F. Lambert

UNIVERSITE DE DROIT, D'ECONOMIE ET DES SCIENCES
AIX-MARSEILLE III
Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme

D.E.A. Biosciences de l'Environnement, Chimie, Santé
option "Milieux Continentaux", 2003-2004

DYNAMIQUE NATURELLE DU CEDRE DE L'ATLAS (*Cedrus atlantica* Manetti) AU MONT VENTOUX

Approche spatio-temporelle et éléments de modélisation

par Alice BERTRAND

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
Unité de Recherches Forestières Méditerranéennