, 3B et 3C). Ces assemblages préfigurent l'actuelle forêt de la haute vallée du Fango. A 900 m d'altitude, les assemblages de surface (FANGO 1A et 1B) ne révèlent aucune présence de chêne vert et montrent l'installation récente du pin maritime. Cette dernière phase d'incendies se situe entre 2 000 BP et 500 BP.

FANGO 2 et dans une moindre mesure FANGO 3 montrent l'importance du hiatus (épaisseur non échantillonné) lors du sondage sur le terrain. Les assemblages se distinguent bien les uns des autres ; des phases d'incendies sont alors plus facilement identifiables. Ainsi, une phase à matorral et pin laricio s'intercale entre deux phases à *Quercus ilex* et taxons mésophiles. Cette phase à matorral n'apparaît pas dans FANGO 3. Les différences observées entre deux sondages distants de quelques centaines de mètres proviennent certainement de la dépendance d'échelle d'échantillonnage. Un profil pédoanthracologique révèle l'histoire de la forêt incendiée sur une station de quelques mètres carrés. Un plan d'échantillonnage comprenant plusieurs sondages serait ainsi en mesure de traduire l'hétérogénéité spatiale du couvert incendié.

3.4.3 Cause du changement

Dans le Fango, les houppiers des chênes sont hauts parfois de plus de vingt-cinq mètres dans les éco-unités les plus mûres (Gamisans 1991, Panaïotis 1994, Panaïotis *et al.* 1995). Les jeunes pins se développent dans les trouées de la forêt de chênes verts à la faveur des perturbations (Panaïotis 1994). Le pin laricio et le pin maritime sont des espèces pionnières et opportunistes de type expansionniste (Barbéro *et al.* 1990a).

Quercus ilex est une espèce de type résistante, plus tolérante à l'ombre que les pins, dont la canopée dense, peu perméable à la lumière, est défavorable aux autres espèces (Barbéro *et al.* 1990a, Gamisans 1991) ; en compétition, le chêne vert domine la canopée (Gamisans 1991, Panaïotis 1994). Ainsi, au regard de l'écologie actuelle de ces arbres, il est surprenant que le chêne vert soit resté en marge des forêts de pins depuis le milieu de l'Holocène (5 500-5 000 BP) jusqu'au milieu du Subatlantique (1 500 BP) dans la vallée, comme le signale Reille (1988a, 1992) et dont l'expansion ($1\,930 \pm 55$ BP et 705 ± 55 BP) est confirmée par cette présente étude.

Les peuplements actuels de pins laricios, de pins maritimes et de bruyères arborescentes présentent une litière suspendue très épaisse provenant de l'accumulation de débris végétaux peu décomposables, tels que les aiguilles et les cônes de pin, le bois mort, *etc* (Panaïotis 1994). La litière, sous les pins et les Ericaceae, produit un humus riche en solutés peu dégradables et rémanents, bloqueur de la minéralisation de l'azote (Rice 1984, Kill 1992, Langenheim 1994). Ce compartiment "litière" du sylvo-système a pu jouer un rôle inhibiteur de la dynamique végétale, d'autant qu'à ces altitudes, l'installation de la bruyère est envisagée au moins depuis l'Atlantique (Reille 1988a, 1992). L'accumulation de litière se serait ainsi faite sur plusieurs millénaires avant l'arrivée du chêne vert dans la vallée du Fango. Ce rôle inhibiteur agirait (i) par un encombrement spatial à la surface du sol, (ii) par la production d'humus toxique pour l'installation des plantules de *Quercus ilex* (Bran *et al.* 1990), et (iii) par le blocage de la minéralisation de l'azote et du phosphore. Nos résultats anthracologiques démontrent l'importance du feu dans l'évolution de la végétation du Fango au cours de l'Holocène. Or, le feu est une perturbation en mesure de lever des inhibitions allélopathiques, par destruction de la litière (Vogl & Schorr 1972, Christensen & Muller 1975, Kozłowski *et al.* 1991, Williamson *et al.* 1992, Mallik & Roberts 1994 ; Schaetzl 1994).

3.4.4 Origine des incendies

Les risques d'incendie de forêt sont en principe, d'autant plus élevés que le climat est sec. Or, l'expansion récente du pin maritime traduit probablement l'augmentation de la fréquence des feux au Subatlantique. Ces fréquences

élevées d'incendies pourraient être attribuées à un assèchement du climat depuis 200 BP. Mais les assemblages anthracologiques font apparaître avec *Quercus ilex* des taxons mésophiles et héliophiles (*Acer Cf. opalus*, *Acer monspessulanum*, *Populus*, *Fraxinus*), et ne mettent pas en évidence de remontées des limites supérieures de croissance des principales espèces. Cela contribue à rejeter l'hypothèse d'une aridification ou d'un réchauffement responsable de l'augmentation du nombre d'incendies. En outre, de nombreux signes d'anthropisation apparaissent au Subboréal dans les diagrammes polliniques (Reille 1988a, 1992). L'installation de la forêt de *Quercus ilex* dans le Fango est certainement liée aux fréquents incendies d'origine anthropique, plus qu'à un hypothétique changement climatique.

3.4.5 Hypothèse

Notre hypothèse suggère que les incendies provoqués par les activités humaines, vers 600 mètres d'altitude, ont profondément modifié les forêts du début du Subatlantique, en détruisant la vieille litière épaisse défavorable aux chênes verts. Après 2 000 BP, le sol aurait été suffisamment transformé pour que soit définitivement levée l'inhibition allélopathique, due à l'accumulation de la litière de la forêt de pins laricios à sous-bois de bruyères. Les feux ont été suivis de phases d'exploitation agro-pastorale pour engendrer des modifications profondes des sols issus des forêts de pins et d'Ericaceae. Une période de déprise agricole succédant à une période de pâturage auraient progressivement permis au chêne vert de s'étendre depuis 1 000 ans, en dépit de l'exploitation forestière. Le pin laricio et le pin maritime se cantonnent désormais à un rôle d'espèces pionnières de type expansionniste dans les peuplements de *Quercus ilex*.

3.5. Conclusion

La stabilité temporelle de la « forêt » à Ericaceae, au cours des périodes Atlantique et Subboréale, pourrait trouver son explication dans un mécanisme allélopathique du type du modèle d'inhibition proposé par Connell & Slatyer (1977). La rupture de ce système allélopatique inhibant les régénérations des chênes verts serait due au feu, dont l'importance est objectivement attestée par les charbons de bois contenus dans les sols. L'effet cumulé de l'intensité, de la fréquence élevée (expansion du pin maritime), et du type de perturbations générées par l'homme, est la cause du changement constaté. Cette suppression de l'inhibition aurait permis aux chênes verts d'exprimer pleinement leurs aptitudes forestières. Cette hypothèse d'inhibition allélopathique sera à tester par une approche expérimentale sous conditions contrôlées en laboratoire, mais également *in natura*.

CHAPITRE 2 : ETUDE DYNAMIQUE SYNCHRONIQUE DU PEUPLEMENT NATUREL ACTUEL, DES REGENERATIONS ET DES REJETS

1. INTRODUCTION

L'étude de l'histoire ancienne de la végétation de la vallée nous a apporté des éléments de compréhension pour mieux appréhender son état actuel et peut-être sa dynamique future. Aujourd'hui, la forêt de chênes verts du Fango est gérée par l'Office National des Forêts ; les pressions anthropiques ont nettement diminué depuis une cinquantaine d'années. Les peuplements sont vieillissants, et, seule une partie de la forêt domaniale est exploitable. Il y a donc de nombreuses zones qui évoluent de façon naturelle. Hormis la réserve biologique intégrale où toute intervention est prohibée (Astorg 1987, Panaïotis 1992), les difficultés d'accès à certaines parties de la forêt, du fait du relief et de l'éloignement de toute desserte ou d'accidents climatiques (crue de 1993 par exemple), isolent une grande partie des peuplements. L'analyse de cette situation, relativement exceptionnelle en région méditerranéenne, pose le problème de la dynamique naturelle des peuplements de chêne vert.

Cette problématique, propre à l'étude des vieilles forêts, nécessite une approche synchronique de phénomènes qui s'exercent généralement sur une grande période.

1.1. Objectifs

Le premier objectif est de mieux comprendre l'histoire récente d'un peuplement de *Quercus ilex* vieillissant, par l'analyse de sa structure. Ce travail, basé sur l'étude des classes de diamètre des chênes verts, doit permettre de déterminer l'âge de mortalité naturelle des chênes en futaie dense.

Dans un deuxième temps, l'analyse de la structure des jeunes plants et des rejets de chêne vert de ce peuplement va donner des éléments de réflexion sur les potentialités de régénération et de renouvellement naturels de ce peuplement.

Le dernier objectif est d'essayer de comprendre le rôle particulier des trouées dans la dynamique naturelle du peuplement de chênes verts. Cette analyse a dû s'appuyer sur l'élaboration d'une méthode fiable de datation des trouées afin de permettre un échantillonnage chronologique depuis l'ouverture du milieu jusqu'à sa fermeture. La description de la diversité des trouées naturelles doit donner une idée des potentialités de renouvellement de cet écosystème. Par cette voie, l'étude de la composition floristique des trouées naturelles va mettre en évidence l'existence ou non d'une succession végétale dans les trouées d'âges différents. L'étude de la croissance des jeunes plants et des rejets dans les trouées doit compléter l'analyse des potentialités de régénération de cet écosystème. Enfin, on essaiera de calculer le taux de renouvellement de ce peuplement.

2. METHODES

2.1. Echantillonnage

↳ Transect dans le massif

Pour étudier la structure du peuplement, un sous-échantillonnage a été réalisé au coeur du massif à l'aide d'un transect.

↳ *Massif d'étude des trouées naturelles*

Le massif d'étude retenu correspond à une futaie dense de chênes verts qui présente de nombreuses trouées naturelles. Ce peuplement, d'après les cartes des coupes forestières de l'ONF (1992), n'est plus soumis à l'exploitation depuis le début du XIX^{ème} siècle.

Quercus ilex domine le peuplement arborescent, les volis y sont nombreux. D'après Oldeman (1990), les volis sont « la cassure du tronc d'un arbre, la partie haute de l'arbre cassée et tombée, l'amas de végétation et de branches, et la trouée ». Dans l'ensemble de la forêt du Fango, les trouées naturelles issues de chablis (déracinement) sont rares.

2.2. Caractéristiques stationnelles

Les principales caractéristiques du massif forestier sont reportées dans le Tableau XLI. Les volis se localisent surtout en bas du vallon sur une surface de quinze hectares, entre 300 et 470 m d'altitude, en versant nord. La futaie de chêne vert âgée de cent-cinquante ans et plus (Panaïotis *et al.* 1995), se développe sur un sol brun acide (Roche & Roux 1976). Les conditions écologiques du milieu sont relativement homogènes ; la fréquentation du bétail y est faible (Allier & Lacoste 1981).

La structure forestière s'apparente à du « taillis-sous-futaie », c'est-à-dire à une mosaïque entre les fûts, les cépées et le maquis haut à *Phillyrea latifolia*, *Arbutus unedo* et *Erica arborea*, pour les essences principales (nombre total de tiges de chênes verts : 460 par hectare ; surface terrière (G) du chêne vert : 28 m²).

Tableau XLI : Caractéristiques du massif

Placette	Type de formation végétale	Localité	Parcelles ONF	Surface	Exposition	Altitude	Station météo
	Chênaie verte dense	Perticato	3-4	15 ha	Vallon ouvert WNW	300 à 470m	Pirio

L'échantillonnage pour l'étude de la structure du peuplement est réalisé à partir d'un transect permanent aux dimensions de 160 m par 40 m, matérialisé par des piquets de châtaigniers plantés tous les dix mètres ; 160 m de longueur dans le sens de la pente, de 390 m d'altitude jusqu'au talweg en bas de pente (330 m d'altitude), et 40 m de largeur. Cela permet d'inclure un volis (longueur maximale : 25 m) dans sa totalité, ainsi que dix volis dans le massif (M'Hamed 1994).

2.3. Mesures

↳ *Transect*

Le transect, matérialisé au sol par des piquets et mis en place pour plus de dix ans, va permettre une étude diachronique très précise de l'évolution naturelle du peuplement et de sa régénération.

⇔ *Structure du peuplement*

L'échantillonnage pour l'étude de la structure du peuplement est réalisé à partir du transect de 6 400 m².

⇔ *Age du peuplement*

Les diamètres des chênes verts à la base, et à 1.30 m, sont systématiquement pris sur tous les arbres des placettes. Deux mesures perpendiculaires du diamètre de chaque arbre sont prises avec un compas forestier (Pardé & Bouchon 1988). L'estimation de l'âge des peuplements est effectuée à partir du modèle établi grâce aux données précédentes « âge en fonction du diamètre » (paragraphe 3.2.1, chapitre 3, première partie).

⇔ *Structure des régénérations*

Les hauteurs des semis (S) et des rejets (R) sont regroupées en quatre classes (M'Hamed 1994) :

- S₁ et R₁ : de 0 à 0.8 m
- S₂ et R₂ : de 0.8 à 1.6 m
- S₃ et R₃ : de 1.6 à 3 m
- S₄ et R₄ : de 3 à 5 m

⇔ *Recouvrement par strates*

Le recouvrement du chêne vert et du maquis est évalué en pourcentage, sur des unités minimales de 100 m², délimitées par les piquets en bois plantés en maillage carré de dix mètres ; ce dispositif a facilité le travail cartographique de repérage des chênes verts et de la structuration de leurs semis et rejets par classes de hauteur (M'Hamed 1994).

∞ *Trouées naturelles*

⇔ *Age des volis*

L'état de sénescence des *Quercus ilex* provoque des volis souvent simples dans cette futaie. Nous en avons sélectionné dix, sur un bas de versant, qui se situent dans des conditions écologiques relativement proches.

Dans un premier temps, leur datation est définie à partir de l'état de décomposition du bois. Toute la gamme d'âges est représentée, de la trouée de l'année à la fermeture du milieu, jusqu'à ce que le tronc à terre soit entièrement décomposé. A la suite du repérage de ces trouées d'âges différents, nous remarquons que certaines espèces du maquis ont une très forte capacité à fournir des rejets de tige à partir d'une ancienne cassure.

Cette « cicatrisation » peut prendre plusieurs aspects (Figure 50 et Figure 49). Une coupe à la scie à bûche, à la base de ces reprises, est effectuée en forêt (Figure 50 et Figure 49, « s » correspond à la section des tiges récoltées). C'est en laboratoire que les échantillons sont re-sciés, afin d'obtenir des rondelles de 1 à 1,5 cm d'épaisseur. Elles sont poncées avec du papier de verre très fin, afin de rendre possible la lecture des cernes à la loupe binoculaire (Panaïotis *et al.* 1995).

Figure 49 : Volis ancien (16 ans). La chute de *Quercus ilex* provoque la cassure des *Phillyrea latifolia*. La mise en pleine lumière favorise l'émergence de rejets de tige. Les échantillons sont prélevés ("s") à la base de ces rejets. Le nombre de cernes de ces sections donne l'âge du volis (*in* Panaïotis *et al.* 1995)

Figure 50 : Volis récent (5 ans) et volis moyennement âgé (12 ans). La chute de *Quercus ilex* provoque la cassure des *Phillyrea latifolia*. La mise en pleine lumière favorise l'émergence de rejets de tige. Les échantillons sont prélevés ("s") à la base de ces rejets. Le nombre de cernes de ces sections donne l'âge du volis (*in* Panaïotis *et al.* 1995)

⇔ *Analyse de la succession végétale*

L'étude de la succession végétale dans les trouées naturelles s'effectue à partir de relevés des compositions floristiques et structurales et de leur mise en corrélation avec les variables externes caractérisant les trouées. Pour traiter ces informations au niveau statistique (par analyse factorielle et analyse canonique des correspondances), une codification des espèces, ainsi que l'attribution d'une note d'abondance, sont nécessaires.

Devant le peu de diversité taxonomique rencontré, un effort sur la précision de la note d'abondance-dominance est réalisé. Ainsi, la notation de « présence » d'une espèce notée classiquement « + » (Guinochet 1973, Long 1974, Godron *et al.* 1983), est codée en 0.1, 0.2, 0.3, 0.5 et 0.8. Les autres coefficients d'abondance-dominance (1, 2, 3, 4 et 5) sont codés respectivement 1, 2, 3, 4 et 5.

2.4. Traitement des données

La structure du peuplement est étudiée par la **méthode de Bhattacharya** (1967). Cette méthode permet de déterminer plusieurs cohortes de diamètres des chênes verts à partir de leur distribution par classe de taille.

Les taxons dans les différentes trouées naturelles étant très proches qualitativement, il nous apparaît opportun d'utiliser plusieurs méthodes statistiques pour essayer de mettre en évidence des différences concernant la structuration de ces taxons et leurs corrélations avec l'âge, le taux de fermeture et la surface des trouées :

⇔ L'**analyse factorielle des correspondances** (AFC) est utilisée pour matérialiser le gradient d'un facteur écologique grâce aux axes factoriels. Cette méthode est particulièrement bien adaptée au traitement des données floristiques (Benzécri 1964, Cordier 1965, Roux & Roux 1967, Bonin & Taton 1990). Dans l'analyse factorielle des correspondances, les axes sont construits de manière à optimiser l'inertie propre à chaque axe, l'inertie pouvant s'interpréter comme la somme des carrés des corrélations des variables avec l'axe (Desselle 1990).

⇔ L'**analyse canonique des correspondances** (ACC) ou analyse factorielle des correspondances sur variables instrumentales (AFCVI) est une extension de l'analyse factorielle des correspondances, qui permet de fusionner la matrice des données floristiques et la matrice des variables abiotiques (Ter Braak 1986, 1988, Whittaker 1987, Lebreton *et al.* 1988). Cette analyse peut être vue comme une AFC, dont on force les axes à séparer au mieux les espèces selon les conditions de milieu (Desselle 1990). L'analyse canonique des correspondances est suivie d'une analyse des rapports de corrélation entre les variables abiotiques et les facteurs. Cela permet de réduire les corrélations entre les modalités et les facteurs d'une même variable qualitative (Lebreton *et al.* 1988).

⇔ La **permutation aléatoire** conduit à définir les corrélations qui existent, d'une part, entre chaque espèce végétale, d'autre part, entre celles-ci et les variables abiotiques. Devant le très grand nombre de combinaisons possibles entre toutes les variables (combinaison de toutes les données deux à deux), les permutations sont effectuées de façon aléatoire : environ quatre cent permutations sont effectuées à chaque lancement du programme. Ces calculs sont suivis d'un test de significativité de la corrélation à 95 % et à 90 %, qui permet de dégager les espèces les plus corrélées aux variables abiotiques étudiées.

Les traitements statistiques classiques sont réalisés grâce aux logiciels Biomeco version 3.7 (groupe Biométrie, CEPE-CNRS de Montpellier) et Statgraphics® Plus version 1.4 (Statistical Graphics Corporation 1995). M. Roux (Professeur à l'Université d'Aix-Marseille III) nous a aimablement donné son propre programme de calcul sur la permutation aléatoire.

3. APPORT DE L'ANALYSE DE LA STRUCTURE DU PEUPLEMENT A LA CONNAISSANCE DE LA DYNAMIQUE RECENTE

L'étude de la structure d'un écosystème ou de ses composantes traduit son mode de fonctionnement (Walter 1979a). En particulier, la connaissance des positions des organismes individuels de toute taille et de tout âge constituant la communauté, est essentielle pour comprendre les interactions entre les composants et le contrôle du fonctionnement de l'écosystème (Bourlière & Lamotte 1978).

L'approche qualitative, ou semi-quantitative, en particulier par des méthodes graphiques, permet de définir les représentations synchronique et diachronique des structures spatiales. Ces méthodes, lorsqu'elles sont appliquées à la forêt (Oldeman 1974, Horn 1975), permettent d'alléguer l'évolution passée vraisemblable de la communauté végétale et de faire des hypothèses sur son développement futur (Walter 1979a).

L'analyse de la structure du peuplement dans le transect permanent s'effectue en deux temps.

En premier lieu, il s'agit de faire l'inventaire de toutes les tiges de chêne vert par classe de diamètre de plus de cinq cm. Ce procédé va donner un aperçu de la dynamique de ce peuplement qui évolue d'une façon naturelle depuis une cinquantaine d'années. La détermination de l'âge des brins en fonction de leur diamètre permet

d'estimer l'âge de chaque classe de diamètre, et plus particulièrement, de connaître l'âge moyen de mortalité naturelle des chênes verts qui provoquent des volis.

Dans un deuxième temps, il convient d'analyser par classe de hauteur cette fois-ci, tous les semis et les rejets, et de tenter de trouver des corrélations de leur présence en fonction du recouvrement des différentes strates.

Cette approche synchronique structurale du chêne vert à ses différents stades sur une surface donnée, va permettre d'amorcer la réflexion des potentialités de régénération du chêne vert dans sa dynamique naturelle. Nous tenterons, par la suite, d'aborder cette problématique à partir de l'étude spécifique des trouées naturelles.

3.1. Résultats

Les résultats de ce paragraphe et du paragraphe 3.2.1 (chapitre 3, première partie) font l'objet d'un article soumis : Panaïotis C., Carcaillet C & M'Hamedi M. *Determination of the natural mortality age of an holm oak (Quercus ilex L.) stand in Corsica (Mediterranean island).*

Le sous-échantillonnage dans le massif forestier réalisé par l'intermédiaire d'un transect permet de connaître la structure du peuplement. La répartition des tiges de chêne vert est reportée dans la Figure 51.

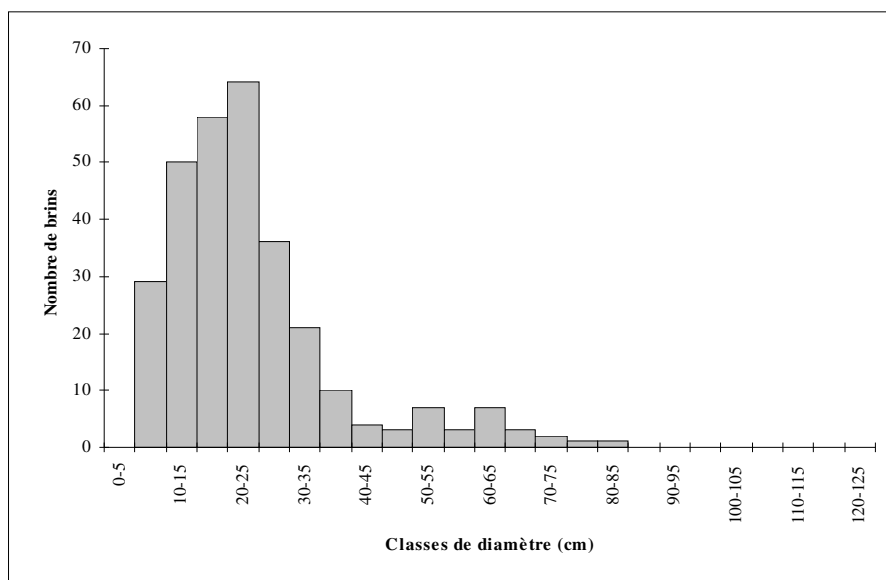


Figure 51 : Répartition du total des tiges de *Quercus ilex* (de plus de 5 cm de diamètre) par classe de taille de 5 cm dans le transect (6 400m²)

La détermination statistique de l'âge consiste à analyser la distribution des fréquences des tailles. Dans la nature, les tailles des individus de la même époque (appartenant à la même classe d'âge) présentent une distribution gaussienne autour de la moyenne. Chaque classe d'âge est encore nommée "sous-population" ou "cohorte" (Le Campion, comm. pers.).

Les cohortes sont déterminées par la méthode de Bhattacharya (1967) ou méthode des différences logarithmiques (Figure 52). Les conditions initiales d'application sont remplies :

(i) absence de classes vides, (ii) h doit être petit devant s (avec $h/s < 2.2$).

h : intervalle de la classe (5 cm)

s : écart-type à la moyenne totale ($s = 21.9$)

Les moyennes des cohortes sont données par la formule : $M_k = \lambda_k + h/2$

λ_k : point médian de l'intersection de la droite de régression avec l'axe des x

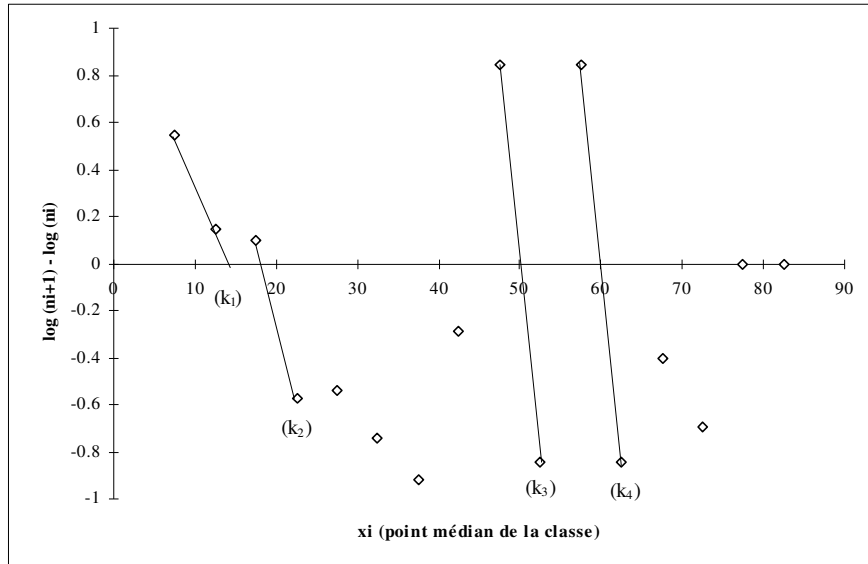


Figure 52 : Détermination des quatre cohortes de *Quercus ilex* dans le transect par la méthode de Bhattacharya (1967)

Avec la méthode graphique de Bhattacharya (1967), quatre cohortes (k) sont déterminées. Leurs caractéristiques sont résumées dans le Tableau XLIV : diamètres moyens (et écart-type) et estimation des effectifs théoriques de chaque cohorte. L'équation (1) (paragraphe 3.2.1, chapitre 3, première partie) de l'âge des brins en fonction de leur diamètre permet d'estimer les âges moyens des quatre cohortes.

Tableau XLIV : Le diamètre moyen et l'estimation des effectifs théoriques des cohortes sont calculés à partir de la méthode de Bhattacharya (1967). L'estimation des âges des cohortes est calculé d'après l'équation polynomiale (1) : $y = 1.42 x + 7.94 (x)^{1/2} - 2.34$

Cohortes	k_1	k_2	k_3	k_4
Diamètre moyen (cm)	16.8 ± 7.6	20.7 ± 6	52.5 ± 3.5	62.5 ± 3.8
Estimation des âges moyens (ans)	54 ± 19	63 ± 14	130 ± 7	149 ± 8
Estimation des effectifs théoriques (%)	44	50	3	3

D'autre part, dans l'ensemble des volis du massif, les diamètres à la base des souches cassées sont mesurés et reportés dans la Figure 53. Le diamètre moyen des brins est de 73.3 ± 24 cm. D'après l'équation (1), l'âge moyen estimé des arbres cassés est donc de 170 ± 46 ans.

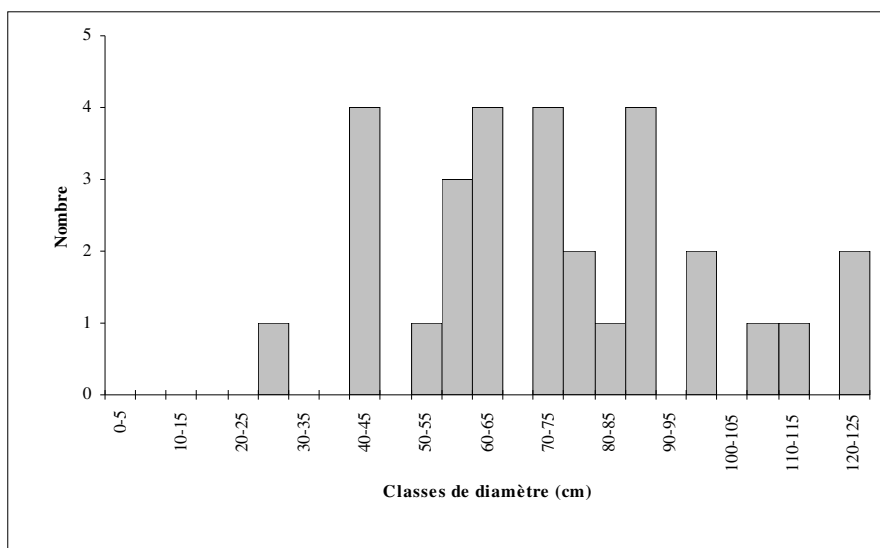


Figure 53 : Répartition des diamètres à la base des souches issues des vols de *Quercus ilex* (30 échantillons sur 15 ha)

3.2. Discussion - Conclusion

↳ Historique du peuplement actuel

L'analyse du peuplement de chênes verts du Fango à partir de la distribution des classes de diamètres des arbres par la méthode de Bhattacharya (1967), met en évidence plusieurs sous-populations qui correspondent à des événements historiques dans la vallée. Les plus vieux arbres datent du milieu du XIX^{ème} siècle (cohortes k_3 et k_4 , d'âges respectifs de 130 ± 7 ans et de 149 ± 8 ans). Cette période correspond au plein essor du charbonnage de bois dans la vallée qui a duré de 1935 (date qui correspond à l'âge de la cohorte k_2 de 63 ± 14 ans), jusqu'à la fin de la seconde guerre mondiale pour les dernières prises de bois dans le massif (date qui correspond à l'âge de la cohorte k_1 de 54 ± 19 ans). L'abandon de ces activités a permis le vieillissement du peuplement de chênes verts qui se traduit aujourd'hui par de nombreux vols dans l'ensemble du massif (Panaïotis *et al.* 1995).

A l'heure actuelle, la majeure partie des effectifs de chênes verts dans le massif (94 %) est représentée par des jeunes tiges (cohortes k_1 et k_2) qui sont essentiellement des brins de cépées. Il y a donc eu des coupes forestières dans ce massif qui ont donné lieu à un renouvellement des souches.

↳ Âge de mortalité naturelle des chênes verts

Quelques auteurs ont essayé de mettre en relation l'âge des arbres avec leur hauteur (*Quercus ilex* L. (Miglioretti 1987a & b)), avec les accroissements courants annuels cumulés (*Quercus afares* Pomel. et *Quercus canariensis* Willd. (Messaoudene & Tessier 1991)), ou avec la croissance du diamètre du tronc (*Quercus petraea* Liebl. (Lemée 1987) et en mélange avec *Fagus sylvatica* L. (Lemée 1989)). La relation polynomiale établie entre l'âge des chênes verts et leur diamètre semble statistiquement valable sur l'intervalle d'étude. Cependant, cette relation est utilisable pour des conditions stationnelles (facteurs biotiques et abiotiques, historique sylvicole) similaires à celles du Fango et pour des échantillons d'un diamètre à la base inférieur à 67.8 cm, car il n'a pas été trouvé d'arbres sains au-delà de ce diamètre dans les coupes de bois. On peut tout de même avancer que l'estimation de l'âge des brins d'un diamètre de 73.3 ± 24 cm à partir de l'équation (1) est acceptable.

L'âge moyen de mortalité du peuplement de chênes verts dans la vallée du Fango est donc de **170 ± 46 ans**. Cet âge est moins élevé que les âges avancés par Morandini (1981) en Afrique du Nord, ou Ducrey (1988b) dans le Midi de la France, qui sont de l'ordre de deux cents à deux cent cinquante ans pour cette espèce. Dans la forêt

de Fontainebleau, la durée de vie des chênes sessiles peut dépasser quatre cent soixante-dix ans (Lemée 1987), alors que dans les peuplements mixtes, elle est de deux cents ans lorsque le hêtre domine, et de trois cents ans lorsque le chêne domine (Lemée, 1989). Dans la forêt de Bialowiesza, les arbres ont souvent plus de deux cents ans et quelques-uns dépassent les quatre cents ans (Falinski 1978). Cet écart rencontré entre la durée de vie moyenne des différents chênes peut trouver une explication dans le fait que la forêt du Fango serait une futaie sur souche (renouvellement à partir de rejets) dans sa majeure partie (Ducrey 1988b) et non pas une futaie de franc pied (régénération à partir de glands). Les vieux brins de *Quercus ilex* mesurés dans le massif, sont issus de souches. Il est actuellement impossible de connaître l'âge et le nombre de coupes que ces dernières ont subi.

En Corse, les futaies monospécifiques de chêne vert ne sont pas rares. A l'intérieur de ces massifs, les volis existent dans les plus vieux peuplements (forêts communales de Multifao, Solaro, Zoza-Altogene, Lèvie à Bacino...). Les arbres qui évoluent en volis peuvent atteindre des diamètres moyens supérieurs à ceux du Fango, en particulier sur des sols alluviaux (et non sur colluvions de roches peu altérables comme les rhyolites). Les âges de mortalité sont propres aux espèces mais ils sont aussi dépendants des conditions stationnelles (profondeur du sol, conditions climatiques, densité, état sanitaire...).

☞ Cause de mortalité des chênes verts

Les arbres présentant les plus gros diamètres sont très souvent isolés et ne représentent plus que 6 % du peuplement (cohortes k_3 et k_4). Ce sont ces arbres qui vont provoquer des trouées naturelles. En effet, si l'on examine la distribution du diamètre des brins issus des volis (Figure 53), celle-ci est différente de la répartition du peuplement encore sur pied (Figure 51). Les causes de la chute des arbres sont essentiellement dues à la sénescence des chênes verts. Dans la forêt de Fontainebleau (Lemée 1987), la répartition en classes de diamètre des chênes sessiles a une dispersion identique à celle des individus encore vivants. La mortalité dans ce cas est indépendante de l'âge (Lemée 1987).

Il y a donc dans la forêt de chênes verts du Fango, une situation nouvelle. Les arbres qui tombent provoquent des trouées simples (Riéra 1983), seuls les éléments du maquis sont endommagés (Panaïotis *et al.* 1995). Dans notre massif d'étude, ces trouées naturelles sont essentiellement des "volis" qui se distinguent des "chablis" par le fait que ce sont les troncs qui cassent et non l'arbre entier qui se déracine (Oldeman 1990). Cet affaiblissement du tronc jusqu'à sa rupture est l'aboutissement de la phase de "sénescence" décrite par Watt (1947), qui s'annonce par un dépérissement à la cime conjointement à l'apparition de parasites de faiblesse (Faille *et al.* 1984a). Plusieurs facteurs se combinent pour affaiblir l'arbre : attaques d'insectes (galeries dans le bois), attaques mycologiques (le duramen est généralement détruit par des champignons qui s'infiltrent longitudinalement entre les vaisseaux, en formant des plaques caoutchouteuses), appauvrissement du sol en éléments minéraux (?), (Les travaux actuels sur le dépérissement des chênes sont effectués essentiellement sur les chênes rouvres, pédonculés et le chêne rouge d'Amérique - Delatour 1990, Lévy *et al.* 1994, Nagelsein 1994 -). Il ne s'agirait non pas d'une sénescence physiologique, car la physiologie des branches et des feuilles est la même chez les vieux arbres et les jeunes arbres (Roy, *ab ora*), mais de fractures à l'intérieur de l'arbre qui impliquent une diminution de la circulation de sève dans les branches, correspondant à une sénescence physique. Le tronc creux s'effondre soit progressivement, devenant un "chandelier" (Lemée 1987), soit instantanément à la suite probablement d'un fort coup de vent. Dans les deux cas, la mort par sénescence des arbres est un phénomène continu, de nature intrinsèque (Lemée 1987 ; Faille *et al.* 1984b) *a contrario* du déracinement des arbres vivants par les tempêtes qui est épisodique.

Les chablis existent cependant dans la forêt du Fango. Ils sont rares et très localisés dans le haut d'un vallon sur une petite parcelle de forte pente et de sol peu profond où la futaie de chênes verts a une forte densité (de l'ordre de 500 tiges/ha). La compétition racinaire latérale doit jouer un grand rôle dans le déséquilibre entre la hauteur des arbres et leur enracinement. D'autres chablis exceptionnels ont été rencontrés (deux dans l'ensemble de la forêt domaniale) qui ont fait suite à un déboisement important autour d'un semencier laissé dans une coupe (ou « réserve »), sur forte pente.

☞ Problème du renouvellement naturel à partir des souches âgées

Lorsque les cépées issues de vieilles souches sont tronçonnées, l'observation des plateaux montre qu'un bon nombre de rejets de petit diamètre présentent un pourrissement au coeur. De plus, des volis secondaires ont été observés (définition au paragraphe 5.2, chapitre 2, deuxième partie). Ils correspondent à la chute de la cépée reconstituée autour d'un brin principal mort sur pied ou d'un volis élémentaire. Les rejets meurent sur pied à leur tour et, dans une phase secondaire, finissent par tomber. La souche est définitivement morte et donc incapable de

fournir de nouveaux rejets. Ce type de volis est rare pour le moment (moins de 5 %), mais il est possible qu'il en existe de plus en plus si les rejets émis à partir de vieilles souches ne sont plus viables, car trop atteints par le pourrissement du duramen et incapables de s'affranchir de la souche-mère. Même si ces observations ne sont pas généralisables à l'ensemble du peuplement, le renouvellement à partir de souches dont le brin principal meurt de sénescence, semble être compromis en raison du degré de pourrissement des souches (donc de leur âge) et de l'affranchissement des éventuels rejets vis-à-vis de la souche-mère (qui va définir le degré de pourrissement des rejets). Par conséquent, le renouvellement naturel actuel de la futaie âgée de chênes verts vers un taillis ne gage pas de la pérennisation de la forêt sans intervention de l'homme, avant que les souches ne soient trop âgées. L'étude de la régénération à partir des semis permettra de mieux cerner les potentialités de cet écosystème méditerranéen à se régénérer pour produire des arbres de franc pied, qui succéderont à la futaie sur souche pluri-centenaire.

4. APPORT DE L'ANALYSE DES STRUCTURES DES SEMIS ET DES REJETS A LA CONNAISSANCE DES POTENTIALITES DYNAMIQUES DU PEUPLEMENT

Une partie de cette étude est réalisée avec la collaboration de M. M'Hamedi (1994) dans le cadre d'un stage de six mois en DESS "Ecosystèmes Méditerranéens" à l'Université de Corte (transect et structure de la régénération dans les trouées).

L'étude de la structure de la régénération à un instant donné dans le massif, qui évolue de façon naturelle depuis une cinquantaine d'années, va donner des éléments de réflexion sur les potentialités de régénération et de renouvellement de ce peuplement.

4.1. Résultats

Cette étude s'effectue par un comptage systématique des semis et des rejets par classe de hauteur dans le transect. La répartition de ces derniers sous les différents couverts de maquis et de chênes verts est étudiée par une analyse en composantes principales (ACP)(Figure 54).

⇔ L'**axe 1**, contribuant à 31.7 % de l'inertie totale, est un axe décrivant la structure de la végétation (Figure 54). Les variables à plus fortes contributions sont, pour le côté positif, la densité de chêne vert (dCV : 0.29) et son recouvrement (CV1 : 0.31 et CV2 : 0.29), et, pour le côté négatif de l'axe, les recouvrements des maquis de 0.30 m à 5 m (maq1 : -0.34 et maq2 : -0.32) et la présence des jeunes plants de chêne vert de 0.80 m à 5 m (s2 : -0.38, s3 : -0.36 et s4 : -0.29). D'une manière globale, cet axe oppose donc, le recouvrement du maquis et la présence de jeunes brins de chêne vert de plus de 0.80 m, avec celui des chênes verts adultes. Les semis dont la hauteur est inférieure à 0.80 m (s1), se répartissent indépendamment selon la couverture arbustive et arborée.

⇔ L'**axe 2**, contribuant à 12.9 % de l'inertie totale, est un axe relatif à la position des rejets dans le transect. Les variables à forte contribution sur cet axe sont, les rejets de toutes les classes de hauteur (r1 : 0.52, r2 : 0.40, r3 : 0.42 et r4 : 0.37) qui s'opposent aux semis inférieurs à 0.80 m (s1 : -0.24). Les rejets, au contraire des jeunes semis (s1), sont présents en grand nombre de façon très localisée dans le transect. Ces rejets constituent un troisième groupe (avec le maquis et les grands chênes verts) ; ils sont issus, soit de la base d'un gros brin de chêne sénescant, soit d'une jeune cépée, et ils peuvent s'isoler de la souche-mère par affranchissement du brin. La projection des semis sur ce même axe met en évidence leur affranchissement vis à vis du maquis au cours de leur croissance (de s1, moins de 0.80 m à s4, de 3 à 5 m).

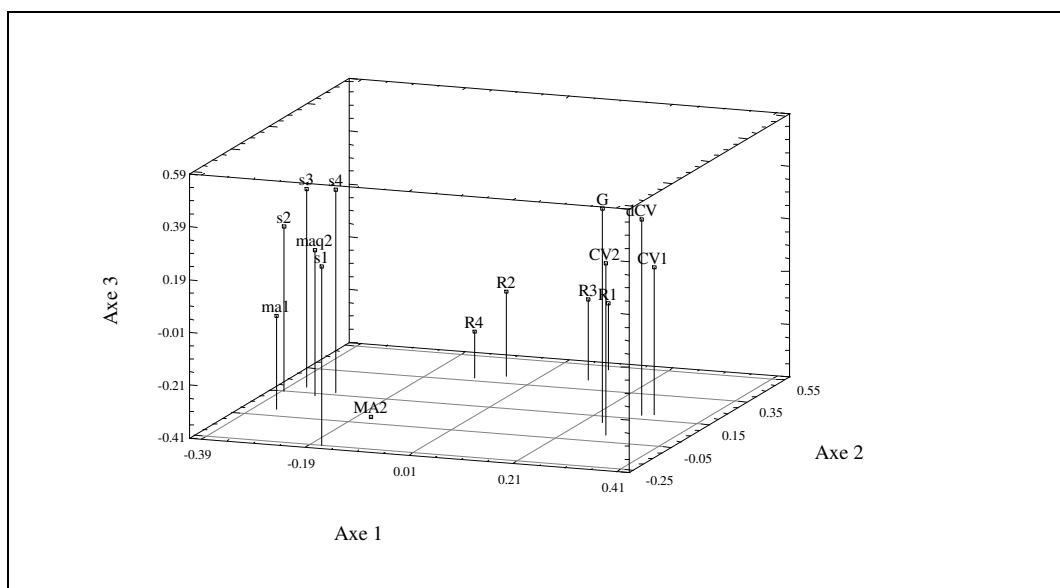


Figure 54 : Projection des points-variables sur l'espace factoriel 1/2/3 de l'analyse en composantes principales représentant 56.5 % de l'inertie totale du nuage de points

Codes :

s1 : jeunes plants de <i>Quercus ilex</i> (0 à 0.8 m)	r1 : rejets de <i>Quercus ilex</i> (0 à 0.8 m)
s2 : jeunes plants de <i>Quercus ilex</i> (0.8 à 1.6 m)	r2 : rejets de <i>Quercus ilex</i> (0.8 à 1.6 m)
s3 : jeunes plants de <i>Quercus ilex</i> (1.6 à 3 m)	r3 : rejets de <i>Quercus ilex</i> (1.6 à 3 m)
s4 : jeunes plants de <i>Quercus ilex</i> (3 à 5 m)	r4 : rejets de <i>Quercus ilex</i> (3 à 5 m)
CV1 : recouvrement de <i>Quercus ilex</i> (plus de 10 m)	ma1 : recouvrement du maquis (de 1.2 à 5 m)
CV2 : recouvrement de <i>Quercus ilex</i> (de 5 à 10 m)	ma2 : recouvrement du maquis (moins de 1.2 m)
MA2 : recouvrement du maquis (plus de 5 m)	dCV : densité des tiges de <i>Quercus ilex</i>
G : surface terrière de <i>Quercus ilex</i>	

⇔ L'axe 3, qui contribue à 11.8 % de l'inertie totale du nuage de points, illustre l'opposition entre les semis inférieurs à 0.80 m et les recouvrements du maquis et du chêne vert. Les variables à plus fortes contributions sont, pour le côté positif, la densité de chêne vert (dCV : 0.33), la surface terrière (G : 0.40) et les semis de plus de 1.60 m de hauteur (s3 : 0.34 et s4 : 0.35), et pour le côté négatif de l'axe, le recouvrement du maquis haut de plus de 5 m (MA2 : -0.23) et les rejets de 3 à 5 m (r4 : -0.23). Cet axe montre que la présence des petits plants de chêne vert est indépendante de ces deux formations ligneuses (M'Hamedi 1994) et des trouées, les glands germant aussi bien sous couvert qu'à la lumière (Plaisance 1965).

4.2. Discussion-Conclusion

Les résultats de l'analyse en composantes principales, font apparaître que jusqu'à une hauteur de 80 cm, les jeunes plants sont présents partout, indépendamment du couvert qui les domine. De 0.80 à 3 m (s2 et s3), ils sont plus directement inféodés au recouvrement du maquis. Les gaulis de 3 à 5 m sont très rares ; ils sont présents en bas de vallon, où le sol est plus profond et le couvert du maquis plus important (M'Hamedi 1994).

Il existe donc un potentiel de régénération (et de renouvellement) dans l'ensemble du peuplement. Cependant, nous n'avons pas déterminé les mécanismes qui permettent la réussite de cette régénération jusqu'à la reconstitution d'un peuplement fermé. L'étude spécifique des trouées naturelles dans une forêt mature devrait nous renseigner sur son fonctionnement.

5. ROLE PARTICULIER DES TROUEES NATURELLES DANS LA DYNAMIQUE DU PEUPLEMENT

En forêt primaire, la population végétale met en jeu des processus de régénération qui apparaissent à la faveur des trouées (Durrieu de Madron 1993). Ces ouvertures, engendrées par la mort naturelle d'arbres, modifient d'une manière brusque les conditions écologiques d'une **forêt inexploitée** (Faille *et al.* 1984a), constituant ainsi, le moteur de la sylvigénèse (Oldeman 1978, Florence 1981). L'étude de l'origine et de l'évolution des trouées naturelles est fondamentale pour comprendre la dynamique interne de ces forêts (Faille *et al.* 1984a).

5.1. Datation des trouées naturelles

La futaie de chêne vert du Fango se caractérise aujourd'hui par des chutes naturelles d'arbres de plus en plus nombreuses dues à l'arrêt total du charbonnage du bois depuis une cinquantaine d'années. Cette diminution de la pression anthropique sur la forêt permet d'envisager une étude de son évolution naturelle à partir des trouées (sans l'intervention de l'homme). Le choix du matériel d'étude porte sur un massif peu exploité depuis 1827 au moins (Onf 1992). Afin d'évaluer cette dynamique naturelle relativement récente, il nous faut mettre au point une technique de datation des trouées naturelles suffisamment précise pour obtenir un échantillonnage chronologique, correspondant à l'ouverture de la végétation, par la chute d'un vieux chêne vert, jusqu'à la fermeture complète du milieu.

Ces résultats font l'objet d'un article publié dans la revue des Annales des Sciences Forestières sous la référence : Panaïotis C., Loisel R. & Paradis G., 1995. Dating of natural gaps in the holm oak forest (*Quercus ilex* L.) in the MAB reserve of the Fango (Corsica) by reading the rings of maquis components. *Ann. Sci. For.*, **52** (5) : 477-487.

5.1.1 Introduction

Les trouées occasionnées par la chute naturelle d'arbres ont fait l'objet de nombreuses études : (i) en forêt tropicale (Oldeman 1974, Florence 1981, Huc & Rosalina 1981, Rollet 1983, Riéra & Alexandre 1988, Hartshorn 1989, Durrieu de Madron 1993) et (ii) en forêt tempérée (Falinski 1977, Walter 1979a & b, Faille *et al.* 1984a & b, Collins & Pickett 1987, Koop & Hilgen 1987, Lemée *et al.* 1991).

A notre connaissance, il y a eu très peu de travaux réalisés dans ce domaine en forêt méditerranéenne et en particulier sur les futaies de chêne vert (M'Hamedi 1994).

Les fréquences et les intensités des diverses perturbations, en région méditerranéenne, au cours des siècles (incendies, coupes de bois de chauffage ou de charbonnage, pâturage ...), ne permettent plus d'observer aujourd'hui de grands massifs forestiers ayant évolué de façon naturelle sur une longue période. Seul Barbéro (1990a) signale l'existence de chablis dans le Midi de la France (Vidauban, Trabuc, La Verne), et fait quelques remarques sur la régénération dans ces trouées naturelles.

Les trouées naturelles étant « le point de départ de la sylvigénèse » et « le siège d'établissement des semis » (Lemée 1989), il était donc intéressant d'étudier leur contribution dans la dynamique de régénération de ce peuplement âgé.

Le chablis est, d'après la définition d'Oldeman (1990), « le déracinement d'un arbre, l'arbre déraciné, l'amas inaccessible de végétation et de branches cassées et survivantes, l'ouverture (*the gap*) de la canopée de la forêt ». L'auteur le distingue du volis qui est « la cassure du tronc d'un arbre (causée le plus souvent par la tempête), la partie haute de l'arbre cassée et tombée, l'amas de végétation et de branches, et la trouée (*the gap*) ».

Ce paragraphe porte sur la recherche d'une méthode pour dater les trouées naturelles. Cette datation est rarement directe. Faille *et al.* (1984a) et Koop & Hilgen (1987) utilisent une catastrophe naturelle connue (tempête de 1967) et situent leurs chablis avant ou après cet événement par comparaison de l'état de décomposition des troncs à terre. Dans le cas des forêts tropicales, la colonisation par des espèces opportunistes crée de véritables « lignes de semis » le long du tronc au sol. Brokaw (1982) parle d'une nouvelle classe d'âge qui apparaîtrait. La datation de l'évènement semble poser des problèmes, mais aucune explication n'est donnée quant à la méthode employée. Rollet (1983) considère quatre classes d'âge des trouées : « très récentes, récentes, vieilles et très vieilles » sans expliquer toutefois ses critères de subdivision. Riéra (1986) nous dit que « l'estimation de l'âge d'un chablis est délicate ».

Le but de ce travail est de trouver un ou plusieurs marqueurs qui permettent de dater l'évènement avec précision afin d'entreprendre par la suite, l'étude de la régénération naturelle dans les futaies de chêne vert de l'étagé mésoméditerranéen.

5.1.2 Résultats - Discussion

Le comptage des cernes de chaque échantillon nous permet d'évaluer leur âge (Tableau XLV) suivant les techniques classiques de dendrochronologie (De Martin 1974).

En premier lieu, nous pensions utiliser *Fraxinus ornus* comme marqueur de l'âge des trouées. Notre hypothèse était basée sur le fait qu'il se comporte comme une espèce opportuniste, c'est-à-dire qu'il profite de ces clairières naturelles pour s'implanter en nombre important, grâce à sa dissémination de type anémochore. Cependant, ces clairières n'ont pas une surface suffisante (120 m² pour la plus grande) pour qu'il y ait, véritablement, colonisation. De plus, sa présence en sous-bois est loin d'être rare (voir Annexe, le relevé 4C correspondant à la futaie témoin, sans ouverture). Il caractérise une sous-association phytosociologique avec le chêne vert : le *Quercetum ilicis galloprovinciale-ornetosum* (Allier & Lacoste 1980) Gamisans 1988 (Gamisans 1991).

Le frêne à fleurs, malgré son caractère caducifolié, présente des faux et doubles cernes. Il est capable d'attendre très longtemps en sous-bois le moment favorable à sa croissance en hauteur (trouée dans la canopée). Il lui arrive de s'infiltrer dans le maquis pour atteindre la lumière (voir Tableau XLV, Volis V, un sujet de 40 ans avec un diamètre de 1.4 cm). Par conséquent, les cernes sont très rapprochés et donc difficilement distinguables. Une augmentation nette de croissance des premiers cernes correspondant à la mise en lumière brutale des sujets (Lemée 1985) peut néanmoins être observée sur certains échantillons (Tableau XLV : au volis III, l'échantillon de *Fraxinus ornus* présente des cernes plus espacés à 14 ans). Les datations des trouées ne peuvent pas s'effectuer uniquement à partir des résultats donnés par la lecture des cernes de *Fraxinus ornus*, que l'on peut quand même considérer comme un marqueur temporel indirect.

Les datations, effectuées à partir des rejets de tiges de *Phillyrea latifolia*, donnent des résultats tout à fait cohérents avec le degré de décomposition des arbres au sol. Ses cernes sont très lisibles. Le nouveau rejet bénéficie de tout le système racinaire de l'arbuste (ou de l'arbre) et de l'apport lumineux intense occasionné par la trouée. Le gain de croissance en diamètre est donc suffisamment important pour bien localiser la séquence correspondant à une année de cernes (car cette espèce présente des doubles cernes, dûs à plusieurs pousses annuelles).

Tableau XLV : âge (en nombre d'années), diamètre (en cm) et hauteur (en cm) des différents échantillons récoltés dans les volis

	âge	diam.	haut.		âge	diam.	haut.
VOLIS I				VOLIS V			
<i>Fraxinus ornus 1</i>	7	0.8	117	<i>Fraxinus ornus 1</i>	40	1.4	520
<i>Fraxinus ornus 2</i>	13	1.2	178	<i>Fraxinus ornus 2</i>	14	1.2	120
<i>Fraxinus ornus 3</i>	16	1.2	173	<i>Phillyrea latifolia 1</i>	16	3.1	450
<i>Phillyrea latifolia 1</i>	7	1.5	280	<i>Phillyrea latifolia 2</i>	16	3.7	410
<i>Phillyrea latifolia 2</i>	8	1.3	90	VOLIS VII			
<i>Phillyrea latifolia 3</i>	7	0.8	80	<i>Fraxinus ornus</i>	17	1.6	290
<i>Phillyrea latifolia 4</i>	8	2.2	90	<i>Phillyrea latifolia 1</i>	18	4.2	400

VOLIS II				<i>Phillyrea latifolia</i> 2	18	3.7	350
<i>Fraxinus ornus</i> 1	6	0.7	125	<i>Phillyrea latifolia</i> 3	18	3.5	450
<i>Fraxinus ornus</i> 2	5	0.8	70	<i>Quercus ilex</i>	17	1.8	250
<i>Phillyrea latifolia</i> 1	6	1.1	205	<i>Arbutus unedo</i>	18	2.8	310
<i>Phillyrea latifolia</i> 2	6	1.2	160	VOLIS VIII			
<i>Arbutus unedo</i>	6	1.6	70	<i>Fraxinus ornus</i> 1	13	1.1	230
VOLIS III				<i>Fraxinus ornus</i> 2	13	1.5	260
<i>Fraxinus ornus</i>	26	4.4	500	<i>Phillyrea latifolia</i> 1	6	1.4	230
<i>Phillyrea latifolia</i> 1	14	2.5	350	<i>Phillyrea latifolia</i> 2	18	3.1	440
<i>Phillyrea latifolia</i> 2	14	2.2	360	<i>Phillyrea latifolia</i> 3	6	1.6	210
<i>Viburnum tinus</i>	14	1.4	210	VOLIS IX			
<i>Quercus ilex</i>	14	1.1	120	<i>Phillyrea latifolia</i> 1	4	1.2	180
VOLIS IV				<i>Phillyrea latifolia</i> 2	2	0.4	45
<i>Fraxinus ornus</i> 1	12	1.3	140	<i>Phillyrea latifolia</i> 3	2	0.6	90
<i>Fraxinus ornus</i> 2	14	0.8	138	VOLIS X			
<i>Phillyrea latifolia</i> 1	12	2.8	400	<i>Phillyrea latifolia</i> 1	19	2.8	470
<i>Phillyrea latifolia</i> 2	12	2.2	330	<i>Phillyrea latifolia</i> 2	19	3.3	310
<i>Phillyrea latifolia</i> 3	11	3.1	390	<i>Phillyrea latifolia</i> 3	19	4.4	520

L'estimation de l'âge des volis est réalisée essentiellement à partir de ce matériel qui semble avoir la meilleure réponse au bris de tige, occasionné par la chute du chêne vert (Tableau XLVI).

Tableau XLVI : Estimation de l'âge des volis (en nombre d'années)

VOLIS	VI	IX	II	I	IV	III	V	VII	VIII	X
âge	0	2	5	7	12	14	16	17	18	19

Le volis VI correspond à une chute de chêne vert au printemps 1993. Le temps de réponse des *Phillyrea* à rejeter doit dépendre de la saison à laquelle le volis se crée. On peut l'estimer à une année, dans les cas les plus longs, la pousse du printemps suivant correspondant au "zéro" de cernes. Le premier cerne visible correspond à la première année de croissance du rejet. Les premiers cernes des rejets de *Phillyrea latifolia* sont beaucoup mieux marqués que les cernes des germinations (de *Quercus ilex* par exemple) qu'il est difficile de dater à plus ou moins un an près.

Au volis IX, l'échantillon n°1 dans le Tableau XLV est issu d'une branche préexistante, c'est pourquoi l'âge de cette trouée est de deux ans.

Le volis V, nous donne une idée du temps de fermeture de ces trouées. Seize ans seraient donc nécessaires à la cicatrisation du milieu pour un volis de moins de 100 m², avec un taux de fermeture de 95 % (le taux de fermeture correspond à la projection verticale du houppier de la strate arborée (A1 ; A2) et de la strate arbustive haute (a1)).

Sur le terrain, le volis VII ne présente pratiquement plus aucune trace de bois de chêne vert décomposé au sol. Les restes des troncs sont encore visibles pour les volis VIII et X.

Il faudrait donc un peu moins d'une vingtaine d'années pour que le tronc se décompose dans les conditions biotiques et abiotiques de notre vallon.

Les autres espèces du maquis (hormis *Phillyrea latifolia*) donnent parfois des informations complémentaires pour estimer de manière plus formelle, l'âge de ces volis.

⇒ *Erica arborea* casse franchement au niveau de sa tige. C'est au niveau de la souche que les rejets sont émis. N'étant pas forcément contemporains à la trouée, ces rejets sont de mauvais marqueurs car ils peuvent apparaître à la suite de l'étiollement du brin principal par manque de lumière.

⇒ *Arbutus unedo* montre une grande capacité à rejeter de la tige, mais on le rencontre moins fréquemment que *Phillyrea latifolia* (voir Annexe). La probabilité, pour qu'il soit endommagé par la chute du chêne, est donc faible. Il reste un bon marqueur temporel potentiel (datation à comparer avec celle fournie par *Phillyrea*).

⇒ *Viburnum tinus* est, quant à lui, trop rare dans le sous-bois (voir Annexe). Il ne peut, en outre, constituer un marqueur intéressant car la tige plie et ne casse pas du fait de son faible diamètre. On a recueilli un seul échantillon dans les dix volis.

⇒ *Quercus ilex* en tant qu'arbuste est présent le plus souvent à proximité du volis. Le couper nous donnerait certainement des informations intéressantes (augmentation de la croissance des cernes), mais on se priverait alors du seul matériel (parfois deux à trois individus) d'étude de la pérennisation de la futaie de *Quercus ilex* mis à notre disposition. Le carottage de ces individus à la tarière de Pressler est souvent très difficile et la lecture des cernes est rendue délicate par la présence des tanins (Zhang 1987).

Les semis, parfois nombreux, sont antérieurs à la chute de l'arbre. Les glands présents lors de l'événement (banque de graines) ou postérieurs à la chute (glandée issue de semenciers situés à proximité) bénéficient certainement de l'apport lumineux pour germer ou pour avoir une croissance plus rapide. Ils ne peuvent donc pas nous donner une date précise du volis.

5.1.3 Conclusion

Phillyrea latifolia est donc le meilleur marqueur des trouées naturelles issues de la chute de gros chênes verts. Cette espèce présente des qualités particulières :

- ⇒ C'est l'essence du maquis qui côtoie le plus longtemps le chêne vert en futaie dense, en raison de son comportement forestier et de sa capacité à dominer en taille *Arbutus unedo* et *Erica arborea*.
- ⇒ Sa présence, quasi systématique, le rend plus apte à être endommagé.
- ⇒ Sa capacité exceptionnelle à rejeter de tige fournit un point zéro de la trouée.
- ⇒ L'aspect très lisse de l'écorce de ses rejets par rapport au tronc « d'origine » permet leur reconnaissance facile même vingt ans après l'événement.
- ⇒ Enfin, ses cernes sont très lisibles.

Cependant la multiplication de l'échantillonnage et les données apportées par d'autres espèces (*Arbutus unedo*, *Fraxinus ornus*, *Quercus ilex*) sont nécessaires pour confirmer les résultats.

La précision de cette datation est d'environ une année, ce qui reste tout à fait acceptable par rapport aux travaux réalisés dans d'autres forêts.

5.2. Diversité des trouées naturelles

5.2.1 Introduction

La forêt représente un système complexe où trois processus entrent en jeu, la mort, la régénération et la croissance (Durrieu de Madron 1993).

La mortalité des arbres est décrite par de nombreux auteurs en forêt tropicale (Oldeman 1974, 1978, Florence 1981, Riéra 1983, Rollet 1983, Loffeier 1989, Durrieu de Madron 1993). Riéra (1995) les synthétisent ainsi :

- ⇒ l'arbre mort sur pied
- ⇒ le chablis élémentaire (chute d'un seul arbre)
- ⇒ le volis (chute d'une branche ou d'une partie de l'arbre)

- ⇒ le chablis multiple (chute de plusieurs arbres)
- ⇒ le chablis complexe (chutes décalées dans le temps de plusieurs arbres)
- ⇒ le chablis primaire (l'arbre qui crée l'ouverture)
- ⇒ le chablis secondaire (l'arbre détruit par la formation d'un chablis primaire)

5.2.2 Résultats-Discussion

Nos observations, pendant plusieurs années sur un massif d'environ 5 000 ha de chêne vert en mosaïque avec du maquis haut, permettent de constater qu'il existe des différences dans les types de mortalité d'une futaie de chênes verts par rapport à ceux décrits ci-dessus.

Les différents types de mortalité naturelle des chênes verts rencontrés dans la vallée du Fango et leurs fréquences relatives se résument ainsi (Figure 55 et Figure 56) :

⇒ l'arbre mort sur pied :	4.5 %
⇒ le chablis élémentaire (déracinement d'un arbre) :	13.0 %
⇒ le volis élémentaire (chute d'une partie de l'arbre) :	73.5 %
⇒ le volis multiple (chute de plusieurs arbres) :	4.5 %
⇒ le volis secondaire (chute de la cépée reconstituée après un premier volis) :	4.5 %

Ces différents types de mortalité présentent des **potentialités de renouvellement** différentes.

⇒ **L'arbre mort sur pied**, s'il a été capable de rejeter, est entouré d'une cépée qui s'est constituée sur sa souche (Figure 55a). Les rejets peuvent atteindre la canopée avant la disparition de l'arbre par volis « séquentiels ». Ces volis se succèdent dans le temps et ne forment pas de trouées de surface suffisante pour modifier le milieu.

⇒ Le **chablis élémentaire** est un déracinement total de la souche (Figure 56b). La souche ne peut donc plus émettre de rejets. La chute de l'arbre peut casser des branches des chênes verts voisins ainsi que l'arbousier, le filaria et la bruyère arborescente s'ils sont en mosaïque dans la chênaie. La trouée comporte un pôle proximal, une aire médiane et un pôle distal (Oldeman 1978, Florence 1981, Riéra 1983). La surface d'ouverture engendrée par un seul arbre est en moyenne d'une centaine de mètres carrés.

⇒ Le **volis élémentaire** correspond à la cassure du tronc à une certaine hauteur (de 0 à 2.50 m). La souche reste enracinée dans le sol et donc potentiellement capable de rejeter (Figure 56a). En fait, une trentaine de pourcent de ces vieilles souches cassées ne fournissent plus de rejets. Certaines cépées se sont constituées avant la chute du brin principal (Figure 55b). Cette chute va entraîner un ou deux brins de la cépée. Les autres souches présentent parfois un rejet dominant qui était présent avant la chute du brin principal. Ces rejets souvent mal formés (tige tordue) vont bénéficier de l'apport lumineux pour se développer. La surface de ces trouées est relativement identique à celle des chablis élémentaires. Les volis élémentaires constituent la grande majorité des types de mortalité naturelle du chêne vert rencontrés (un peu moins de trois-quart des cas).

⇒ Le **volis multiple** est une cassure de plusieurs arbres (généralement deux) qui se trouvent à proximité et dans le même état de faiblesse sanitaire (arbres d'un âge sensiblement équivalent). Les surfaces d'ouverture engendrées par la chute de deux chênes sont de l'ordre de 200 à 250 m². Ces volis sont rares (moins de 5 %). La capacité des souches à rejeter est identique à celle des souches des volis élémentaires. La cassure du tronc peut s'effectuer jusqu'à 3.50 m de hauteur.

⇒ Le **volis secondaire** correspond à la chute de la cépée reconstituée autour d'un brin principal mort sur pied ou d'un volis élémentaire. Les rejets meurent sur pied à leur tour et finissent par tomber dans une phase secondaire (Figure 55c). La souche est définitivement morte et donc incapable de fournir de nouveaux rejets. Ce type de volis est rare pour le moment (moins de 5 %), mais il est possible qu'il en existe de plus en plus si les rejets émis à partir de vieilles souches ne sont plus viables, car trop atteints par le pourrissement du duramen et incapables de s'affranchir de la souche-mère. Ces volis ne représentent guère de plus grandes surfaces d'ouverture que les volis élémentaires car les brins de la cépée n'ont plus de frondaison et ne représentent ni un poids, ni une biomasse importante. Ils tombent préférentiellement dans le sens de la pente (M'Hamedi 1994). Cependant, ils permettent un temps d'ouverture plus long dans le temps que les autres volis.

5.2.3 Conclusion

Il existe donc une certaine variabilité entre les surfaces dégagées par les différents types de mortalité des chênes verts et leur temps d'ouverture, même si le volis élémentaire est la forme la plus largement rencontrée.

D'une manière générale, en forêt, suivant le type de mortalité et l'importance des dégâts générés, il en résulte soit une régénération par substitution (pour les faibles ouvertures), soit une régénération par des mécanismes de successions, d'autant plus importants que la taille des ouvertures est grande (Riéra 1995). La chute d'un arbre dans une forêt dense provoque une trouée qui modifie notamment les conditions d'éclairement et de température au sol. A partir de cet évènement, toute une dynamique de succession végétale va s'engager. Ces trouées naturelles représentent le moteur de la sylvigénèse qui est très étudié en forêt tropicale (Ashton 1978, Hartshorn 1978, Brokaw 1982, Hladik 1982, Ducrey & Labbé 1986, Oldeman 1989), ainsi qu'en forêt tempérée (Falinski 1977, Barden 1981, Korpel 1982, Faille *et al.* 1984b, Lemée 1985, Lemée *et al.* 1991, Bray *et al.* 1994, Bruciamacchie *et al.* 1994). Il est intéressant de constater s'il existe, en forêt méditerranéenne, un tel phénomène de dynamique interne à l'écosystème car les perturbations sont généralement liées aux activités humaines (Puerto & Rico 1988, Traubaud 1995).

Dans le massif d'étude, les trouées naturelles sont, pour la plupart, des volis élémentaires issus de la mort d'un chêne vert. L'étude de la composition floristique et structurale que l'on rencontre dans ces trouées, doit permettre de montrer s'il existe une réelle succession végétale dans le processus de recolonisation de ces trouées.

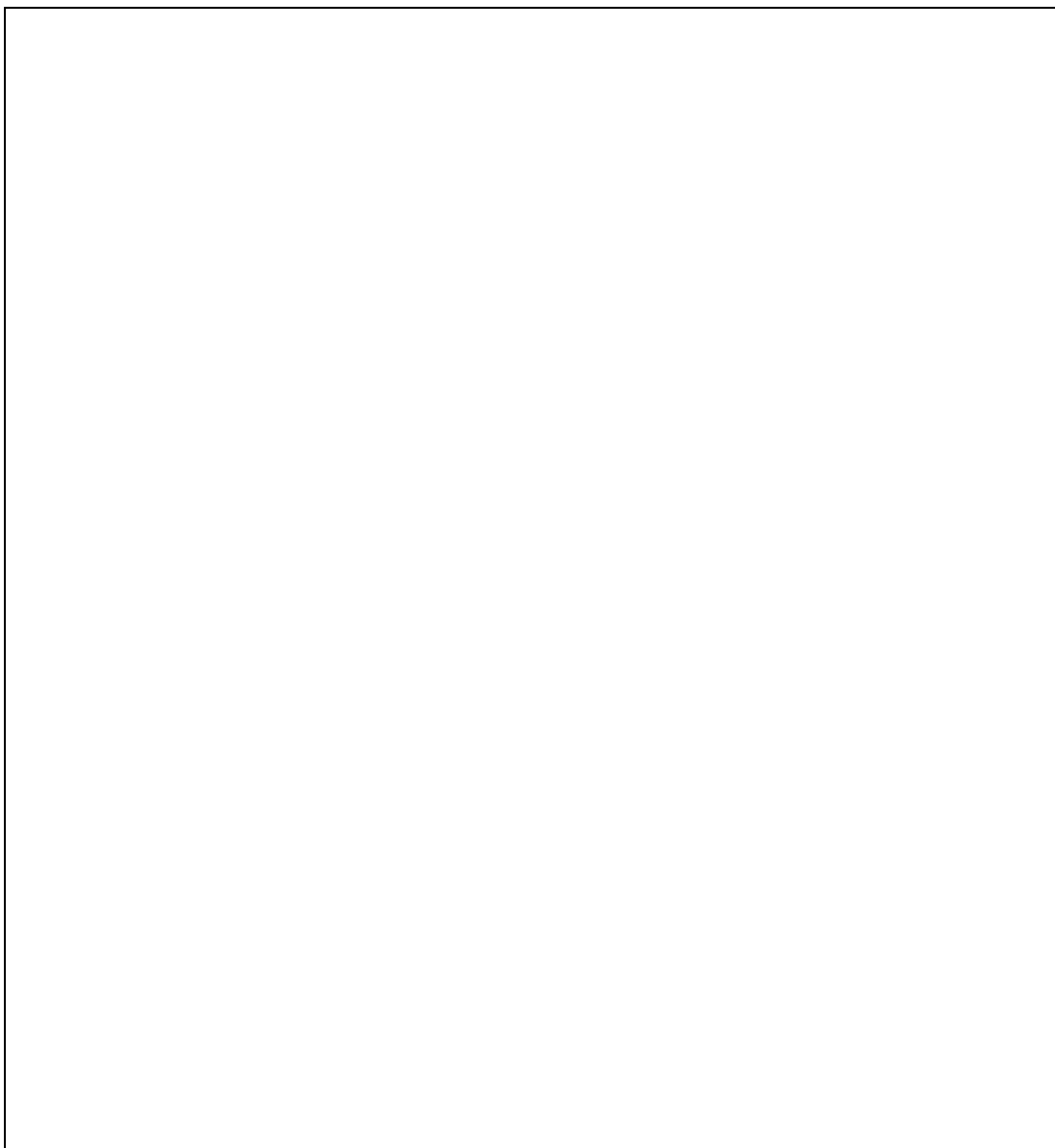


Figure 55 : Différents types de mortalité naturelle de *Quercus ilex* rencontrés dans la vallée du Fango (Vue de profil et vue de dessus). (a) : Arbre mort sur pied et chute par volis séquentiels. (b) : L'arbre tombe et provoque un volis élémentaire. (c) : Volis de cépée secondaire, mort de la souche

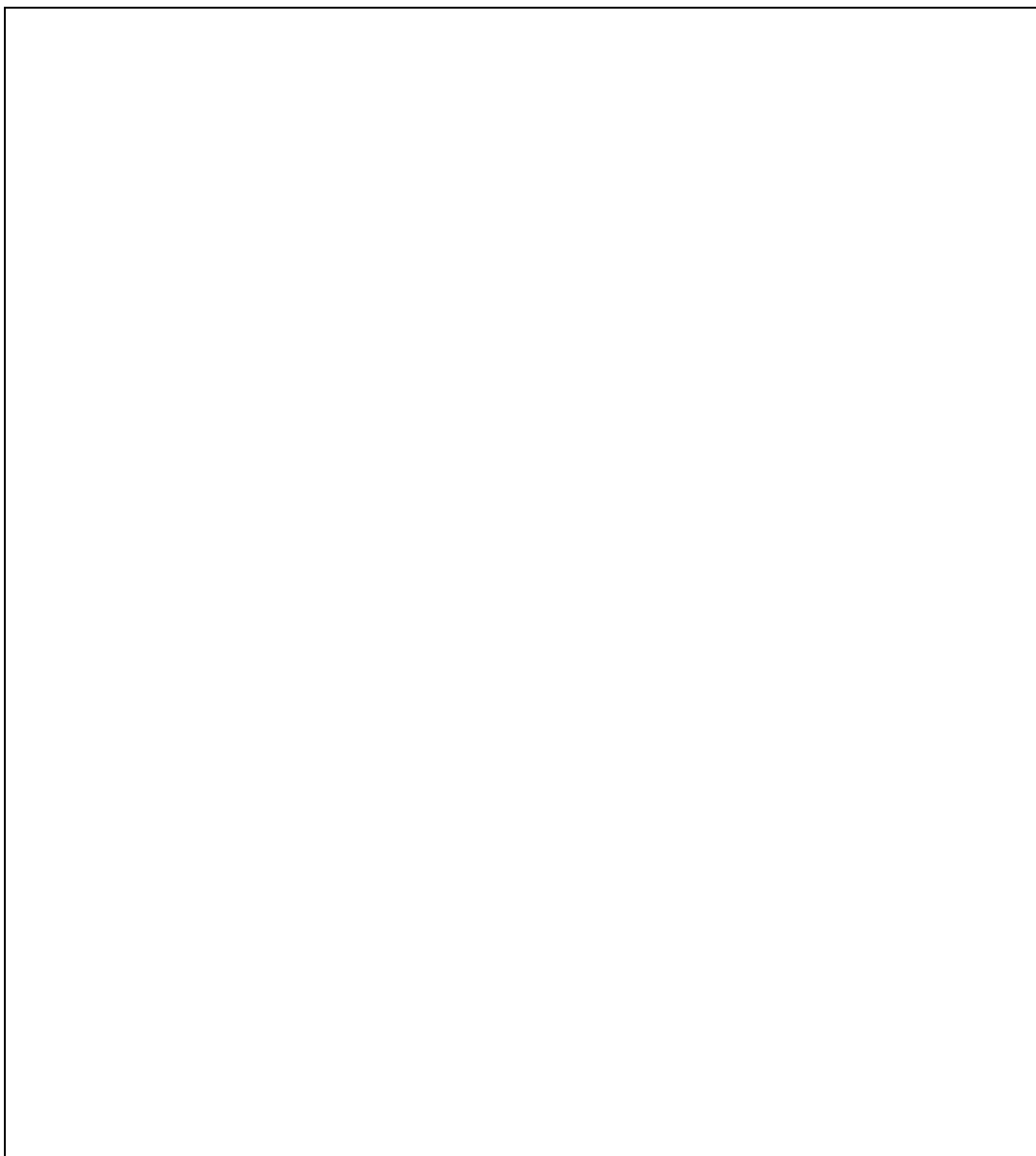


Figure 56 : Différents types de mortalité naturelle de *Quercus ilex* rencontrés dans la vallée du Fango (vue de profil et vue de dessus). (a) : Volis élémentaire. (b) : Chablis élémentaire

5.3. Etude de la composition floristique des trouées naturelles

5.3.1 Introduction

Le processus de régénération, à la faveur d'une trouée naturelle, donne naissance à une « éco-unité » définie comme l'unité de végétation qui commence son développement au même moment et sur la même surface (Oldeman 1990). La dynamique interne de la forêt permet un équilibre global de l'écosystème par petites surfaces (éco-unités) assurant sa pérennité si aucune catastrophe (au sens écologique) ne survient (feu, coupes sur de grandes surfaces, *etc*) (Bernier 1992). Ces éco-unités sont donc le fondement de la dynamique forestière. De leur dimension va dépendre l'activation de certains processus, notamment la réaction de la banque de graines, si la surface de la trouée est suffisante (Oldeman 1990). Les mécanismes de dispersion et les caractéristiques

biologiques des espèces vont déterminer le type de succession végétale (Riéra 1995). Le temps de fermeture des volis simples d'une vingtaine d'années (paragraphe 5.1), a lui aussi une importance dans l'évolution de la composition floristique des trouées naturelles.

Une étude sigmatiste est entreprise dans trente-six trouées naturelles en prenant en compte la place pour chaque espèce dans chaque strate ou sous-strate. Les cortèges floristiques dans les trouées étant très proches, trois types de traitements statistiques sont effectués pour essayer de mettre en évidence des différences entre la structuration de la végétation et sa corrélation avec l'âge, le taux de fermeture et la surface des trouées.

- ⇔ Une analyse factorielle des correspondances (AFC)
- ⇔ Une analyse canonique des correspondances (ACC)
- ⇔ Un calcul de permutations aléatoires

5.3.2 Apport de l'analyse factorielle des correspondances

L'analyse factorielle des correspondances est réalisée sur les données floristiques de trente-six trouées naturelles avec, en variables abiotiques supplémentaires, le taux de fermeture, l'âge et la surface de la trouée. Cette analyse a pour but de dégager d'éventuels gradients de facteurs écologiques grâce aux axes factoriels. Ce type de traitement a été utilisé notamment par Florence (1981) pour montrer les successions dans les chablis en forêt gabonaise.

Les deux premiers facteurs sont pris en compte (Figure 57) ; ils représentent 25.3 % de l'inertie totale du nuage de points (matrice de cinquante-neuf espèces sur trente-cinq variables dont une supplémentaire qui correspond à un volis traversé par un ancien sentier).

⇔ Sur l'**axe 1** (Figure 57), contribuant à 14.9 % de l'inertie totale, les espèces qui ont la plus forte contribution pour le côté positif, sont le chêne vert au stade arboré de plus de 10 m (QI1) et le genévrier-oxycèdre au stade arbustif de 0.3 à 1.2 m. Pour le côté négatif de l'axe 1, les lianes, comme la salsepareille (Sa1 et Sa2) ou la ronce (Ru1 et Ru2) et le viorne-tin (Vt1 et Vt2), présentent les plus grandes contributions. Cet axe rend compte d'un gradient d'hygrométrie. Les variables supplémentaires caractérisant les trouées naturelles ne présentent pas de gradient d'évolution sur cet axe.

⇔ Sur l'**axe 2** (Figure 57), contribuant à 10.4 % de l'inertie totale, les espèces à plus forte contribution sont, pour le côté positif, le frêne-fleur de plus de 10 m (FO1), le filaria et l'arbousier au stade arboré entre 5 et 10 m (PL2 et AU2), et, pour le côté négatif de l'axe, la ronce en tant que semis et entre 0.3 et 1.2 m (Ru2 et ru). Sur cet axe, on observe un gradient régulier des modalités de la variable fermeture ; les faibles valeurs (ferm1 : 0-25 % ; ferm 2 : 25-50 %) s'opposent du côté négatif, aux fortes (ferm 3 : 50-75 % ; ferm 4 : 75-100 %) du côté positif.

Les espèces associées aux faibles degrés de fermeture et à un âge récent de la trouée (âge 1 : de zéro à cinq ans), en plus de *Rubus ulmifolius*, sont *Teucrium marum*, *Stachys glutinosa*, *Pistacia lentiscus*, *Brachypodium retusum*, *Cardamine hirsuta*. Ces espèces ont, pour la plupart, besoin de lumière pour se développer, mais elles présentent des disparités dans leurs besoins en hygrométrie.

Les espèces liées à un taux de fermeture important de la trouée naturelle sont des espèces du maquis et de la chênaie verte qui arrivent au stade forestier et des lianes (*Lonicera implexa*, *Smilax aspera*). *Fraxinus ornus* profite de ces trouées pour se développer, s'immixant dans la forêt de chênes verts. *Erica arborea* est la première espèce à s'étioler avec la fermeture de la strate arborée car elle n'atteint potentiellement qu'une hauteur de 7 m (Panaïotis 1994). *Arbutus unedo* réagit à la mise en lumière par une forte production de biomasse (Mesléard 1988) et *Phillyrea latifolia* a les plus grands accroissements suite à une mise en lumière (Paragraphe 3.2, chapitre 3, première partie), il côtoie le plus longtemps le chêne vert (Panaïotis *et al.* 1995).

Cette méthode d'analyse factorielle des correspondances présente des inconvénients. Les variables externes sont mal corrélées (mis à part le taux de fermeture) avec les axes car elles n'entrent pas dans le calcul de ceux-ci. De plus, les espèces végétales sont séparées selon leur abondance-dominance dans les différentes trouées, alors qu'une séparation des espèces selon les variables caractérisant les trouées serait plus adéquate (Desselle 1990).

Ces différents problèmes conduisent à réaliser une analyse factorielle des correspondances sur des variables instrumentales (AFCVI ou ACC) pour compléter cette analyse.

Strate arborée

AU1 : *Arbutus unedo* A1
AU2 : *Arbutus unedo*A2
EA2 : *Erica arborea*A2
FO2 : *Fraxinus ornus* A2
PL1 : *Phillyrea latifolia* A1
PL2 : *Phillyrea latifolia* A2
QI1 : *Quercus ilex*A1
QI2 : *Quercus ilex*A2
RU2 : *Rubus ulmifolius*A2
SA2: *Smilax aspera*A2

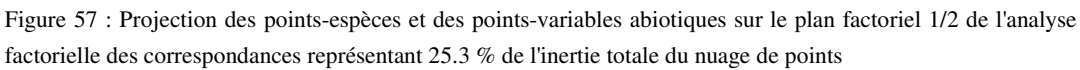
Strate arbustive

Au1 : *Arbutus unedo* a1
Au2 : *Arbutus unedo* a2
Ea1 : *Erica arborea* a1
Ea2 : *Erica arborea* a2
Fo1 : *Fraxinus ornus* a1
Fo2 : *Fraxinus ornus* a2
Hh2 : *Hedera helix* a2
Jo1 : *Juniperus oxycedrus* a1
Jo2 : *Juniperus oxycedrus* a2
Li2 : *Lonicera implexa* a2
Mc2 : *Myrtus communis* a2
PI1 : *Phillyrea latifolia* a1
PI2 : *Phillyrea latifolia* a2
Pil1 : *Pistacia lentiscus* a1
Pil2 : *Pistacia lentiscus* a2
Qi1 : *Quercus ilex* a1
Qi2 : *Quercus ilex* a2
Rp2 : *Rubia peregrina* a2
Ru1 : *Rubus ulmifolius* a1
Ru2 : *Rubus ulmifolius* a2

Ra2 : *Ruscus aculeatus* a2
Sa1 : *Smilax aspera* a1
Sa2 : *Smilax aspera* a2
Vt2 : *Viburnum tinus* a2

Strate herbacée

au : *Arbutus unedo*
asad : *Asplenium adiantum-nigrum*
astr : *Asplenium trichomanes*
brre : *Brachypodium retusum*
cadi : *Carex distachya*
cyre : *Cyclamen repandum*
ea : *Erica arborea*
fo : *Fraxinus ornus*
garo : *Galium rotundifolium*
hehe : *Hedera helix*
hipi : *Hieracium pilosella*
jo : *Juniperus oxycedrus*
li : *Lonicera implexa*
pl : *Phillyrea latifolia*
poca : *Polypodium cambricum*
qi: *Quercus ilex*
rabu : *Ranunculus bulbosus*
rupe : *Rubia peregrina*
ruul : *Rubus ulmifolius*
ra : *Ruscus aculeatus*
sede : *Selaginella denticulata*
sa : *Smilax aspera*
stgl : *Stachys glutinosa*
umru : *Umbilicus rupestris*
vt : *Viburnum tinus*
mouss : Mousses



5.3.3 Apport de l'analyse canonique des correspondances

L'analyse canonique des correspondances (ACC), réalisée sur les données floristiques des trente-six trouées naturelles avec comme variables, le taux de fermeture, l'âge et la surface de la trouée, permet de voir la part de variabilité dans le tableau floristique qui peut être due aux variables externes (Lebreton *et al.* 1988).

La pertinence des variables externes pour expliquer la répartition des espèces dans les trouées, est mesurée par le rapport des corrélations canoniques de l'ACC/AFC qui ne tient compte que du premier axe, ou plus globalement, par le rapport de la somme des valeurs propres de l'ACC sur la somme des valeurs propres de l'AFC (Desselle 1990). Le rapport des corrélations canoniques est égal à 0.78 (0.329/0.423) et le rapport de la somme des valeurs propres est égal à 0.48 (0.418/0.866). Ces deux valeurs indiquent que la répartition des espèces n'est expliquée que partiellement par les variables caractérisant les trouées.

Après l'ACC, un calcul du rapport des corrélations est réalisé. Les résultats sont retranscrits dans le Tableau XLVII.

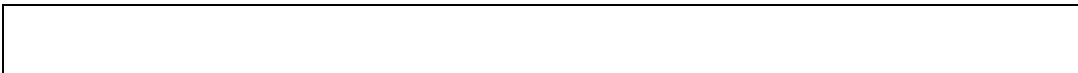
Tableau XLVII : Résultats du calcul du rapport des corrélations entre les variables de taux de fermeture, d'âge et de surface des trouées naturelles et les facteurs après l'analyse canonique des correspondances

Facteurs	1	2	3	4	5	6
Fermeture	0.861	0.151	0.188	0.105	0.373	0.517
Age	0.271	0.543	0.435	0.002	0.336	0.120
Surface	0.108	0.329	0.326	0.910	0.128	0.460

Au regard des différentes corrélations, la variable « taux de fermeture » présente une plus forte corrélation sur le premier facteur, « l'âge des trouées » sur le deuxième facteur et la variable de « surface » sur le quatrième facteur. Les représentations graphiques sur les plans 1/2 (Figure 58) et 1/4 (Figure 59) apportent des informations quant à la distribution des espèces en fonction de ces trois variables.

⇔ Sur le **plan 1/2** (Figure 58), les axes 1 et 2 contribuent respectivement à 25.8 % et à 17.7 % de l'inertie totale du nuage de points. Les clairières récentes se caractérisent par les espèces suivantes : *Aira caryophylla*, *Carex distachya*, *Cardamine hirsuta*. Dans les anciennes clairières refermées, on trouve plutôt *Myrtus communis* (de 0 à 1.2 m), *Viburnum tinus* (de 0.3 à 5 m), *Rubus ulmifolius* (de 1.2 à 5 m) et *Fraxinus ornus* (de 5 à 10 m).

⇔ Sur le **plan 1/4** (Figure 59), les axes 1 et 4 contribuent respectivement à 25.8 % et à 12.6 % de l'inertie totale du nuage de points. Dans les grandes clairières, *Pistacia lentiscus* peut s'installer, dans les clairières moyennes on retrouve les herbacées précédentes associées à *Stellaria pallida*. Les grandes clairières refermées sont caractérisées par *Fraxinus ornus* (de plus de 10 m) et *Lonicera implexa*. L'analyse canonique des correspondances met en évidence l'existence d'une variabilité de la composition floristique (certaines espèces à un certain stade de leur croissance) liée aux variables choisies pour caractériser les trouées naturelles. Pour affiner les résultats de l'ACC et dans un but de mettre en évidence une succession végétale éventuelle dans la dynamique naturelle de la forêt de chênes verts, on réalise une analyse complémentaire par le jeu de corrélations aléatoires deux à deux de toutes les espèces et des trois variables externes.



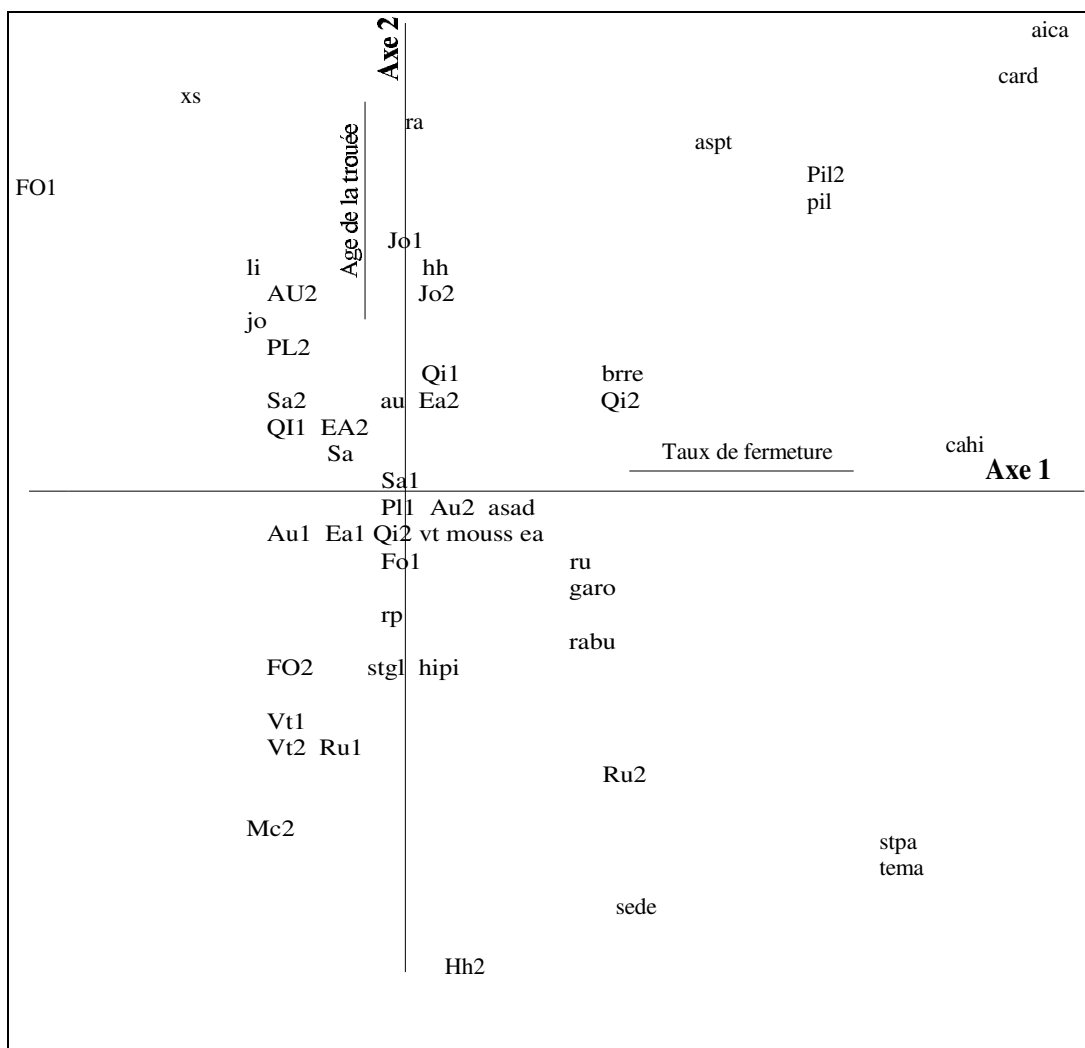


Figure 58: Projection des points-espèces sur le plan factoriel 1/2 de l'analyse canonique des correspondances représentant 43.5 % de l'inertie totale du nuage de points

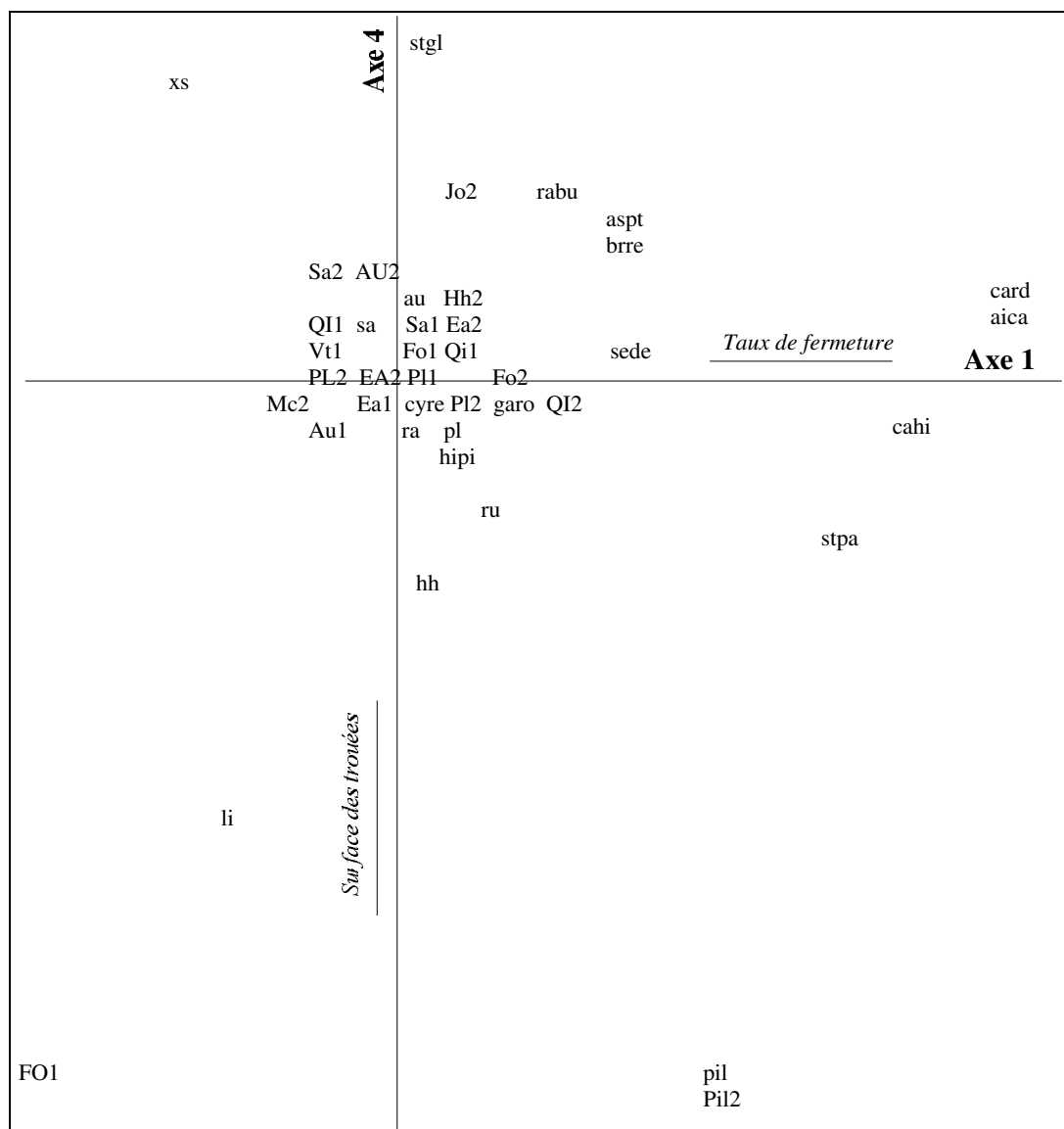


Figure 59: Projection des points-espèces sur le plan factoriel 1/4 de l'analyse canonique des correspondances représentant 38.4 % de l'inertie totale du nuage de points

5.3.4 Apport du calcul de permutations aléatoires

Suite au calcul de permutations aléatoires, un test de significativité des corrélations donne aux seuils de 95 et de 90 %, les valeurs des corrélations entre les espèces et le taux de fermeture, l'âge et la surface de la trouée naturelle. Ces résultats sont synthétisés dans la Figure 60. Seule la significativité au seuil de 95 % est retenue (M. Roux, comm. pers.).

☞ Taux de fermeture de la trouée

Les espèces qui présentent une corrélation positive avec le taux de fermeture au seuil de 95 % sont *Phillyrea latifolia* au stade arboré (de 5 à 10 m) et *Erica arborea* au stade arbustif (de 1.2 à 5 m). Le filaria à large feuille côtoie le plus longtemps le chêne vert. La bruyère arborescente, quant à elle, est capable de se maintenir tant que le couvert des chênes n'est pas complètement fermé. A partir de ce moment, les brins s'étiolent, mais à la moindre trouée dans la canopée des chênes verts, la souche de bruyère est capable de fournir des rejets.

Les espèces corrélées négativement avec le taux de fermeture de la trouée sont des herbacées annuelles (*Cardamine hirsuta*), ou en rosettes (*Galium rotundifolium*), des fougères (*Asplenium adiantum-nigrum*), et des espèces du maquis au stade semis (*Erica arborea*, *Viburnum tinus*, *Pistacia lentiscus*, *Rubus ulmifolius*) et au stade arbustif bas (inférieur à 1.2 m - *Pistacia lentiscus*). L'ouverture du milieu augmente les radiations lumineuses parvenant au sol. L'échauffement ainsi généré va permettre la levée de dormance d'une partie des graines (Gomila 1993). Le stock de graines constitue un réservoir d'individus susceptibles de reconstituer rapidement un tapis végétal après perturbation (Levassor *et al.* 1990). Les espèces du maquis germent et vont pouvoir constituer une nouvelle génération.

☞ Age de la trouée

Les corrélations positives les plus significatives avec l'âge de la trouée s'effectuent avec des espèces herbacées (*Carex distachya*, *Aira caryophylla*), des fougères (*Asplenium trichomanes*) et des espèces arborées comme *Fraxinus ornus* au stade semis et *Quercus ilex* au stade arboré (de 5 à 10 m). Les espèces herbacées sont encore présentes dans des trouées âgées. Cela sous-entend que ces trouées ont mis du temps à se refermer (ou qu'elles ne sont pas complètement refermées) permettant ainsi à ces espèces de se maintenir et parfois de se développer (on trouve parfois des tapis de *Brachypodium retusum*). Le frêne à fleur, quant à lui, est une espèce anémochore et photophile. Il s'installe à la faveur d'une ouverture dans la canopée (la probabilité de son installation va dépendre, pour une part, de la durée d'ouverture de la canopée et donc, dans une certaine mesure, de l'âge de la trouée). Après la fermeture du couvert, cette essence peut se maintenir en sous-bois et croître vers les points d'ouverture (certains sujets peuvent atteindre un diamètre de 1.4 cm pour un âge de 40 ans - Panaïotis *et al.* 1995 -). Le chêne vert au stade arboré de 5 à 10 m correspond à de jeunes cépées ou de jeunes tiges qui étaient présentes lors de la chute du vieux chêne vert et qui ont été soit brisées, soit épargnées, et qui profitent de l'ouverture pour développer leur houppier.

Taux de fermeture

	corrélation +	r	corrélation -	r
95%	<i>Phillyrea latifolia</i> A2	0.39	<i>Erica arborea</i> h	-0.50
	<i>Erica arborea</i> a1	0.39	<i>Cardamine hirsuta</i>	-0.42
			<i>Asplenium adiantum-nigrum</i>	-0.41
			<i>Viburnum tinus</i> h	-0.33
			<i>Galium rotundifolium</i>	-0.33
			<i>Pistacia lentiscus</i> a2	-0.31
			<i>Pistacia lentiscus</i> h	-0.31
90%	<i>Arbutus unedo</i> a1	0.29	<i>Rubus ulmifolius</i> h	-0.29
	<i>Quercus ilex</i> a2	0.30		

Age de la trouée

	corrélation +	r	corrélation -	r
95%	<i>Carex distachya</i>	0.91	<i>Arbutus unedo</i> a1	-0.32
	<i>Aira caryophylla</i>	0.91	<i>Pistacia lentiscus</i> a2	-0.31
	<i>Asplenium trichomanes</i>	0.58	<i>Smilax aspera</i> a1	-0.25
	<i>Fraxinus ornus</i> h	0.56		
	<i>Quercus ilex</i> A2	0.53		
90%	<i>Cardamine hirsuta</i>	0.63	<i>Erica arborea</i> a1	-0.31
	<i>Quercus ilex</i> h	0.37	<i>Smilax aspera</i> h	-0.24
	<i>Brachypodium retusum</i>	0.31		

Surface de la trouée

	corrélation +	r	corrélation -	r
95%	<i>Hedera helix</i> h	0.48		
90%	<i>Lonicera implexa</i> h	0.32	<i>Arbutus unedo</i> A2	-0.24
	<i>Quercus ilex</i> a2	0.31		
	<i>Rubia peregrina</i> h	0.23	Age de la trouée	-0.20

Figure 60 : Résultats du test de significativité (à 95 et à 90 %) des corrélations (suite à deux lancements de programme de calcul de permutations aléatoires) entre les espèces et les variables de milieu mesurées dans les trouées naturelles

Les espèces corrélées négativement au seuil de 95 % à l'âge de la trouée sont *Arbutus unedo* et *Smilax aspera* au stade arbustif de 1.2 à 5 m et *Pistacia lentiscus* au stade arbustif de 0.3 à 1.2 m.

↳ Surface de la trouée

L'espèce qui présente une corrélation positive avec la surface de la trouée au seuil de 95 % est *Hedera helix* au stade semis. Le lierre est relativement rare dans le massif. Les oiseaux disséminent ses graines à partir de perchoirs (on retrouve d'autres semis de lianes à dissémination ornithochore en corrélation positive au seuil de 90 % avec cette variable - *Lonicera implexa* et *Rubia peregrina* -). Les trouées relativement grandes rompent l'aspect monotone d'une forêt fermée et peuvent attirer les oiseaux (Mesléard 1988).

5.3.5 Conclusion

Les trois analyses statistiques (AFC, ACC et permutations aléatoires) ne permettent **pas de** mettre en évidence une **réelle succession végétale** à partir des trouées naturelles, le terme de « succession » désignant « le processus de colonisation d'un biotope par les êtres vivants et les changements dans le temps de la composition floristique et faunistique d'une station après qu'une perturbation ait détruit partiellement ou totalement, l'écosystème préexistant » (Lepart & Escarre 1983). En fait, tous les éléments se retrouvent en mosaïque dans la zone perturbée.

Les trois variables choisies n'ont pas le même poids quant à leurs valeurs descriptives concernant la dynamique de la végétation dans les trouées naturelles. On ne peut malgré tout les dissocier, ces variables présentant une certaine redondance.

⇔ Les variations de surface des trouées sont trop faibles (de 80 à 250 m²) pour décrire deux types de situations bien distincts (notion de *small gaps* et de *large gaps* - Ashton 1978 -). La chute des chênes verts, décalée dans l'espace et dans le temps, crée des trouées de taille relativement modeste. De ce fait, la composition floristique dans les trouées est peu différente de celle des forêts fermées de chênes verts en terme de diversité floristique. Il n'y a pas de véritable succession végétale mais plutôt une **organisation structurale de quelques espèces principales** rencontrées dans le maquis (*Quercus ilex*, *Arbutus unedo*, *Erica arborea*, *Phillyrea latifolia*, *Fraxinus ornus*) suivant leurs potentialités de croissance. L'ouverture permet cependant un apport d'espèces ornithochores qui peuvent se maintenir longtemps après la fermeture de la trouée. On notera également que le fort ensoleillement déclenche le développement de diverses espèces lianoïdes sans qu'elles soient associées à un stade précis de la dynamique.

⇔ Le taux de fermeture de la trouée est la variable qui décrit le mieux les différents stades de développement des espèces. Le temps de fermeture (lié à la surface et à l'âge des trouées) plus ou moins long permet à *Fraxinus ornus* de s'immiscer dans la futaie de chênes verts. La recolonisation des clairières fait appel à « la régénosphère » de l'écosystème comme dans le cas des zones débroussaillées (Gomila 1993). Cette **régénosphère** réunit les potentiels de régénération de souche, le potentiel séminal de la végétation sur place et de celle plus ou moins éloignée (anémochorie, ornithochorie), et du stock édaphique (Mooney & Hobb 1986).

Aucune régénération du chêne vert n'est mise en évidence à partir de la seule étude de la composition floristique dans la dynamique interne de la futaie de chêne vert par l'intermédiaire des trouées naturelles. Les stades arborés hauts (de 5 à 10 m) de *Quercus ilex* sont rencontrés dans les trouées mais ils correspondent à des arbres qui étaient déjà en place lors de l'apparition du volis. La disposition spatiale des différents éléments hauts est donc importante avant le volis, car celui-ci, de taille modeste, ne permet pas un changement radical des conditions environnementales sur une grande étendue. Après la chute du chêne vert, les arbres et arbustes encore en place seront les plus à même à réagir à la perturbation. On peut distinguer les éléments cassés de ceux qui sont épargnés. Comme cela est observé dans d'autres forêts (Lemée 1985, Faille *et al.* 1984b), les arbres qui n'ont subi aucun dommage important (arbres périphériques en majorité) réagissent à l'ouverture et développent leur houppier, mais ils ne peuvent à eux seuls refermer les trouées. Les arbres cassés ou ceux dont la tige est ployée par le chêne vert à terre, présentent une grande capacité à rejeter de souches (Braun-Blanquet 1936, Trabaud 1980, Mesléard 1988), comme de tiges (Panăiotis *et al.* 1995). Des essences comme *Arbutus unedo* (Mesléard 1988), mais aussi *Phillyrea latifolia*, vont fournir rapidement une biomasse importante.

Il faut donc étudier plus spécifiquement le chêne vert, afin de déterminer si ses jeunes plants et ses rejets ont une croissance potentiellement suffisante pour devenir des brins d'avenir, et s'ils sont donc en mesure de régénérer ou de renouveler l'écosystème à partir des trouées naturelles.

5.4. Croissance des jeunes plants et des rejets dans les trouées naturelles

5.4.1 Introduction

La première partie de ce travail a démontré que le chêne vert est potentiellement capable de se régénérer, en particulier à partir d'une coupe rase. La trouée provoquée par la chute d'un vieux chêne vert produit une modification radicale des conditions environnementales qui pourrait être assimilée à l'effet d'une coupe. Cependant, ces trouées concernent de petites surfaces (de 120 m² environ en moyenne). L'étude de la croissance des jeunes plants et des rejets de *Quercus ilex* doit déterminer si cette ouverture est suffisante pour dégager une régénération à partir de ces trouées ou si les souches issues de volis sont capables de se renouveler.

5.4.2 Taille moyenne des jeunes plants

Les tailles moyennes des jeunes plants (Tableau XLVIII) sont mesurées dans huit volis d'âge différent.

Tableau XLVIII : Taille moyenne (et écart-type) des jeunes plants (n = 30) de *Quercus ilex* dans huit volis en 1993 et caractéristiques des volis

Volis	Taille moyenne (cm)	Ecart-type	Age (années)	Tx de fermeture (%)	Surface (m ²)
I	38.4	23.6	7	10	90
II	79.7	72.0	5	25	170
III	116.7	74.4	14	70	160
IV	122.0	65.2	12	50	100
V	97.5	66.9	16	95	95
VI	29.3	21.8	0	10	120
VII	121.5	106.8	17	95	95
VIII	73.2	75.5	18	75	130

Après avoir testé la normalité et l'homogénéité des variances (test de Kolmogorov-Smirnov et test de Bartlett), les résultats sont comparés par un test non paramétrique à l'aide d'une analyse de variance par rangs (test de Kruskal-Wallis).

Il existe une différence très hautement significative ($T = 85.1$; $p < 0.0001$) entre les tailles moyennes des semis dans les volis étudiés. L'analyse de variance non paramétrique est couplée à un test de Student-Newman-Keuls (ou SNK, $p < 0.05$) (Zar 1984) pour montrer dans quels volis se trouvent les différences (Figure 61).



Figure 61 : Résultats du test non paramétrique de comparaisons multiples (Zar 1984), associé à une analyse de Kruskal-Wallis concernant les tailles moyennes de trente jeunes plants de *Quercus ilex* dans huit volis en 1993 (tailles décroissantes en abscisse)

Cette dernière analyse ne permet pas de distinguer réellement plusieurs groupes de volis. Seuls les volis VI et I, où les tailles moyennes des jeunes plants sont les plus faibles (29.3 et 38.4 cm), sont très différents du volis IV, où les jeunes plants ont la taille moyenne la plus haute (122.0 cm). Les tailles moyennes des plants de chênes verts ne sont pas corrélées directement à l'un des descripteurs des trouées, même si les volis VI et I sont de jeunes volis avec les taux de fermeture les plus faibles ; le volis IV n'est ni le volis le plus âgé, ni le volis qui présente le taux de fermeture le plus important.

Il est donc insuffisant de raisonner sur les tailles moyennes des plants, même si l'on présume une certaine évolution entre les trouées récentes et celles qui sont en cours de fermeture. Les écarts-type à la taille moyenne des jeunes plants sont parfois très importants dans les volis et pourtant les groupes de volis ne sont pas très distincts. Il est donc nécessaire d'analyser l'évolution de la structure des plants de *Quercus ilex* dans chaque volis.

5.4.3 Structure de la régénération

L'évolution de la structure de la régénération est suivie pendant les deux années de mesure dans chacun des huit volis sont retranscrites dans la Figure 62 et la Figure 63.

Il existe une certaine hétérogénéité de la structure de la taille des plants dans les différents volis, par contre, cette structure est restée relativement stable dans chacun des volis sur la période d'étude. Il n'y a pas eu de mortalité de plants et ceux-ci grandissent tous.

Ces volis n'ont pas de lien entre eux, les surfaces sont différentes et surtout on ne connaît pas la structure de la régénération à la création de la trouée. Cependant, il semble que si, comme dans les coupes de bois (Cf. 3.2.5, chapitre 2, première partie), les plants les plus grands ont la croissance la plus importante après l'ouverture, une compétition pour la lumière va rapidement s'instaurer entre les plants de chêne vert. Cette compétition va se faire au profit des plants les plus grands qui vont dominer la régénération. Dans l'absolu, il suffirait d'un seul plant de chêne vert pour régénérer le chêne mort qui crée la trouée.

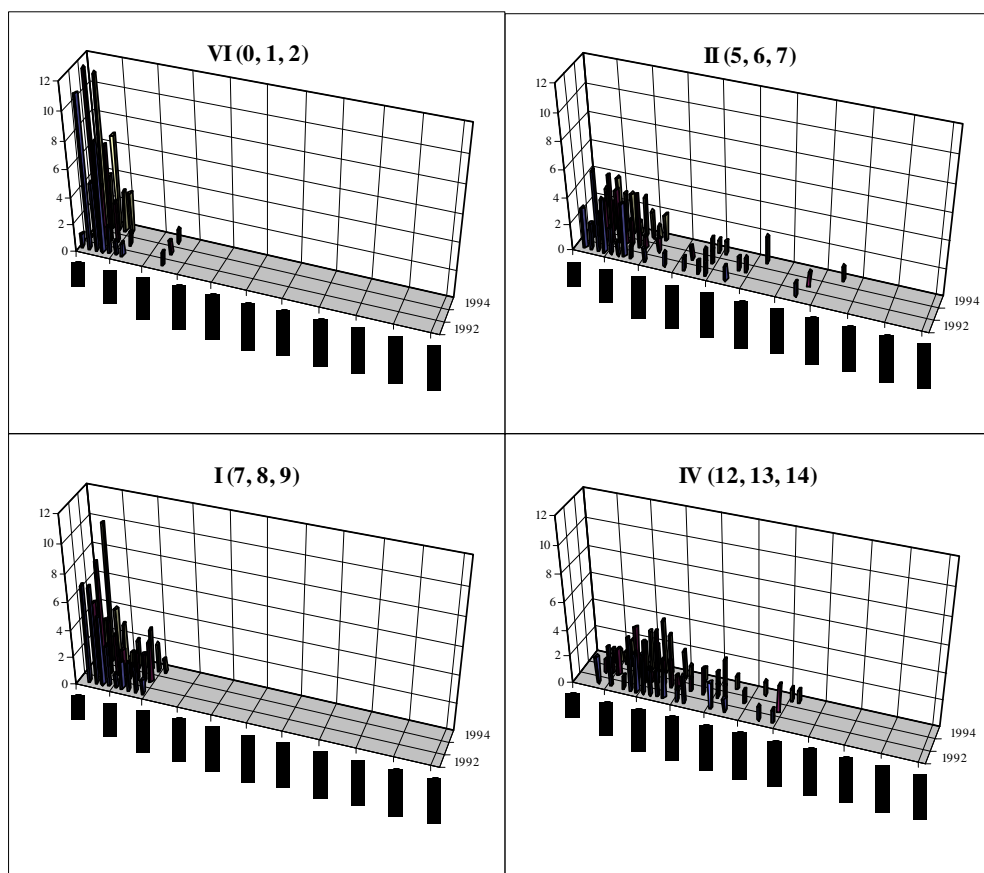


Figure 62 : Structure des jeunes plants de *Quercus ilex* par classes de diamètre et leur évolution dans quatre volis de 1992 à 1994. Axe des x : classes de taille tous les 10 cm (de 0 à 510 cm). Axe des y : nombre d'individus échantillonnés (de 0 à 12). Axe des z : années (1992 : en blanc ; 1993 : en noir ; 1994 : en gris)

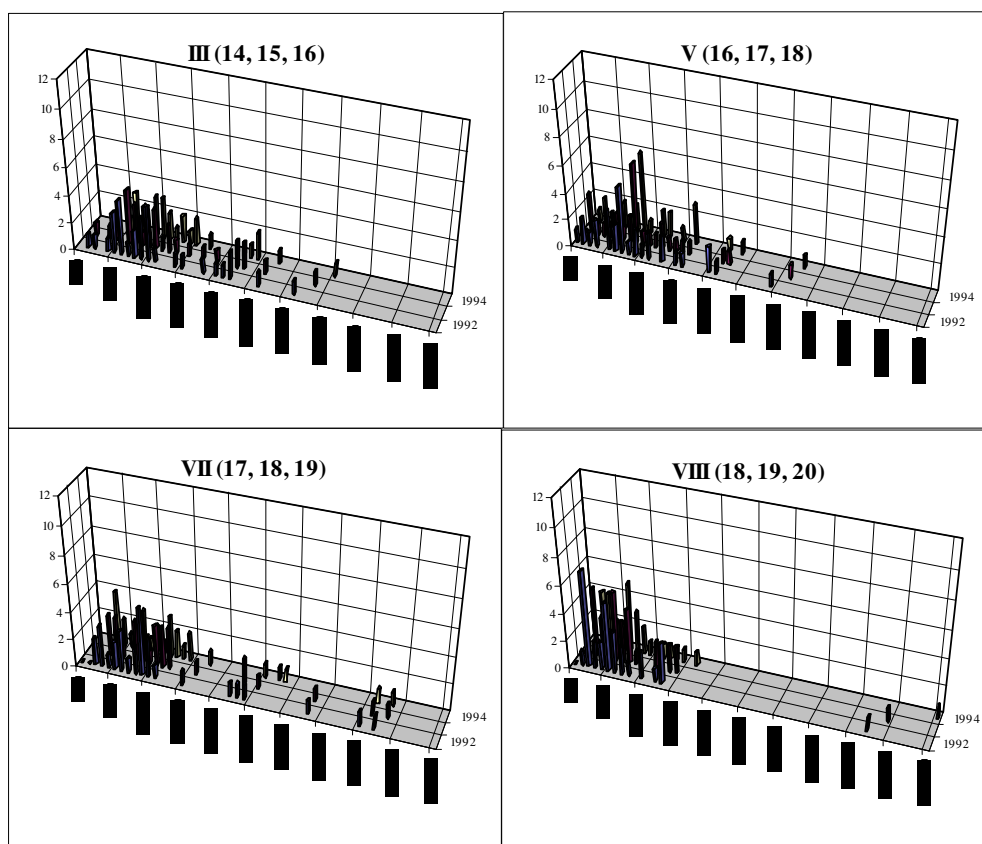


Figure 63 : Structure des jeunes plants de *Quercus ilex* par classes de diamètre et son évolution dans quatre volis de 1992 à 1994. Axe des x : classes de taille tous les 10 cm (de 0 à 510 cm). Axe des y : nombre d'individus échantillonnés (de 0 à 12). Axe des z : années (1992 : en blanc ; 1993 : en noir ; 1994 : en gris)

Dans les volis les plus anciens, il arrive qu'un plant issu de gland (ou franc-de-pied) dépasse cinq mètres, mais ce cas est rare. Il est nécessaire de mesurer les accroissements annuels des plants afin de montrer si une vingtaine d'années (temps nécessaire à la fermeture complète d'une trouée issue d'un volis simple), est suffisante pour que les jeunes chênes verts aient un avenir.

5.4.4 Croissance des jeunes plants dans les trouées

Les accroissements moyens des jeunes plants de *Quercus ilex* dans les huit volis pour les deux années de mesures (Tableau XLIX) sont comparés grâce à une analyse de variance paramétrique à deux facteurs (l'année et le volis). Le paramètre annuel intègre essentiellement les précipitations et les températures et le paramètre « volis » ou « stationnel » comprend les caractéristiques du volis.

Tableau XLIX : Accroissement moyen (en cm), écart-type et nombre d'échantillons des jeunes plants de *Quercus ilex* dans les volis en 1993 et 1994 (classement par âge des volis)

Volis	1993 (cm)	Ecart-type	Nombre	1994 (cm)	Ecart-type	Nombre
VI	1.6	1.7	26	1.8	1.8	26

II	11.2	8.9	30	9.9	8.3	30
I	5.5	4.0	26	2.2	2.6	26
IV	7.9	5.3	29	7.6	6.4	29
III	11.0	5.5	29	8.7	6.9	29
V	6.2	5.1	28	2.7	4.5	28
VII	10.4	7.5	26	7.5	10.5	26
VIII	7.7	4.3	30	6.2	10.3	30

Les résultats de l'analyse de variance (Tableau L) montrent qu'il n'y a pas d'interaction significative entre les deux facteurs ($F_{\text{obs}} < F_{0.95}$, $p < 0.05$). Les stations évoluent donc de la même manière d'une année sur l'autre. Ce constat est bien représenté par la Figure 64, où les interactions entre les facteurs montrent cette indépendance.

Tableau L : Résultats de l'analyse de variance à deux facteurs sur l'accroissement des jeunes plants de *Quercus ilex* en 1993 et en 1994 dans les différents volis (ddl : degré de liberté ; SCE : somme des carrés des écarts ; CME : carrés moyens des écarts ; F : fractiles selon la distribution de Fisher-Snedecor - Scherrer 1984 -)

Source de variation	ddl	SCE	CME	F_{obs}	$F_{0.95}$
Interaction année * volis	7	165.0	23.6	0.5	2.0
Variation résiduelle	462	19554.9	42.3	-	-
Facteur année	1	506.5	506.5	12.0	5.6
Facteur volis	7	4415.6	630.8	14.9	3.8

Le facteur « année » influe sur l'accroissement des plants ($F_{\text{obs}} > F_{0.95}$, $p < 0.05$), les accroissements des plants varient dans chacun des volis suivant les conditions climatiques propres à chaque année (en particulier les précipitations). Le facteur « structure » influe également sur l'accroissement ($F_{\text{obs}} > F_{0.95}$, $p < 0.05$). Pour montrer dans quels volis se situent les différences, une analyse multi-rangs à 95 % (méthode LSD : *low significant difference*) est effectuée (Figure 65).

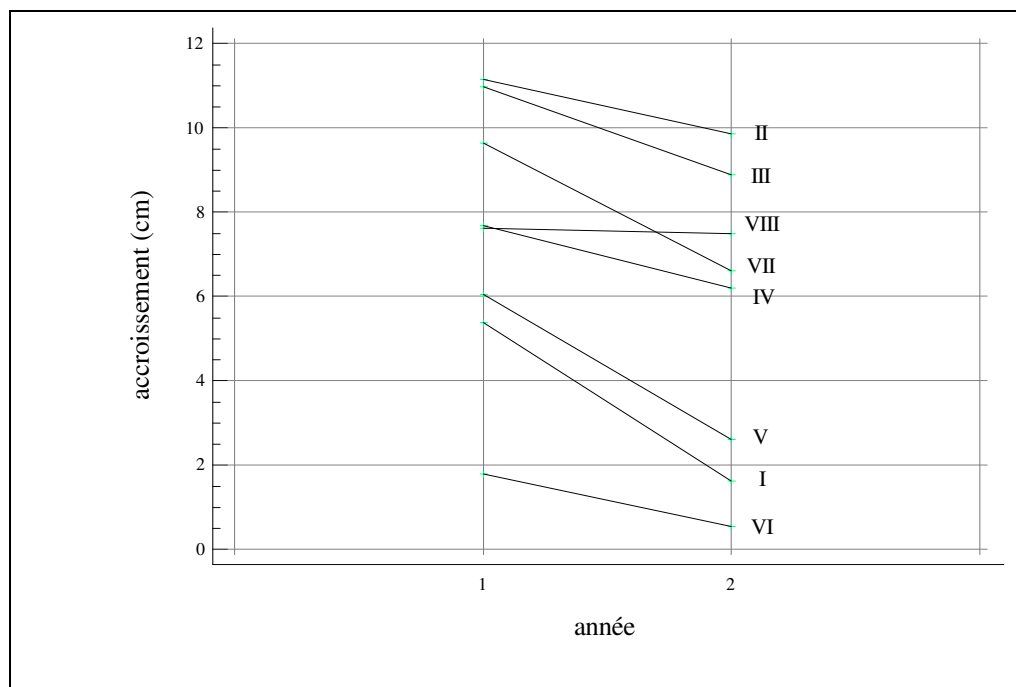


Figure 64 : Représentation graphique, à la suite de l’analyse de variance paramétrique, des interactions entre le facteur « volis » et le facteur « année »

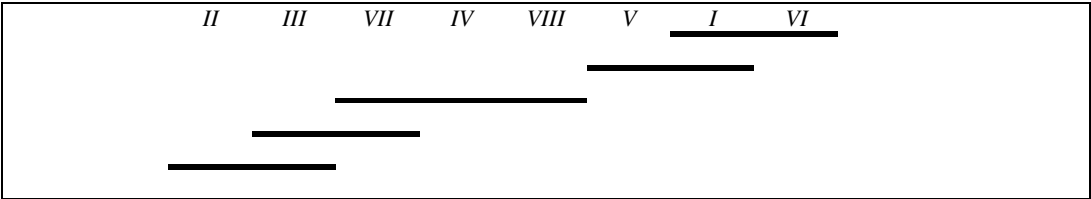


Figure 65 : Résultats de l'analyse multi-rangs à 95 % (méthode LSD : *low significant difference*) de l'effet de la « station » sur l'accroissement des jeunes plants de *Quercus ilex* dans les huit volis

A la suite de cette analyse, deux groupes de volis se distinguent.

- ⇔ Les volis VI, I et V présentent les accroissements les plus faibles des jeunes plants de chêne vert (de 1.2 à 4.3 cm en moyenne par an pour les deux années de mesure).
- ⇔ Les volis VIII, IV, VII, III et II, où les jeunes plants de chêne vert ont les accroissements les plus importants (de 6.9 à 10.5 cm en moyenne par an pour les deux années de mesure).

D’après les résultats de la première partie concernant la biologie du chêne vert, les valeurs de croissance dans les trouées sont nettement inférieures à celles correspondant à la station de coupe ancienne (qui étaient de 15 à 30 cm en moyenne). Dans l’ensemble, elles sont du même ordre de grandeur que dans la station de coupe récente (de 3 à 8 cm).

Le même phénomène est observé dans la station de coupe récente (la première année) avec un stress induit par l’éclairement brutal des jeunes plants (volis VI) (paragraphe 3.2, chapitre 3, première partie). Les accroissements des jeunes plants sont alors les plus faibles. Par la suite, il n’y a pas d’accroissements véritablement importants. La lumière est certainement le facteur limitant de cet accroissement. Elle est liée à la surface des trouées naturelles et à leur vitesse de fermeture qui ne permettent pas la succession observée dans les coupes (apport azoté de la litière de ronces, gainage des plants).

5.4.5 Croissance des rejets dans les trouées

La mortalité des souches issues de volis simples est de 25 % dans notre échantillonnage d’étude (n = 8). Ce chiffre est comparable à celui mesuré dans les coupes de bois pour des souches de gros diamètre (paragraphe 3.2.4, chapitre 3, première partie). Le nombre de rejets émis par les souches cassées est toujours inférieur à cinquante. L’état sanitaire des souches est très mauvais (pourrissement du coeur très important), et la vitalité est donc faible. Les rejets fournis proviennent essentiellement de bourgeons proventifs (Cf. paragraphe 1.1, chapitre 3, première partie). Ces rejets fusionnent souvent à leur base (Pagès 1985) et ils sont donc très fragiles. Leur mortalité est relativement importante et de nouveaux rejets sont émis chaque année (au moins pendant les trois premières années après la cassure du tronc).

Les rejets mesurés (Tableau LI) n’ont pas été obligatoirement les mêmes pendant les deux années à cause du fort taux de mortalité. Leurs accroissements sont relativement plus faibles que dans le cas des coupes rases (Cf. paragraphe 3.1, chapitre 3, première partie). Ils sont cependant plus importants que pour les jeunes plants de chêne vert mesurés dans les volis (sauf pour le volis VIII).

Tableau LI : Croissance moyenne (en cm), écart-type et nombre d'échantillons des rejets de *Quercus ilex* dans les volis en 1993 et 1994

Volis	1993 (cm)	Ecart-type	Nombre	1994 (cm)	Ecart-type	Nombre
-------	-----------	------------	--------	-----------	------------	--------

I	14.5	13.1	5	15.9	20.3	5
II	24.0	10.5	5	24.4	14.2	4
IV	14.2	8.6	5	5.5	4.8	3
VI	9.1	9.8	10	39.7	25.0	4
VII	24.9	20.9	4	25.6	27.2	4
VIII	2.3	1.6	5	0.2	0.2	2

5.4.6 Conclusion

D'après nos observations, les rejets formés sur l'arbre encore sur pied avant sa chute sont viables et potentiellement capables de renouveler la souche. Par contre, les rejets émis après la cassure du chêne vert (échantillonnage réalisé dans ce paragraphe), présentent un très fort taux de mortalité et leur croissance est moyenne par rapport à celle des rejets dans les coupes de bois. Il est donc difficile de conclure sur leur capacité à renouveler le peuplement.

5.5. Taux théorique de renouvellement du peuplement

Le taux de renouvellement est une notion qui permet de quantifier le régime des perturbations d'une forêt (Hartshorn 1978, 1980, 1989, Brokaw 1982, Van Der Meer *et al.* 1994). Il correspond au « nombre d'années nécessaires pour couvrir une parcelle par des chablis » (modèle linéaire de Hartshorn -1978-) ou encore à « une estimation du temps moyen entre deux chablis successifs au même endroit » (Hartshorn 1980).

Sa valeur est variable selon le choix de définition de la surface de la trouée naturelle (van der Meer *et al.* 1994). Dans ce travail, nous avons estimé les surfaces des trouées au sens le plus large (selon Riéra 1982) ; c'est-à-dire que l'ouverture correspond à la projection verticale des arbres avant le volis.

De plus, le massif d'étude a une superficie d'une quinzaine d'hectares. Les volis repertoriés sont localisés en bas du vallon (M'Hamedi 1994) sur environ un tiers de la superficie du massif. Il est donc difficile de raisonner sur les quinze hectares car la structure est relativement plus jeune sur le haut du massif et l'histoire sylvicole de cette partie a peut-être été différente (récolte de bois ponctuelle ?).

Sur cinq hectares, trente-six volis ont été dénombrés et datés de zéro à dix-neuf ans. Ils couvrent une superficie de 3 926 m². Le **taux de renouvellement** de la forêt est l'inverse du pourcentage moyen annuel de surface occupée par les chablis, il est de :

$$(50\,000 * 20) / 3926 = 254.7 \approx \mathbf{255 \text{ ans.}}$$

Ce taux de renouvellement est théorique car il admet que l'écosystème serait capable de se régénérer à partir des trouées naturelles. Dans ce cadre d'hypothèse, le système serait « stable ». Ceci pouvant être expliqué par (i) la longévité des chênes verts (les arbres des volis ont en moyenne 170 ± 46 ans), (ii) la faible surface dégagée par la chute d'un arbre (100-120 m² en moyenne, 250 m² pour le plus grand), et (iii) par le fait que les espèces qui entrent en compétition avec le chêne vert soient les essences du maquis haut.

Cependant, le taux de renouvellement calculé grâce à ce modèle linéaire est critiquable (Hladik 1982, Riéra & Alexandre 1988). Hartshorn (1980), lui-même, remarque qu'il ne rend pas compte de l'existence des arbres âgés. Le modèle stochastique présenté par Riéra et Alexandre (1988), et dont l'expression est une équation exponentielle

décroissante, ne peut pas être retenu car il considère le chablis comme le fait du hasard, indépendamment de l'état de végétation et de l'occurrence plus ou moins lointaine d'autres chablis.

Pour Hladik (1982), la mesure du pourcentage annuel de surface de chablis (« taux annuel de chablis ») est un bon outil de comparaison de la dynamique forestière dans différentes parcelles. Ce taux annuel de chablis est généralement comparé au taux annuel de mortalité ; il met en évidence le caractère plus ou moins jeune de la forêt. Les calculs de ces taux dans le transect (surface totale de 6 400 m², densité de chênes verts de 294 tiges, 1162 m² couvert par dix volis datés de six à dix-neuf ans) donnent :

$$\begin{aligned} \Leftrightarrow \text{Taux annuel de volis :} & \quad 1162/6400/14 = 1.29 \% \\ \Leftrightarrow \text{Taux annuel de mortalité :} & \quad 10/294/14 = 0.24 \% \end{aligned}$$

Cette différence souligne le caractère vieillissant prononcé de la parcelle échantillonnée.

Dans notre cas, le volis est lié principalement à l'âge des arbres et donc à la structure du peuplement dans le massif.

Cependant, nous l'avons vu, il n'est pas possible de conclure sur la capacité des volis à assurer le renouvellement des peuplements. En effet, le développement des jeunes individus de *Quercus ilex* n'est, à leur niveau, lui même pas certain.

CONCLUSION : DYNAMIQUE NATURELLE DES PEUPEMENTS DE CHÊNES VERTS

Dans cette deuxième partie, nous avons tenté d'analyser la dynamique naturelle du chêne vert à un niveau global, celui de la vallée du Fango, et à travers l'étude particulière d'un peuplement inexploité.

Les premiers travaux d'analyse pédoanthracologique effectués en Corse dans la vallée du Fango viennent compléter les travaux palynologiques de Reille (1975, 1988a, 1992). Ils permettent d'avoir une réflexion sur la structure des écosystèmes anciens avec l'incendie comme principal moteur de la succession. Les charbons de bois récupérés dans les profils pédologiques de la vallée donnent une idée précise des successions végétales en des lieux très précis sur un pas de temps de 2 000 ans. Il est maintenant certain que l'installation de la forêt de chênes verts (partie haute de la vallée) ne date que de 1 500 ans. Le chêne vert est donc une essence favorisée par l'Homme qui a permis son extension sur des surfaces qu'il ne devait pas être capable de coloniser sans cette aide, ni très certainement sans l'aide des oiseaux (rôle du geai des chênes). L'Homme aurait ouvert de nouvelles étendues, en particulier à plus de 500 m d'altitude, à la place d'une pinède de *laricios* (Reille 1988a) en levant l'inhibition allélopatique constituée par la litière des pins (Carcaillet *et al.* 1996).

Afin de cerner l'évolution naturelle d'une yeuseraie inexploitée depuis une cinquantaine d'années au moins, nous avons étudié la structure actuelle du peuplement en place et des ses régénérations. L'âge moyen de mortalité du peuplement de chênes verts dans la vallée du Fango a été déterminé à 170 ± 46 ans. Les jeunes plants inférieurs à 80 cm de hauteur sont présents partout, indépendamment du couvert qui les domine. Au-dessus de cette hauteur, ils sont plus directement inféodés au recouvrement du maquis. Les gaulis (de 3 à 5 m) sont très rares et ils sont plutôt présents sur sol profond en bas de vallon avec un couvert du maquis plus important (M'Hamedi 1994).

D'autre part, le rôle particulier des trouées naturelles dans le fonctionnement du peuplement de chênes verts a été étudié. La mise au point d'une technique de datation des trouées, à partir de la lecture des cernes des rejets de tiges de *Phillyrea latifolia*, a permis d'effectuer un échantillonnage chronologique de l'ouverture à la fermeture de la végétation dans une chênaie verte dense, sur une vingtaine d'années. Les vieux chênes verts qui tombent constituent à 75 % des volis simples, qui dégagent des ouvertures d'une surface moyenne de 100 à 120 m². Cette surface est certainement insuffisante pour qu'il existe une réelle succession végétale à partir des trouées naturelles. En fait, tous les éléments du maquis (*Quercus ilex*, *Arbutus unedo*, *Erica arborea*, *Phillyrea latifolia*, *Fraxinus ornus*) s'organisent structurellement suivant leurs potentialités de croissance.

D'après l'étude spécifique des jeunes plants de chêne vert dans les trouées naturelles, il est difficile d'affirmer, pour le moment, que la régénération est assurée dans chaque volis. Les jeunes plants bénéficient d'un gain de croissance dû à l'ouverture de la végétation. Néanmoins, cet accroissement reste faible (de 3 à 8 cm) et la fermeture de la trouée s'effectue en vingt ans. Il en va de même avec les rejets émis par la souche cassée qui ont une croissance annuelle importante mais qui présentent un fort taux de mortalité.

SYNTHESE ET PERSPECTIVES

1. DYNAMIQUE GENERALE

La forêt de chênes verts du Fango, classée réserve mondiale de la biosphère (*Man & Biosphere*), présente les caractéristiques, exceptionnelles en région méditerranéenne, d'une forêt vieillissante en grande partie inexploitée.

Les études paléoécologiques (palynologie et pédoanthracologie) réalisées dans la vallée du Fango sont complémentaires. Elles permettent aujourd'hui de comprendre un peu mieux la mise en place de la yeuseraie (deuxième partie). Elles ont montré que la forêt de chênes verts est relativement récente dans le haut de la vallée (1 500 ans) et que son extension est due à l'action de l'homme sur la pinède de laricios incendiée (Reille 1988a, Carcaillet *et al.* 1996). Aujourd'hui, il reste des questions en suspend, à savoir quelle est la dynamique naturelle de cette forêt en l'absence d'intervention humaine, la yeuseraie va-t-elle vers une extension, une stabilisation ou une réduction de sa superficie?

1.1. Extension

L'extension de la forêt est liée à la dissémination des glands, à leur capacité de germination, puis à la croissance des jeunes plants de chêne vert et à leur faculté à entrer en compétition avec les autres essences. Les conditions nécessaires au développement de la surface forestière sont donc nombreuses et plusieurs facteurs d'ordres différents y contribuent.

La **dissémination** des glands n'a pas été étudiée dans le cadre de ce travail, néanmoins de nouvelles germinations ont été trouvées chaque année dans le maquis à *Erica arborea* et *Phillyrea latifolia* en l'absence de semencier à proximité. Le rôle des oiseaux et, notamment, du geai des chênes (*Garrulus glandarius*) est fondamental dans la dispersion des glands. Cette dernière s'effectue préférentiellement en lisière et/ou à partir de perchoirs (Blondel *et al.* 1973, Mesléard 1988). La réussite de la germination, à ce niveau, va dépendre essentiellement de la qualité du sol dans lequel le gland va être enfoui. Par exemple, aucune germination n'a été trouvée dans le maquis à *Cistus monspeliensis* et à *Juniperus oxycedrus* durant les trois années d'observation. De plus, il n'a pas été mis en évidence de phénomène d'auto-inhibition du chêne vert vis-à-vis de ses semis sur substrat rhyolitique comme cette hypothèse a pu être émise sur substrat calcaire sous des taillis de chêne vert (Li & Romane 1994).

La **prédation** des glands, quant à elle, peut être très forte (sangliers, rongeurs, attaques fongiques, attaques d'insectes, *etc.*). Cependant, certaines années, la glandée est tellement importante (grosses glandées cycliques tous les deux-trois ans) que la germination d'un grand nombre de glands ne peut être empêchée.

A ce stade, la réussite de la **levée** des semis dépend avant tout des conditions pluviométriques printanières et, si la sécheresse estivale est trop marquée, le taux de mortalité des plantules devient important dans un grand nombre de stations. L'insuffisance de lumière est une seconde cause de mortalité des semis en ralentissant fortement la décomposition de la litière et donc en limitant leur alimentation minérale. Les caractéristiques édaphiques ont une forte incidence sur la survie des plantules. La rétention en eau des sols disponible pour les semis dépend de la pierrosité qui accentue le caractère xérique du climat (Aubert 1977).

Jusqu'à sa deuxième année de vie, la plantule est très sensible à la sécheresse car elle s'investit dans son développement racinaire (Jacquiot 1938, Boudy 1952). A partir de ce moment, les facteurs stationnels influent de manière importante sur la **croissance** des jeunes plants. Le broutage des plants par les bovins en divagation ralentit la croissance dans toutes les situations, mais il ne bloque pas le processus de régénération car les charges animales sont relativement faibles dans la vallée du Fango. Au niveau des facteurs abiotiques, le manque de précipitations durant l'été réduit l'accroissement et augmente le taux de mortalité des plants. Dans des conditions édaphiques favorables, à savoir sol profond, taux de terre fine et de matières organiques suffisants, les plants deviennent moins sensibles au stress hydrique. Il existe un seuil de luminosité en deçà duquel les plants ne parviennent plus à croître (sous-bois de futaie dense de chênes verts par exemple).

Les capacités d'extension de la yeuseraie sont liées à un ensemble de conditions biotiques et abiotiques favorables. La forêt est capable d'une certaine homéostasie dans l'attente d'une réunion de ces conditions afin de s'étendre.

1.2. Stabilisation

Une stabilisation de la yeuseraie sous-entendrait que la forêt serait incapable de se régénérer par semis et ne pourrait se renouveler qu'à partir de rejets de souche. On a vu que le chêne vert se régénère préférentiellement par rejets de souches. C'est le modèle de résistance par excellence (Barbéro *et al.* 1990). Ce mode de régénération est tout à fait bien adapté aux différentes perturbations qu'il peut subir comme les coupes forestières ou les trouées naturelles. Les rejets qui sont fournis à partir d'un système racinaire en place, sont compétitifs face aux autres espèces (essentiellement du maquis). Cependant, lorsqu'il s'agit de vieilles souches, ce système peut présenter des inconvénients car environ un tiers des souches ne rejettent plus ou mal, et la cépée renouvelée ne reconstitue pas une futaie mais un taillis qui n'est pas toujours sain (surtout dans les trouées naturelles : cas des volis secondaires). Ces inconvénients dus à l'état sanitaire de la souche-mère peuvent être moindres dans le cas où le rejet s'affranchit de la souche (essentiellement dans les coupes de bois si les souches sont bien arasées).

1.3. Réduction

La réduction des surfaces forestières aurait pour cause une incapacité de régénération « interne » à partir des trouées naturelles. Hors, cette incapacité n'a pas pu être mise en évidence.

La succession des communautés végétales à caractère forestier méditerranéen s'effectuant sur une même surface, se fait à partir de peu d'espèces qui ont des capacités de croissance en hauteur différentes. Ces espèces s'organisent structurellement dans l'espace jusqu'à un seuil de tolérance de la compétitivité (pour la lumière en particulier) qui en élimine certaines. Cette élimination n'est pas obligatoirement totale car ces espèces présentent une faculté exceptionnelle à rejeter des souches ou des tiges. Il s'effectue donc tout un agencement dans le temps et l'espace qui ressemble beaucoup à la mosaïque décrite par Richards (1952).

2. GESTION DES ECOSYSTEMES

Cette étude s'est placée au niveau de la régénération de la forêt à partir des principaux types de formations forestières et de maquis que l'on rencontre actuellement dans la vallée. Cette diversité architecturo-structurale est liée à tout un passé d'exploitation et d'utilisation du chêne vert (charbonnage et production de glands pour le bétail transhumant). La production de charbon a disparu depuis une cinquantaine d'années et quelques cochons sont lâchés très irrégulièrement à l'automne. Aujourd'hui, la seule activité maintenue est le prélèvement de bois de chauffage qui est effectué sous un droit ancestral, celui de l'affouage. Durant ces dernières années, deux techniques sylvicoles principales ont été adoptées. (i) L'une pourrait être assimilée à de l'exploitation selon la méthode de la futaie jardinée avec une prise de bois sporadique d'un ou plusieurs chênes proches qui présentent des caractéristiques de sénescence et de mauvais état sanitaire général. (ii) L'autre est une exploitation classique par coupes rases ouvrant des clairières de 400 m² à un hectare, voire plus.

On a montré qu'il existe des potentialités de germination et de croissances des semis et des rejets qui sont différentes suivant les habitats (Tableau LII). Ces situations impliquent une nécessité ou non d'intervention sylvicole pour gérer les différents types de peuplements suivant les objectifs à définir.

Tableau LII : Synthèse des résultats de germination et de croissances des jeunes plants et des rejets de *Quercus ilex* dans les différentes structures étudiées (° : nulle à faible ; * : moyenne ; ** : bonne ; *** : très bonne)

Structure	Germination	Croiss. j. plants	Croiss. rejets
Chênaie verte dense	**	*	*
Chênaie verte claire	**	*	*
- sur rhyolites	°	°*	*
Chênes sénescents sur maquis haut	**	*	*
Coupe rase récente de chênaie claire	**	*	***
Coupe rase ancienne de chênaie claire	°	***	***

Jeunes chênes sur maquis haut	**	*	o
Maquis à bruyères et filarias	o*	*	o
Cistaie-oxycèdraie	o	o	o
Taillis de chênes verts en bord de mer	o	*	*
Trouées naturelles	*	*	*

Dans le cas d'une volonté de maintien d'une partie de la forêt en l'état pour son aspect patrimonial (classement en réserve *MAB*), il serait intéressant de ne pas intervenir au niveau sylvicole, en particulier dans la partie haute de la vallée (Monte Estremo). En effet, la yeuseraie en **futaie dense à claire**, manifeste des signes de sénescence par l'augmentation des trouées naturelles depuis cette dernière décennie. De nombreux arbres ont atteint ou dépassé le diamètre qui correspond à leur âge de mortalité naturelle (environ 70-75 cm à la base). L'âge optimal de coupe pour régénérer le peuplement (qu'il reste à définir), a été très certainement dépassé. Dans ce cas, une partie des souches ne sera plus capable de fournir de rejets, seule la régénération à partir des semis est réellement envisageable.

La **coupe rase** semble le meilleur moyen de régénérer ces futaies plus ou moins denses de chêne vert. A tous les stades (de la germination à la croissance), la coupe rase paraît offrir une assurance optimale de réussite de la régénération. De plus, ce traitement augmente la densité du peuplement en offrant aux semis une ouverture à la lumière suffisamment longue pour que le cortège de la succession végétale s'exprime et soit bénéfique au plant. Les ronces et les composantes du maquis permettent au jeune plant de chêne vert une protection contre la dent du bétail, une bonne alimentation minérale et l'entrée en compétition des espèces entre elles tend à gagner les plants. Cependant, quelques précautions peuvent être prises pour diminuer le temps de régénération de l'écosystème : (i) l'exclos protège tous les plants et rejets du broutage par les bovins, (ii) les plus grands plants de chêne vert doivent si possible être préservés, (iii) les coupes doivent être pratiquées à rez-de-terre pour permettre aux rejets de s'affranchir des vieilles souches. (iv) Les trop grandes surfaces d'exploitation sont à proscrire (supérieures à un hectare) car les pins maritime ou laricio peuvent devenir des compétiteurs qui s'intercalent dans les successions végétales qui conduirait à la yeuseraie.

En ce qui concerne les **trouées naturelles**, nous n'avons pas pu mettre en évidence la capacité des volis à assurer le renouvellement ou la régénération des peuplements. Le développement des jeunes individus de *Quercus ilex* semble lié à une durée du taux de fermeture en relation avec la surface de la trouée. Dans ce cas, une phase à maquis paraît obligatoire sans que l'on connaisse réellement sa durée, avant une fermeture complète par le chêne vert. L'objectif du gestionnaire pourrait être de laisser une grande partie de la forêt évoluer naturellement à partir de cette « dynamique interne » de la yeuseraie. L'étude de ce type de fonctionnement à grande échelle est unique en forêt méditerranéenne et présente de grands intérêts scientifique et esthétique.

L'étude en cours sur l'accroissement de **jeunes chênes verts sur du maquis haut** (ONF 1992b) montre, pour le moment, qu'une intervention de dégagement des houppiers (sur un rayon d'un mètre) semble profiter aux arbres, l'accroissement en circonférence étant significatif. Ce type de structure correspond probablement à un stade intermédiaire entre la coupe rase et la futaie plus ou moins dense, de l'ordre d'une cinquantaine d'années.

Les **formations végétales** étudiées sur des **affleurements rhyolitiques** (cistaie-oxycèdraie, maquis à bruyère et filarias, chênaie claire) n'entrent pas dans la même durée de succession qui évoluerait vers une formation à chênes verts éparés sur du maquis haut. Ce dernier stade de succession dépend de l'évolution édaphique au niveau des fissures de la roche mère. Le chêne vert est tout à fait capable de se cantonner dans ce type d'habitat généralement peu favorable aux arbres. Ces zones où la rhyolite est affleurante sont nombreuses dans la vallée et elles sont fragiles, car très sensibles aux phénomènes d'érosion. Il est donc nécessaire de les préserver.

Ces réflexions et propositions de gestion des différentes structures végétales hautes concernent la forêt domaniale du Fango. La gestion d'une futaie de chêne vert peut être entreprise avec une sylviculture classique employée communément pour cette essence. Les coupes rases semblent le meilleur moyen de régénérer la futaie et d'augmenter sa densité sur des sols profonds. Ce traitement est cependant à utiliser sur des surfaces qui optimisent tous les mécanismes de régénération de la forêt. Les coupes sur de grandes surfaces comportent le risque d'une colonisation par des espèces forestières résineuses surtout lorsque seulement quelques semenciers sont à proximité de ces ouvertures. Les petites coupes d'un arbre de temps en temps pourraient être assimilées au phénomène de trouées naturelles observées un peu partout maintenant dans l'ensemble de la forêt domaniale. On a vu qu'il est difficile actuellement de certifier la capacité de celles-ci à régénérer la yeuseraie dense.

Nous avons volontairement dissocié le **taillis de chênes verts du bord de mer** du reste de l'écosystème forestier car le fonctionnement de cette formation est propre à la zone littorale. Les conditions biotiques et abiotiques sont

très contraignantes pour le chêne vert. D'ailleurs, celui-ci renouvelle la totalité de son feuillage tous les deux ans alors que plus haut dans la vallée, cette période est de trois ans. Au niveau du sol en interstice entre les galets, la prospection racinaire limite le développement des semis qui se retrouvent avec une période de stress hydrique certainement beaucoup plus sévère que dans les autres milieux. Il y a incompatibilité entre la présence d'un troupeau de bovins en liberté et l'objectif de régénération et d'extension du taillis de chêne vert. Cependant même un dispositif d'exclos ne permet pas de garantir cet objectif car les conditions abiotiques sont extrêmement limitantes, autant au niveau de la germination (capacité d'extension de l'écosystème), qu'au niveau de l'accroissement des jeunes plants ou des rejets (capacité de régénération ou de renouvellement). La somme de ces difficultés conduit à s'interroger sur les conditions initiales d'établissement de ces chênes verts, en particulier sur la pédogénèse. Dans cette mesure, les rejets de souche, avec tout leur système racinaire en place, sont les plus aptes à assurer un renouvellement éventuel du taillis dont les tiges les plus faibles sèchent sur pied et favorisent l'émission de rejets.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aïssa D., 1981. *Etude expérimentale de la germination du chêne vert (Quercus ilex L.)*. Thèse, Univ. Aix-Marseille III : 66 p.
- Alexandrian D., 1992. *Guide technique du forestier méditerranéen français. Chap. 3 : Essences forestières*. CEMAGREF Aix-en-Provence, France.
- Allier C. & Lacoste A., 1980. Maquis et groupements végétaux de la série du chêne vert dans le bassin du Fango (Corse). *Ecol. Medit.*, **5** : 59-82.
- Allier C. & Lacoste A., 1981. Processus dynamiques de reconstitution dans la série du chêne vert en Corse. *Vegetatio*, **46** : 83-91.
- Amin T., Beissalah Y., El Hajzein B. & Neville P., 1987. Variations de la régénération du pivot de jeunes plants de chêne vert (*Quercus ilex L.*) après divers traumatismes. *Ecol. Medit.*, **13** (1-2) : 61-76.
- Ashton P.S., 1978. The natural forest : plant biology - Regeneration and tree growth, 180-215. In : *Natural Resources research XIV*, Tropical forest ecosystems, Unesco, Paris.
- Astorg D., 1987. *Forêt domaniale du Fango. Aménagement 1987-2006*. Doc. int. ONF, Bastia : 52 p.
- Astorg D. & Fontana J.P., 1979. Relations de l'homme avec les écosystèmes terrestres : le maquis et la forêt. Description des écosystèmes de la vallée du Fango. *Doc. A.P.E.E.M., Bastia* : 81 p.
- Atkinson R.J., 1957. Worms and weathering. *Antiquity*, **31** : 219-233.
- Aubert G., 1977. Essai d'interprétation écologique de la répartition des Ericacées en Provence (région du sud-est de la France). *Ecol. Medit.*, **3** : 113-123.
- Aubert G., 1989. Notions fondamentales d'édaphologie. *Doc. travail d'Ecologie de 3ème cycle*, Univ. Aix-Marseille III : 1-111 + 1-44.
- Bacilieri R., Bouchet M.A., Bran D., Grandjanny M., Maistre M., Perret P. & Romane F., 1993. Germination and regeneration mechanisms in Mediterranean degenerate forests. *J. Veg. Sci.*, **4** : 241-246.
- Baize D., 1988. *Guide des analyses courantes en pédologie*. INRA Edit., Paris : 172 p.
- Baldy C., Barbéro M. & Madjidieh H., 1987. Extinction du rayonnement et modifications du spectre solaire sous différents couverts du taillis de chêne vert (*Quercus ilex L.*) de la forêt de la Gardiole de Rians (Var-France). *Ecol. Medit.*, **13** (1/2) : 77-86.
- Barbéro M., 1990. Méditerranée : bioclimatologie, sclérophylle, sylvigénèse. *Ecol. Medit.*, **16** : 1-12.
- Barbéro M., Loisel R. & Quézel P., 1984. Indices des pratiques culturales sur la flore et la végétation des agrosystèmes en région méditerranéenne. *C.R. Soc. Biogéogr.*, **59** (4) : 463-473.
- Barbéro M., Quézel P. & Loisel R., 1990a. Les apports de la phytoécologie dans l'interprétation des changements et perturbations induits par l'homme sur les écosystèmes forestiers méditerranéens. *Forêt Médit.*, **12** (3) : 194-215.
- Barden L.S., 1981. Forest development in canopy gaps of a diverse hardwood forest of the southern Appalachian Mountains. *Oikos*, **37**: 205-209.
- Bartet E., 1890. Influence exercée par l'époque d'abattage sur la production et le développement des rejets des souches dans les taillis. *Rev. Eaux Forêts*, **29** : 310-313.
- Barthélémy D., Caraglio Y., Drenon C. & Figureau C., 1992. Architecture et sénescence des arbres. *Forêt Entreprise*, (83) : 15-35.
- Bartlett M.S., 1947. The use of transformations. *Biometrics*, **3** : 39-52.

- Bayonove J., 1970. *Contribution à l'étude des germinations dans les bois de chênes verts (Quercus ilex L.)*. Thèse, USTL-Montpellier : 250 p + annexes.
- Bedel, 1866. Le chêne vert. *Rev. Eaux Forêts*. 6-15.
- Bellot J., Sanchez J.R., Lledo M.J., Martinez P. & Escarré A., 1992. Litterfall as a measure of primary production in Mediterranean basin holm oak forest. *Vegetatio*, **99-100** : 69-76.
- Benzécri J.P., 1964. Sur l'analyse factorielle des proximités. *Pub. Inst. Statist. Univ. Paris*, **14** (1) : 165-180.
- Berrod M.D., 1987. *Phénologie et caractéristiques du régime de reproduction d'une espèce anémophile : le chêne vert (Quercus ilex L.)*. Station de Puéchabon (Hérault). Mém. Ecole Natio. Ing. Trav. Agri., Dijon-Quétigny : 47 p.
- Bhattacharya C.G., 1967. A single method of resolution of a distribution into gaussian components. *Biometrics*, **123** : 11-25.
- Bilger M., 1984. *Estimation des volumes et de la biomasse des taillis de chêne vert (Quercus ilex L.) du Gard*. CNRS-CEPE Montpellier.
- Blondel J., Ferry C. & Frochot B., 1973. Avifaune et végétation. Essai d'analyse de la diversité. *Alauda*, **41** (1/2) : 63-84.
- Boisserie M., 1990. *Influence des traitements sylvicoles (exploitation à blanc, dépressage, éclaircies) sur la repousse et la croissance des taillis de chêne vert*. Mém. ENITEF, INRA Avignon : 72 p.
- Bonin G. & Tatoni T., 1990. Réflexions sur l'apport de l'analyse factorielle des correspondances dans l'étude des communautés végétales et de leur environnement. *Ecol. Médit.*, **16** : 403-414.
- Bonnet-Masimbert M., 1973. Problème de l'irrégularité des glandées : peut-être un aspect entomologique ? *Rev. For. Fr.*, **25** : 375-377.
- Bossema I., 1979. *Jays and oaks : an eco-ethological study of a symbiosis*. E.J. Brill Edit., Leiden publ., The Netherlands : 177p.
- Boudy P., 1952. *Le guide du forestier en Afrique du Nord*. La Maison Rustique Edit., Paris 6ème : 505 p.
- Bourcet J., 1994. *Deux siècles d'histoire forestière en Corse*. Doc. interne ONF, Ajaccio : 19 p.
- Bourlière F. & Lamotte M., 1978. *Problèmes d'écologie : écosystèmes terrestres*. Lamotte M. & Bourlière F. Edit., Masson publ. : 345 p.
- Bran D., 1989. *La germination et l'installation des plantules de chêne vert (Quercus ilex L.) et de chêne pubescent (Quercus pubescens Willd.) sous taillis de chêne vert*. DEA «Sc. Evol. Ecol.», USTL-Montpellier : 53 p.
- Bran D., Lobreux O., Maistre M., Perret P. & Romane F., 1990. Germination of *Quercus ilex* and *Q. pubescens* in a *Q. ilex* coppice - Long term consequences. *Vegetatio*, **87** : 45-50.
- Braun-Blanquet J., 1936. La forêt d'yeuse languedocienne (Quercion ilicis). Monographie phytosociologique. *Mém. Soc. ét. Sc. Nat., SIGMA*, **5** (45) : 1-147.
- Bray J.R., Burke W.D. & Struik G.J., 1994. Regeneration dynamics of alluvial gaps in a warm temperate rain forest in New Zealand. *Vegetatio*, **112** : 1-13.
- Brokaw N.V.L., 1982. The definition of tree fall gap and its effects on measures of forest dynamics. *Biotropica*, **14** (2) : 158-160.

- Bruciamacchie M., Grandjean G. & Jacobée F., 1994. Installation de régénérations feuillues dans de petites trouées en peuplements irréguliers. *Rev. For. Fr.*, **46** (6) : 639-653.
- Bruciamacchie M. & Jover L., 1992. Utilisation du traitement d'images en matière forestière. *Rev. For. Fr.*, **44** (1) : 43-53.
- Carcaillet C., Barakat H., Panaïotis C. & Loisel R., 1996. Fires and late Holocene expansion of *Quercus ilex* and *Pinus pinaster* in Fango valley (Mab reserve, in Corsica). *J. Veg. Sci.*, (sous-presse).
- Carcaillet C. & Talon B., 1996. Stratigraphie et datations de charbons de bois dans les Alpes : quelques aspects taxonomiques. *Géogr. Phys. Quat.*, **50** (2) (in press).
- Carcaillet C. & Thinon M., 1996. Pedoanthracological contribution to the study of the evolution of the upper treeline in the Maurienne valley (North French Alps) : methodology and preliminary data. *Rev. Paleobot. Palyno.*, **91** : 399-416.
- Carlier C., 1987. Etude de la sectorisation des souches de châtaignier à l'aide d'eau tritiée. *Ann. Sci. For.* (1) : 85-102.
- Cartan-Son M., Floret C., Galan M.J., Grandjanny M., Le Floch E., Maistre M., Perret P. & Romane F., 1992. Factors affecting radial growth of *Quercus ilex* L. in a coppice stand in southern of France. *Vegetatio*, **99-100** : 61-68.
- Chettleburg M.R., 1952. Observations on the collection and burial of acorns by jays in Hainault forest. *Brit. Birds*, **48** : 183-184.
- Christensen N.L. & Muller C.H., 1975. Effects of fire on factors controlling plant growth in *Adenostoma chapparal*. *Ecol. Monogr.* **45** : 29-55.
- Collins B.S. & Pickett S.T.A., 1987. Influence of canopy opening on the environment and herb layer in a northern hardwoods forest. *Vegetatio*, **70** : 3-10.
- Connell J.H. & Slatyer R.O., 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. *Am. Nat.*, **111** : 1119-1144.
- Contandriopoulos J., 1981. Endémisme et origine de la flore de la Corse : mise au point des connaissances actuelles. *Boll. Soc. Sarda Sci. Nat.*, **20** : 187-230.
- Cordier B., 1965. *Sur l'analyse factorielle des correspondances*. Thèse, Univ. Rennes : 66 p.
- Cuartas P. & Garcia-Gonzales R., 1992. *Quercus ilex* browse utilization by Caprini in Sierra de Cazorla and Segura (Spain). *Vegetatio*, **99-100** : 317-330.
- Dagnélie P., 1968. A propos de l'emploi du test de Kolmogorov-Smirnov comme test de normalité. *Biométri. Praximètr.*, **9** : 3-13.
- Dagnélie P., 1975. *Théories et méthodes statistiques* (2 vol.). Presses agronomiques de Gembloux Edit., Belgique : 378 p + 463 p.
- Dagnélie P., 1992. *Statistique théorique et appliquée*. Presses agronomiques de Gembloux Edit. : 492 p.
- Davet-Fresia, 1965. *Contribution à l'étude physiologique du chêne vert : la germination*. Thèse, Univ. Montpellier : 63 p.
- Debussche M. & Isenmann P., 1992. A Mediterranean bird disperser assemblage : composition and phenology in relation to fruit availability. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, **47** : 411-432.
- Delatour C. & Morelet M., 1979. La pourriture noire des glands. *Rev. For. Fr.*, **31** : 101-115.

- Delatour C., 1990. Dépérissement des chênes et pathogènes. *Rev. For. Fr.*, **42** (2) : 182-185.
- De Martin P., 1974. *Analyse des cernes. Dendrochronologie et dendroclimatologie*. Masson Edit., Paris : 78 p.
- Des Chesnes G., 1892. Une exploitation de chênes verts en Provence. *Rev. Eaux Forêts*, 49-52.
- Desselle J.L., 1990. *Analyses multivariées sous contraintes : présentation à partir d'exemples, réalisation pratique à l'aide du logiciel BIOMECO*. D.A.A. « Analyse de données », ENSA-Montpellier.
- Dimon J., 1976. *Les glands de chênes méditerranéens - Récolte, conservation et semis directs*. Mém. ENITEF, CTGREF Aix-en-Provence : 92 p. + annexes.
- Duchaufour P., 1968. *L'évolution des sols - Essai sur la dynamique des profils*. Masson Edit., Paris : 94 p.
- Duchaufour P., 1970. *Précis de pédologie*. Masson et Cie Edit., Paris : 479 p.
- Ducrey M., 1975a. Utilisation des photographies hémisphériques pour le calcul de la perméabilité des couverts au rayonnement solaire. I. Analyse théorique de l'interception, *Ann. Sci. For.*, **32** (2) : 73-92.
- Ducrey M., 1975b. Utilisation des photographies hémisphériques pour le calcul de la perméabilité des couverts au rayonnement solaire. II. Etude expérimentale, *Ann. Sci. For.*, **32** (4) : 205-221.
- Ducrey M., 1988a. Recherches de l'Institut national de la recherche agronomique sur la sylviculture des taillis de chênes verts. *Forêt Médit.*, **10** (1) : 125-129.
- Ducrey M., 1988b. Sylviculture des taillis de chêne vert. Pratiques traditionnelles et problématique des recherches récentes. *Rev. For. Fr.*, **40** (4) : 302-313.
- Ducrey M., 1992. Quelle sylviculture et quel avenir pour les taillis de chêne vert (*Quercus ilex* L.) de la région méditerranéenne française? *Rev. For. Fr.*, **44** (1) : 12-34.
- Ducrey M. & Boisserie M., 1991. Recrû naturel dans des taillis de chêne vert (*Quercus ilex* L.) à la suite d'exploitations partielles. *Ann. Sci. For.*, **49** : 91-109.
- Ducrey M. & Labbé P., 1985. Etude de la régénération naturelle contrôlée en forêt tropicale humide de Guadeloupe. I. Revue bibliographique, milieu naturel et élaboration d'un protocole expérimental. *Ann. Sci. For.*, **42** (3) : 297-322.
- Ducrey M. & Labbé P., 1986. Etude de la régénération naturelle contrôlée en forêt tropicale humide de Guadeloupe. II. Installation et croissance des semis après les coupes d'ensemencement. *Ann. Sci. For.*, **43** (3) : 299-326.
- Ducrey M. & Toth J., 1992. Effect of cleaning and thinning on height growth and girth increment in holm oak coppices (*Quercus ilex* L.). *Vegetatio*, **99-100** : 365-376.
- Ducrey M., Toth J. & Turrel M., 1987. *Protocole d'étude des éclaircies dans les taillis de chêne vert âgés de 43 ans et 57 ans, en vue de conversion en futaie sur souche. Forêt domaniale de Puechabon (Hérault)*. Doc. interne n°4, INRA-Avignon Sylviculture : 6 p.
- Dupiaz G., 1963. Carte de la végétation de la France, n° 80-81 : Corse. Notice sommaire. C.N.R.S.-Toulouse.
- Durrieu De Madron L., 1993. *Mortalité, chablis et rôle des trouées dans la sylvigénèse avant et après exploitation sur le dispositif d'étude sylvicole de Paracou. Guyane française*. Thèse Doct. Ingén. "Sc. For.", ENGREF Nancy : 203 p.
- Eckardt F.E., Heim G., Méthy M. & Sauvezon R., 1975. Interception de l'énergie rayonnante, échanges gazeux et croissance dans une forêt méditerranéenne à feuillage persistant (*Quercetum ilicis*). *Photosynthetica*, **9** (1) : 145-156.

- Ed-Derfoufi F., 1984. *Contribution à l'étude de la minéralomasse aérienne d'un taillis de chêne vert (Quercus ilex L.)* - Station de Puéchabon. DEA « Ecol. Terr. », USTL-Montpellier : 35 p.
- Ed-Derfoufi F., 1986. *Gestion et dynamique des nutriments dans les taillis de chênes verts âgés et très jeunes*. Thèse, USTL-Montpellier : 130p.
- Emberger L., 1955. Une classification biogéographique des cimats. *Recueil trav. Lab. Bot. Géol. Zool., Fac. Sc. Montpellier, Bot.*, **7** : 3-43.
- Espelta J.M., Riba M. & Retana J., 1995. Patterns of seedling recruitment in West-mediterranean *Quercus ilex* forests influenced by canopy development. *J. Veg. Sci.*, **6** : 465-472.
- Etienne M., 1991. Protection of mediterranean forests against fire : an ecological approach for redevelopment. In : *Terrestrial and aquatic ecosystems. Perturbation and recovery* ; Ravera O. Edit., Ellis Horwood publ., New York, 5.17 : 493-498.
- Faille A., Lemée G. & Pontailier J.Y., 1984a. Dynamique des clairières d'une forêt inexploitée (réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau). 1- Origine et état actuel des ouvertures. *Acta Oecol., Oecol. gener.*, **5** (1) : 35-51.
- Faille A., Lemée G. & Pontailier J.Y., 1984b. Dynamique des clairières d'une forêt inexploitée (réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau). II. Fermeture des clairières actuelles. *Acta Oecol., Oecol. Gener.*, **5** (2) : 181-199.
- Falinski J.B., 1977. Research on vegetation and plant population dynamics conducted by the Bialowieza Geobotanical Station of the Warsaw University in the Bialowieza primeval forest 1952-1977. *Phytocoenosis*, **6** (1-2) : 1-148.
- Falinski J.B., 1978. Uprooted trees, their distribution and influence in the primeval forest biotope. *Vegetatio*, **38** : 175-183.
- Feraud C., 1985. *Quelques aspects de la croissance et du développement du chêne vert (Quercus ilex L.) et premiers essais de culture "in vitro"*. Thèse, Univ. Aix-Marseille III : 86 p.
- Fink S., 1983. The occurrence of adventitious buds within the bark of some temperate and tropical trees. *Amer. J. Bot.*, (4) : 532-542.
- Florence J., 1981. *Chablis et sylvigénèse dans une forêt dense humide sempervirente du Gabon*. Thèse, Univ. Louis Pasteur, Strasbourg : 250 p.
- Floret C., Galan M.J., Le Floc'h E. & Romane F., 1985. Quelques résultats concernant l'étude d'un taillis de chêne vert (*Quercus ilex* L.) du Montpelliérais. *Réunion du "groupe taillis", Limoges, 14 et 15 Mars, Lab. de Biol. Végét., UER des Sci.* : 15 36.
- Floret C., Galan M.J., Le Floc'h E. & Romane F., 1986. Croissance d'un jeune taillis de chêne vert ; quelques remarques sur les résultats de trois ans d'observations dans la station de Puéchabon (Hérault). *Réunion du "groupe taillis", Compte rendu des journées du 20 et 21 Mars, Lab. Ecol. Végét., Univ. Paris-Sud* : 38-40.
- Floret C., Galan M.J., Le Floc'h E., Leprince F. & Romane F., 1989. Description of plant annual cycles - France - In : *Plant pheno-morphological studies in mediterranean type ecosystems* ; Orshan G. Edit., Geobotany serie, Junk publ., the Hague : 416 p.
- Floret C., Galan M.J., Le Floc'h E., Rapp M. & Romane F., 1992. Dynamics of holm oak (*Quercus ilex* L.) coppices after clearcutting in southern France Flora and life cycles changes. *Vegetatio*, **99-100** : 97-105.
- Frontier S., 1981. *Méthodes statistiques, applications à la biologie, la médecine et l'écologie*. Masson Edit., Collec. Abrégés publ., Paris : 246 p.

- Frontier S. & Pichod-Viale D., 1993. *Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution*. Masson Edit., Collec. Ecologie n°21 publ., Paris, 2e Ed. : 447 p.
- Gamisans J., 1975. *La végétation des montagnes corses*. Thèse Doct., Univ. Aix-Marseille III : 295 p.
- Gamisans J., 1986. Les forêts de *Quercus ilex* de Corse. Etude phytosociologique et place dans la dynamique de la végétation. *Doc. Phytosoc.*, **10** (1) : 423-435.
- Gamisans J., 1991. *La végétation de la Corse. Compléments au prodrome de la flore corse, Annexe n°2*. Jeanmonod D. & Burdet H.M. Edit., Conservatoire et jardin botaniques de la ville de Genève publ., Genève : 391 p.
- Gamisans J. & Jeanmonod D., 1993. *Catalogue des plantes vasculaires de la Corse. Compléments au prodrome de la flore corse, Annexe n°3*. Jeanmonod D. & Burdet H.M. Edit., Conservatoire et jardin botaniques de la ville de Genève publ., Genève : 258 p.
- Gamisans J. & Marzocchi J.F., 1996. *La flore endémique de la Corse*. Chaudoreille C-Y. Edit., Edisud publ., Aix-en-Provence : 208 p.
- Garrec J.-P., 1994. Dépérissements littoraux d'arbres forestiers. *Rev. For. Fr.*, **46** (5) : 454-457.
- Godron M., Daget P., Emberger L., Long G., Le Floc'h E., Poissonet J., Sauvage C. & Wacquant J.P., 1983. *Code pour le relevé méthodologique de la végétation et du milieu*. CEPE-CNRS Edit., Montpellier : 292 p.
- Gomez-Sal A., Rodriguez M.A. & De Miguel J.M., 1992. Matter transfer and land use by cattle in a dehesa ecosystem of Central Spain. *Vegetatio*, **99-100** : 345-354.
- Gomila H., 1993. *Incidences du débroussaillage sur la flore, la végétation et le sol, dans le Sud-Est de la France*. Thèse Doct., Univ. Aix-Marseille III : 195 p + annexes.
- Gonzalvez S., 1993. *Etude de l'interface entre le châtaigner (Castanea sativa Mill.) et le chêne vert (Quercus ilex L.) dans les Cévennes. La germination et l'installation des plantules sous le couvert de ces deux espèces*. Mém. Maîtrise « Bio. des Orga. et des Pop. », Univ. Montpellier II : 52 p.
- Greguss P., 1959. *Holzanatomie der europäischen Laubhölzer und Sträucher*. Akadémiai Kiado Edit., Budapest.
- Grillas P., 1980. *Structure et phytomasse de taillis de chêne vert (Quercus ilex) : étude de trois stations du Montpellierais*. DEA, USTL-Montpellier : 33 p.
- Grosjean R., 1986. *Histoire de la Corse*. Arrighi P. & Olivesi A. Edit., Privat publ., Toulouse : 454 p.
- Guignard P. & Kremer A., 1983. *Contrôle génétique du développement de semis de pins maritimes (Pinus pinaster Ait.). Mise en évidence des effets maternels sur la croissance juvénile*. DEA, Univ. Bordeaux II.
- Guinochet M., 1973. *Phytosociologie*. Masson Edit., Paris : 227 p.
- Hanock J.F., 1991. *Mise au point d'un système d'acquisition et de numérisation in situ d'images hémisphériques sous un couvert végétal*. DE Doct., Univ. Aix-Marseille III : 106 p.
- Hartshorn G.S., 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. In : *Tropical trees as living systems* . P.B. Tomlinson & M.H. Zimmerman Edit., Cambridge University Press publ. : 617-638.
- Hartshorn G.S., 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica*, **12** (suppl.) : 23-30.
- Hartshorn G.S., 1989. Gap-phase dynamics and tropical tree species richness. In : *Tropical Forests, Botanical Dynamics, Speciation and Diversity*, Holm-Nielsen L.B., Nielsen I.C. & Baslev H. Edit., Academic press publ. : 380 p.

- Hillcoat B., 1994. *Garrulus glandarius* - food -. In : *Handbook of the birds of Europe. The Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic - Crows to finches* -. Oxford University Press Edit., S. Cramp & C.M. Perrins publ., Oxford, New York, **8** : 12-15.
- Hladik A., 1982. Dynamique d'une forêt équatoriale africaine : mesures en temps réel et comparaison du potentiel de croissance de différentes espèces. *Acta Oecol., Oecol. Gener.*, **3** (3) : 373-392.
- Horn H.S., 1975. Forest succession. *Scient. Amer.*, **232** (5) : 90-98.
- Huc R. & Rosalina U., 1981. Chablis and primary forests dynamics in Sumatra. In : *Tropical forest biology*, Prog. IFRI 2.2, 13 p.
- ICALPE, 1995. *Projet Energie / Bois*. Compte rendu de la 1ère réunion, 29 et 30 Mai, Lévie, Corse-du-Sud.
- IFN, 1988. *Inventaire forestier national. Départements de Haute Corse et de Corse-du-Sud*. Ministère Agric. et Dévelop. Rural Edit, Dir. Espace Rural et Forestier, Paris : 282 p.
- Illy G., 1967. Recherches sur l'amélioration génétique du pin maritime. *Ann. Sci. For.*, **23** (4) : 769-948.
- Jacobson G.L. & Bradshaw R.H.W., 1981. The selection of sites for paleovegetational studies. *Quaternary research*, **16** : 80-96.
- Jacquot C., 1938. *Le chêne. Actualités scientifiques et industrielles (746)*, Hermann & Cie Edit., Paris : 71 p.
- Jacquot C., 1955. *Atlas d'anatomie des bois de conifères*. Centre technique du bois, Paris.
- Jacquot C., Robin A.M. & Bedeneau M., 1973. Reconstitution d'un ancien peuplement forestier en forêt de Fontainebleau par l'étude anatomique des charbons de bois et leur datation par le 14C. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **120** : 231-234.
- Kanazawa Y., 1975. Production, dispersal and germination of acorns in natural stands of *Quercus crispula* - A preliminary report - *J. Jap. For. Soc.*, **57** (7) : 209-214.
- Kauppi A., Rinné P. & Ferm A., 1987. Initiation structure and sprouting of dormant basal buds in *Betula pubescens*. *Flora*, **179** : 55-83.
- Kill B.S., 1992. Effect of pine allelochemicals on selected species in Korea. In : *Allelopathy, basic and applied aspect*. Rizvi S.J.H. & Rizvi V. Edit., Capman & Hall publ., London : 205-241.
- Koop H. & Hilgen P., 1987. Forest dynamics and regeneration mosaic shifts in unexploited beech (*Fagus sylvatica*) stands at Fontainebleau (France). *Forest Ecol. Management*, **20** : 135-150.
- Korpel S., 1982. Degree of equilibrium and dynamical changes of the forest on example of natural forests of Slovakia. *Acta Fac. For.*, **24** : 9-31.
- Kozłowski T.T., Kramer P.J. & Pallardy S.G., 1991. *The physiological ecology of woody plants, chap. 11, Fire*. Academic Press Edit., San Diego.
- Labbé P., 1982. *Régénération naturelle de la forêt tropicale humide en Guadeloupe. Installation et croissance des semis d'essences précieuses moins de trois ans après les premières coupes de régénération*. Mém. ENITEF, INRA Antilles-Guyane : 60 p + annexes.
- Langenheim J.H., 1994. Higher plant terpenoids : a phytochemical overview of this ecological roles. *J. Chemical Ecol.*, **20** (6) : 1223-1280.
- Lanier L., 1986. *Précis de sylviculture*. ENGREF Edit., Nancy : 467 p.

- Lebreton J.D., Chessel D., Prodon R. & Yoccoz N., 1988. L'analyse des relations espèce-milieu par l'analyse canonique des correspondances. I. Variables de milieu quantitatives. *Acta Oecol., Oecol. Gen.*, **9** : 53-67.
- Leccia M., Broussous D. & Panaiotis C., 1995. *Le chêne vert (Quercus ilex). A leccia*. Doc. interne, ODARC, Bastia : 49 p.
- Lécrivain E., Leclerc B. & Hauwy A., 1989. Consommation de ressources ligneuses dans un taillis de chênes par les brebis en estive. *Com. V Jour. rech. Alim. Nut. Herbiv., Paris* : 2 p.
- Lécrivain E., Leclerc B. & Hauwy A., 1990. Consommation de ressources ligneuses dans un taillis de chênes par des brebis en estive. *Rep. Nutr. Dev. suppl.*, **2** : 207-208.
- Leclerc B., Lécrivain E., 1991. Pâturage caprin dans un taillis de chêne vert et de chêne pubescent : comportement du troupeau. *4. International Rangeland Congress, Montpellier*. Résumé n° 459.
- Lehmann F., 1982. *Etude des peuplements de chênes verts de la forêt domaniale du Fango*. Mém. ENITEF, ONF Bastia : 83 p. + annexes + carte.
- Le Louarn H., 1972. Etudes sur les rongeurs forestiers actuellement menées à l'INRA. *Rev. For. Fr.*, **24** : 105-113.
- Lemée G., 1985. Rôle des arbres intolérants à l'ombrage dans la dynamique d'une hêtraie naturelle (forêt de Fontainebleau). *Acta Oecol., Oecol. Plant.*, **6** (20) : 3-20.
- Lemée G., 1987. Les populations de chênes (*Quercus petraea* Liebl.) des réserves biologiques de la tillaie et du gros Fouteau en forêt de Fontainebleau : structure, démographie, évolution. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, **42** (4) : 329-355.
- Lemée G., 1989. Structure et dynamique de la hêtraie des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau : un cas de complexe climacique de forêt feuillue monospécifique tempérée. *Acta Oecol., Oecol. Gener.*, **10** (2) : 155-174.
- Lemée G., Faille A. & Pontailier J.Y., 1991. Dynamique linéaire et cyclique d'une forêt inexploitée : cas des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. *Coll. Phytosocio., Berlin*, **20** : 273-282.
- Leouffre M.C., Lécrivain E. & Leclerc B., 1989. Consommation par des caprins de *Quercus ilex* et *Quercus pubescens* dans un taillis méditerranéen. *XVI Cong. Intern. des Herbages, Nice* : 1083-1084.
- Lepart J. & Escarré J., 1983. La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique. *Bull. Ecologie*, **14** (3) : 133-178.
- Le Petit J., Balaguer N. & Aubert G., 1992. Biodégradation et cycles de quelques bioéléments des sclérophylles. In : *Rapport d'activité et de prospectives 1990-92 de l'Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie URA CNRS 1152* : 37-40.
- Levassor C., Ortega M. & Pecob., 1990. Seed bank dynamics of Mediterranean pastures subjected to mechanical disturbance. *J. Veg. Sci.*, **1** : 339-344.
- Levy G., Delatour C. & Becker M., 1994. Le dépérissement du chêne des années 1980 dans le centre de la France, point de départ d'une meilleure compréhension de l'équilibre et de la productivité de la chênaie. *Rev. For. Fr.*, **46** (5) : 495-503.
- Li J. & Romane F., 1994. Holm oak (*Quercus ilex* L.) coppice dynamics in southern France : The germination stage. In : *Applied vegetation ecology*, Song Y., Dierschke H. & Wang X. Edit., East China Normal University Press publ. : 122-127.
- Lobréaux O., 1987. *Quelques aspects de la régénération par semis, par rejets de souche et après dépressage du taillis de chêne vert (Quercus ilex L.)*. Mém. ENITEF, CNRS-CEPE Montpellier : 72 p.

- Loisel R., 1976a. Place et rôle des espèces du genre *Pinus* dans la végétation du sud-est méditerranéen français. *Ecol. Medit.*, **2** : 131-152.
- Loisel R., 1976b. *La végétation de l'étage méditerranéen dans le Sud-Est continental français*. Thèse Doct., Aix-Marseille III.
- Lombard M., 1958. *Arsenaux et bois de marine dans la Méditerranée musulmane*. In : *Le navire et l'économie maritime du Moyen Age au XVIIIème siècle*. M. Mollat Edit., Paris : 99 p.
- Long G., 1974. *Diagnostic phytoécologique et aménagement du territoire*. Tome 1, Masson Edit., Paris : 252 p.
- Long G., 1991. *Initiation d'un programme de recherche sur la régénération des forêts de chêne vert (Quercus ilex L.) de la vallée du Fango (Corse). Justification de ce programme*. Doc. interne MAB, Paris : 49 p.
- Lossaint P., 1967. Etude intégrée des facteurs écologiques de la productivité au niveau de la pédosphère en région méditerranéenne dans le cadre du PBI. Programme et description des stations. *Acta Oecol. Oecol. Plant.*, **2** : 341-366.
- Lossaint P. & Rapp M., 1978. La forêt méditerranéenne de chênes verts (*Quercus ilex* L.). In : *Problèmes d'écologie : écosystèmes terrestres*. Masson Edit., Lamotte M. & Bourlière F. publ., Paris : 129-185.
- Loÿe-Pilot M.D., 1995. Impact géologique, géochimique et écologique des apports atmosphériques. *Biologie-Géologie*, **1** : 83-107.
- Loÿe-Pilot M.D., Martin J.M. & Morelli J., 1986. Influence of Saharan dust on the rain acidity and atmospheric input to the Mediterranean. *Nature*, **321** (6068) : 427-428.
- Loÿe-Pilot M.D., Martin J.M. & Morelli J., 1990. Atmospheric input of inorganic nitrogen to the Western Mediterranean. *Biogeochemistry*, **9** : 117-134.
- Loÿe-Pilot M.D. & Morelli J., 1988. Fluctuations of ionic composition of precipitations collected in Corsica related to changes in the origins of incoming aerosols. *J. Aerosol Sci.*, **19** (5) : 577-585.
- Mac Arthur R.H., 1958. Population of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology*, **39** : 599-619.
- Mac Intyre B.M., Scholl M.A. & Sigmon J.T., 1990. A quantitative description of a deciduous forest canopy using a photographic technique. *Forest Science*, **36** (2) : 381-393.
- Mallik A.U. & Roberts B.A., 1994. Natural regeneration of *Pinus resinosa* on burned and unburned sites in Newfoundland. *J. Veg. Sci.*, **5** : 179-186.
- Marchal R., 1989. *Valorisation par tranchage et déroulage des bois de chênes méditerranéens (Quercus ilex, Quercus pubescens, Quercus suber)*. Thèse Institut Natio. Polytech. de Lorraine, Lille : 294 p.
- Marek U., 1994. *Quelques aspects de la dynamique de la végétation dans les châtaigneraies cévenoles. La régénération du pin maritime (Pinus pinaster Ait.) dans les châtaigneraies abandonnées des Cévennes, France*. Diplomarbeit, Univ. des Saarlandes : 49 p.
- Mela H., 1995. *Valorisation de la matière ligneuse du maquis corse en bois d'oeuvre : proposition d'expérimentation technologique régionale sur le chêne vert (Quercus ilex L.). Proposition d'application à l'hotel de la Collectivité Territoriale Corse. Projet Lolita*. DRAF Service forestier, Ajaccio.
- Mellanby K., 1968. The effects of some mammals and birds on regeneration of oak. *J. Appl. Ecol.*, **5** : 359-366.
- Mer E., 1909. Influence de l'éclaircie des cépées sur la croissance en grosseur des rejets réservés. *Rev. Eaux Forêts* : 492-497 + 524-535 + 551-562.

- Mesléard F., 1988. *Dynamique, après perturbations, de peuplements de deux éricacées (Arbutus unedo L. et Erica arborea L.), en Corse*. PNRC-Ajaccio Edit. : 146 p.
- Mesléard F. & Lepart J., 1991. Germination and seedling dynamics of *Arbutus unedo* and *Erica arborea* on Corsica. *J. Veg. Sci.*, **2** : 155-164.
- Messaoudene M. & Tessier L., 1991. Croissance radiale de *Quercus canariensis* Willd. et *Q. afares* Pomel. en Kabylie (Algérie). *Ecol. Medit.*, **17** : 119-133.
- Méthy M., 1974. Interception du rayonnement solaire par différents types de végétation dans la région méditerranéenne. Thèse, USTL-Montpellier : 51 p.
- M'Hamedi M., 1994. *Contribution à l'étude des potentialités de régénération du chêne vert (Quercus ilex L.) dans les trouées naturelles. Réserve MAB du Fango (Haute-Corse)*. DESS « Ecosys. Médit. », Univ. de Corse : 70 p.
- Michaud H., 1993. *Etude de la variabilité génétique du chêne vert (Quercus ilex L.) à l'aide de marqueurs enzymatiques et moléculaires*. Thèse Doct., Univ. Aix-Marseille III.
- Miglioretti F., 1987a. Contribution à l'étude de la production des taillis de chêne vert en forêt de la Gardiole de Rians (Var). *Ann. Sci. For.*, **4** (2) : 227-242.
- Miglioretti F., 1987b. *Ecologie et dendrométrie des peuplements purs et mélangés de chêne vert (Quercus ilex L.) et de chêne pubescent (Quercus pubescens Willd.) en Provence. Bases méthodologiques - modèles de croissance et de production (application à la forêt domaniale de la Gardiole de Rians, Var)*. Thèse Doct., Univ. d'Aix-Marseille III : 218 p. + 74 p.
- Mooney M.A. & Hobbs R.J., 1986. Resilience at the individual plant level. In : *Resilience in mediterranean-type ecosystems*. Dell B., Hopkins A.J.M. & Lamont B.B. Edit., Dr. W. Junk publ., Dordrecht : 65-82.
- Morandini R., 1981. Sylviculture des forêts de chêne méditerranéennes. *Rev. For. Fr.*, **32** (sp) : 138-145.
- Musselman R.C. & Gatherum G.E., 1969. Effects of light and moisture on red oak seedlings. *Iowa State. J. Science*, **43** (3) : 273-284.
- Nagelsein L.-M., 1994. Dépérissement actuel des chênes. *Rev. For. Fr.*, **46** (5) : 504-511.
- Naveh Z., 1974. The ecology of fire in Israel. *Proceed. Tall Timbers Fire Ecol. Conf.*, **13** : 131-170.
- Nivaggioli H., 1993. Etude ethnographique dans la vallée du Fangu. *Trav. sci. Parc Nat. Rég. Rés. Nat. Corse*, **43** : 97-131.
- Noak V., 1993. Etude paysagère dans le bassin versant du Fango (Haute-Corse) : Eléments de réflexion pour la gestion et la conservation des paysages du Falasorma. *Trav. sci. Parc Nat. Rég. Rés. Nat. Corse*, **43** : 1-96.
- ODARC, 1995. *La forêt corse*. Doc. interne ODARC, Bastia : 17 p.
- Oldeman R.A.A., 1974. *L'architecture de la forêt guyanaise*. Mém. ORSTOM n° 73, ORSTOM Edit., Paris : 214 p.
- Oldeman R.A.A., 1978. Architecture and energy exchange of dicotyledonous trees in the forest. In : *Tropical trees as living systems*. Tomlinson P.B. & Zimmerman M.H. Edit., Cambridge Univ. Press publ., London, New york : 535-560.
- Oldeman R.A.A., 1990. *Forests : elements of sylvology*. Springer-Verlag Edit., Berlin : 624 p.
- ONF, 1992a. *Historique de la forêt domaniale du Fango (de 1827 à nos jours)*. ONF Bastia, PNRC Ajaccio : 26 p + cartes.

- ONF, 1992b. *Renouvellement de peuplement de chêne vert par recrutement de tiges dans le maquis en forêt domaniale de Fango*. Doc. interne ONF STIR-Avignon, Bastia.
- Orsini P., 1979. *Recherches sur les rongeurs de quelques formations à chênes du Midi de la France*. DEA « Biogéogr. Ecol. Vertéb. », EPHE Montpellier : 60 p.
- Ottaviani-Spella M.M., Girard M. & Cheilletz A., 1996. Les ignimbritiques burdigaliennes du sud de la Corse. Pétrologie et datation K-Ar. *C. R. Acad. Sci. Paris, Série II*. (sous-presses)
- Ottaviani-Spella M.M., Girard M., Cheilletz A., Rochette P. & Thinon M., 1995. Le volcanisme acide burdigalien du sud de la Corse. *Coll. « Magmatisme dans le sud-est de la France », Soc. Géol. Fr., AGSE, 25-26 Oct. 1995, Nice* : 41 p.
- Pagès L., 1985. *Les taillis de robinier du Val de Loire : croissance, biomasse, régénération*. Thèse, Univ. Orsay, Paris : 102 p.
- Panaïotis C., 1991. *Typologie des formations végétales de la réserve biologique intégrale - Réserve MAB du Fango - (Haute Corse)*. Mém. MST « Val. Ress. Nat. », Univ. Corse : 20 p + annexes.
- Panaïotis C., 1992. *Typologie des stations forestières à chêne vert et des maquis de la forêt domaniale du Fango (Réserve MAB) - Corse - « DEA Ecosys. Médit. », Univ. Aix-Marseille III* : 30 p + cartes.
- Panaïotis C., 1994. Diversité structurale des formations forestières à chêne vert (*Quercus ilex* L.) et des maquis de la forêt du Fango (Réserve de la Biosphère). *Trav. Sci. Parc Nat. Rég. Rés. Nat. Corse*, **48** : 1-68.
- Panaïotis C., Carcaillet C. & M'Hamedi M., (soumis). Determination of the natural mortality age of an holm oak (*Quercus ilex* L.) stand in Corsica (Mediterranean island).
- Panaïotis C., Loisel R. & Paradis G., 1995. Dating natural gaps in the holm oak forest (*Quercus ilex* L.) in Fango MAB reserve (Corsica) by reading rings of maquis components. *Ann. Sci. For.*, **52** (5) : 477-487.
- Paradis G. & Piazza C., 1995. Etude phytosociologique et cartographique de la végétation des cordons de galets de Crovani et du nord-ouest de Galéria (Corse occidentale). *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest*, **26** : 45-98.
- Paraskevopoulos S.P., Iatrou G.D. & Pantis J.D., 1994. Plant growth strategies in evergreen-sclerophyllous shrublands (maquis) in Central Greece. *Vegetatio* : **115** (2) : 109-114.
- Pardé J. & Bouchon J., 1988. *Dendrométrie*. ENGREF Edit., 2ème éd., Paris : 328 p.
- Perrin H., 1964. Taillis de chênes verts. *In : Sylviculture*, tome 2. Perrin Edit., ENGREF-Nancy : 362-365.
- Piskoric O., 1963. The dynamic of height increment of coppice shoots of evergreen oak. *Sumarskilist*, **87** (3-4) : 122-133.
- Plaisance G., 1957. Influence de la lumière sur les semis de chêne. *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs*, **59** : 171-181.
- Plaisance G., 1965. Eclaircissement optimum des semis de chêne. *Rev. du Bourbonnais*, 33-45.
- Pons A., 1978. The history of Mediterranean shrublands. *In : Ecosystems of the World*. di Castri, W. Goodall, R.L. Specht Edit., Elsevier Scientific Publishing Company publ., **11** : 107-121.
- Pons A., 1984. Les changements de la végétation de la région méditerranéenne durant le Pliocène et le Quaternaire en relation avec l'histoire du climat et de l'action de l'homme. *Webbia*, **38** : 427-434.
- Puerto A. & Rico M., 1988. Influence of tree canopy (*Quercus rotundifolia* Lam. and *Quercus pyrenaica* Willd) on old field succession in marginal areas of Central-Western Spain. *Acta Oecol., Oecol. Plant.*, **9** (4) : 337-358.

- Quézel P., 1977. Floristic composition and phytosociological structure of sclerophyllous matorral around the mediterranean. In : *Ecosystems of the World*. Di Castri, W. Goodall & Specht R.L. Edit., Elsevier Scientific Publishing Company publ. : **11** : 107-121.
- Quézel P. & Barbéro M., 1988. Signification phytoécologique et phytosociologique des peuplements naturels de pin de Salzmann en France. *Ecol. Médit.*, **14** (1/2) : 41-63.
- Rameau J.C., 1987. *Contribution phytoécologique et dynamique à l'étude des écosystèmes forestiers. Applications aux forêts du Nord-Est de la France*. Thèse Doct., Univ. Besançon : 340 p.
- Rapp M., 1969. Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux dans deux écosystèmes méditerranéens : la forêt de *Quercus ilex* L. et la garrigue de *Quercus coccifera* L.. *Oecol. Plantarum*, **4** : 377-410.
- Regimbeau M.M., 1879. *Le chêne yeuse ou chêne vert dans le Gard*. Imp. Jouve Edit., Nîmes : 162 p.
- Reille M., 1975. *Contribution pollenanalytique à l'histoire de la végétation tardiglaciaire et holocène de la montagne corse*. Thèse Doct., Aix-Marseille III.
- Reille M., 1977. Quelques aspects de l'activité humaine en Corse durant le Subatlantique et ses conséquences sur la végétation. In : *Approche écologique de l'homme fossile, Suppl. Bull. AFEQ*, **47** : 329-341.
- Reille M., 1984. Origine de la végétation actuelle de la Corse sud-orientale ; analyse pollinique de cinq marais côtiers. *Pollen et spores*, **26** (1) : 43-60.
- Reille M., 1988a. Recherches pollenanalytiques sur le littoral occidental de Corse, région de Galéria : la place naturelle d'*Erica arborea* et de *Quercus ilex*. *Trav. Sci. Parc Nat. Régio. Rés. Nat. Corse*, **18** : 53-75.
- Reille M., 1988b. Recherches pollenanalytiques dans le Cap Corse : analyse pollinique du marais de Barcaggio. *Trav. Sci. Parc Nat. Régio. Rés. Nat. Corse*, **18** : 77-92.
- Reille M., 1988c. Analyse pollinique des premières carottes sous lacustres de lacs de haute altitude en Corse. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **306** (3) : 617-620.
- Reille M., 1990. *Leçons de palynologie et d'analyse pollinique*. CNRS Edit. : 206 p.
- Reille M., 1992. New pollen-analytical resarches in Corsica : the problem of *Quercus ilex* L. and *Erica arborea* L., the origin of *Pinus halepensis* Miller forests. *New Phytol.*, **122** : 359-378.
- Renault-Miskovsky J., 1988. *Spores et pollen*. La Duraulié Edit., Cabriès : 360 p.
- Rhanem M., 1983. *Contribution à l'étude d'un taillis de chêne vert (Quercus ilex L.) à Puéchabon (Hérault)*. DEA « Ecol. Terr. », USTL-Montpellier : 32 p.
- Rice E.L., 1979. Allelopathy. An update. *Bot. Rev.*, **45** (1) : 15-109.
- Rice E.L., 1984. *Allelopathy*. Academic Press Edit., Orlando.
- Rich P.M., Clark D.B., Clark D.A. & Oberbauer S.F., 1993. Long-term study of solar radiation regimes in a tropical wet forest using quantum sensors and hemispherical photography. *Agric. Forest Meteo.*, **65** : 107-127.
- Richards P.W., 1952. *The tropical rain forest*. Cambridge University Press, New-york : 450 p.
- Richez G., 1994. Aspects de la fréquentation touristique et récréative de la vallée du Fangu (Haute-Corse) durant l'été 1992. *Trav. Sci. Parc Nat. Rég. Rés. Nat. Corse*, **47** : 1-82.
- Riéra B., 1982. Observations sur les chablis. Piste de St-Elie, Guyane. *Bulletin de liaison du groupe de travail sur l'écosystème forestier guyanais. ORSTOM, Cayenne*, **6** : 165-183.

- Riéra B., 1983. *Chablis et cicatrization en forêt guyanaise*. Thèse, Univ. Toulouse : 167 p.
- Riéra B., 1986. A propos des chablis en forêt guyanaise. Piste St-Elie. *Mém. Museum Natio. Hist. Nat., Série A*, **132** : 109-114.
- Riéra B., 1995. Rôle des perturbations actuelles et passées dans la dynamique et la mosaïque forestière. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, **50** : 209-222.
- Riéra B. & Alexandre D.Y., 1988. Surface des chablis et temps de renouvellement en forêt dense tropicale. *Acta Oecol., Oecol. gener.*, **9** (2) : 211-220.
- Roché B. & Loÿe-Pilot M.D., 1989. Eutrophisation récente d'un lac de montagne sans occupation humaine (lac de Bastani, Corse) : conséquences d'agents atmosphériques? *Rev. Sci. Eau*, **2** : 681-707.
- Roche D. & Roux C., 1976. *Les sols d'une séquence bioclimatique méditerranéo-montagnarde en Corse cristalline*. DEA, INA-Paris Grignon : 89 p.
- Rolfsen P., 1980. Disturbance of archaeological layers by processes in the soil. *Norw. Arch. Rev.*, **13** (2) : 110-116.
- Rollet B., 1983. La régénération naturelle dans les trouées : un processus général de la dynamique des forêts tropicales humides. *Bois For. Trop.*, **201** : 3-34, 202 : 19-24.
- Romane F., 1988. Etat des recherches actuelles au CEPE Louis Emberger : les taillis de chênes verts. *Forêt Médit.*, **10** (1) : 130.
- Romane F., 1989. Recherches sur les essais de généralisation des résultats acquis sur le site expérimental de Puéchabon : gestion écologique des taillis de chêne vert du Bas Languedoc. *Comité Ecologie et Gestion du Patrimoine Naturel, Rapport final de Recherche : Gestion de l'Espace et des Milieux* : 57 p.
- Romane F. & Floret C., 1984. Etude du taillis du chêne vert. Station de Puéchabon (Montpellier). *Réunion du "Groupe Taillis"*, 22 et 23 Mars, CENG, Grenoble : 16-19.
- Rota M.P., 1991. *Les forêts de la Corse et la politique internationale de la République de Gênes aux XVIème et XVIIème siècles : un problème de géographie historique*. Cahier Corsica 144, Bastia : 19 p.
- Roussel L., 1968. Les radiations naturelles et la forêt. Eléments de photologie forestière. *Bull. Soc. for. Franche-Comté* : 5-79.
- Roussel L., 1972. *Photologie forestière*. Masson Edit., Paris : 144 p.
- Roux G. & Roux M., 1967. A propos de quelques méthodes statistiques en phytosociologie. *Rev. de Stat. Appl.*, **15** (2) : 59-72.
- Schaetzl R.J., 1994. Changes in O horizon mass, thickness and carbon content following fire in northern hardwood forests. *Vegetatio*, **115** : 41-50.
- Scherrer B., 1984. *Biostatistique*. Gaëtan-Morin Edit., Québec : 850 p.
- Schweingrüber F.H., 1978. *Mikroskopische Holz Anatomie. Anatomie microscopique du bois. Microscopical wood anatomy*. Inst. féd. rech. for. Birmendosdorf. Zürcher AG Edit., Zug.
- Schweingrüber F.H., 1990. *Anatomie europäischer H'lozer. Anatomy of european woods*. Eidgenöss. Forschungsanst. f. Wald, Schnee u. landschaft, Birmensdorf Edit., Verlag Paul Haupt publ., Bern.
- Seigue A., 1985. *La forêt circumméditerranéenne et ses problèmes*. Maisonneuve et Larose Edit., Paris V : 502 p.
- Simi P., 1964. Le climat de la Corse. *Min. Educ. Natio. Com. Trav. Sci. Bull. Sect. Géogr.*, **76** : 1-122.

- Smith C.C., 1970. The evolution of pine squirrels (*Tamiasciurus*) and conifers. *Ecol. Monog.*, **40** : 349-371.
- Smith C.C., 1975. The coevolution of plant and seed predators. In : *Coevolution of animals and plants*. L.E. Gilbert & P.H. Raven. Edit., Univ. Texas Press publ., Austin & London : 53-77.
- Smith R.W. & Somers G.L., 1991. "Sunshine" : a light environment simulation system based on hemispherical photographs. United States Department of Agriculture Edit., New Orleans : Research paper SO-267.
- Sondaar P., Elburg R., Hofmeijer G.K., Martini F., Sanges M., Spaan A. & De Visser H., 1995. The human colonization of Sardinia : a Late-Pleistocene human fossil from Corbeddu cave. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **320** (IIa) : 145-150.
- SRFB, 1991. *Analyses des résultats du 2ème inventaire forestier national pour la région de Corse*. Région de Corse, DRAF, Serv. Régio. de la Forêt et Bois, Ajaccio : 14 p.
- Stein J.K., 1983. Earthworm activity : a source of potential disturbance of archeological sediments. *American Antiquity*, **48** (2) : 277-289.
- Steward J., 1996. *Test génétique rétrospectif "croissance juvénile du pin maritime" : architecture et biomasses aériennes et souterraines à l'âge d'un an*. Mém. MST « Valoris. Ress. Nat. », Univ. Corse : 32 p.
- Ter Braak C.J.F., 1986. Canonical correspondance analysis : a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, **67** (5) : 1167-1179.
- Ter Braak C.J.F., 1988. CANOCO - an extension of DECORANA to analyse species-environment relationships. *Vegetatio*, **75** : 159-160.
- Thinon M., 1978. La pédoanthracologie : une nouvelle méthode d'analyse phytochronologique depuis le Néolithique. *C.R. Acad. Sc. Paris, Série D*, **287** : 1203-1206.
- Thinon M., 1992. *L'étude pédoanthracologique : aspects méthodologiques et applications*. Thèse Doct., Univ. Aix-Marseille III.
- Trabaud L., 1980. *Impact biologique et écologique des feux de végétation sur l'organisation, la structure et l'évolution de la végétation des zones de garrigues du Bas-Languedoc*. Thèse Doct., USTL.-Montpellier : 288 p.
- Trabaud L., 1995. Modalités de germination des cistes et des pins méditerranéens et colonisation des sites perturbés. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, **50** : 3-14.
- Tranchefort J., 1974. *La régression. Application à l'agronomie*. ITCF Edit. : 178 p.
- Valérino L., 1992. *Etude de la diversité floristique dans la châtaigneraie cévenole*. Mém. ENITEF, CNRS-CEFE Montpellier : 43 p + annexes.
- Van Der Meer P.J., Bongers F., Chatrou L. & Riéra B., 1994. Defining canopy gaps in a tropical rain forest : effects on gap size and turnover time. *Acta Oecol.*, **15** (6) : 701-714.
- Vellutini P., 1977. *Le magmatisme Permien de la Corse du Nord-Ouest. Son extension en Méditerranée occidentale*. Thèse Doct., Univ. Aix-Marseille III : 317 p.
- Vernet J.L. & Thiébaud S., 1987. An approach to northwestern Mediterranean recent prehistoric vegetation and ecologic implications. *J. Biogeogr.*, **14** : 117-127.
- Viale D. & Frontier S., 1978. Synthèse et conclusions. In : *Projet de création d'une réserve de la biosphère dans la vallée du Fango (Haute-Corse)*. Doc. APEEM, Bastia : 21 p.
- Viale D. & Viale G., 1979. Description des écosystèmes de la vallée du Fango. In : *Projet de création d'une réserve de la biosphère dans la vallée du Fango (Haute-Corse)*. Doc. APEEM, Bastia : 81 p.

- Vincent J.P., 1977. Interaction entre les micromammifères et la production de semences forestières. *Ann. Sci. For.*, **34** (1) : 77-87.
- Vogl R.J. & Schorr P.K., 1972. Fire and manzanita chaparral in the San Jacinto mountains, California. *Ecology*, **53** (6) : 1179-1188.
- Vuillemin J., 1980. *Etude expérimentale de la régénération de deux chênes méditerranéens : Quercus pubescens et Q. ilex - Recherche d'indicateurs du développement des semis. Ecophysiologie comparée des deux espèces*. Thèse, Univ. Aix-Marseille III : 126 p + annexes.
- Vuillemin J., 1982. Ecophysiologie comparée du développement initial de *Quercus pubescens* Willd et de *Quercus ilex* L. - 1/ Développement des semis in situ. 2/ Germination et croissance racinaire en condition de stress hydrique. *Ecol. Medit.*, **7** (3) : 139-151.
- Walter J.M.N., 1979a. Etude des structures spatiales en forêt alluviale rhénane. I- Problèmes structuraux et données expérimentales. *Oecol. Plant.*, **14** (3) : 345-359.
- Walter J.M.N., 1979b. Etude des structures spatiales en forêt alluviale rhénane. V- L'architecture forestière observée. *Oecol. Plant.*, **14** (3) : 401-410.
- Watt A.S., 1919. On the causes of failure of natural regeneration in british oakwoods. *Journal Ecology*, **7** : 173-203.
- Watt A.S., 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal Ecology*, **35** : 1-22.
- Wein R.W., Burzinski M.P., Sreenivasa B.A. & Tolonen K., 1987. Bog profile evidence of fire and vegetation dynamics since 3 000 years BP in the Acadian forest. *Can. J. Bot.*, **65** : 1180-1186.
- Weiss M.C. & De Lanfranchi F., 1976. Les civilisations néolithiques en Corse. *Préhistoire française*, **2** : 432-442.
- Weiss S.B., Rich P.M., Murphy D.D., Calvert W.H. & Ehrlich P.R., 1991. Forest canopy structure at overwintering monarch butterfly sites : measurements with hemispherical photography. *Conservation Biology*, **5** (2) : 165-175.
- Whittaker R.J., 1987. An application of detrended correspondance analysis and non-metric multidimensional scaling to the identification and analysis of environmental factor complexes and vegetation structures. *J. Ecology*, **75** : 363-376.
- Williamson G.B., Richardson D.R. & Fischer N.H., 1992. Allelopathic mechanism in fire-prone communities. In : *Allelopathy, basic and applied aspect*. Rizvi S.J.H. & Rizvi V. Edit., Chapman & Hall publ., London : 59-75.
- Wilson E.O., 1969. The species equilibrium. *Brookhaven Symp. Biol.* **22** : 38-47.
- Yacine A., 1987. *Une étude d'organisation de la diversité génétique inter et intrapopulation chez le chêne vert*. Thèse Doct., USTL-Montpellier : 75 p.
- Zar J.H., 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall International Edit. : 718 p.
- Zhang S. H., 1987. *Contribution à l'étude de la croissance en diamètre du chêne vert (Quercus ilex L.) en relation avec le climat*. Thèse Doct., USTL-Montpellier : 183 p.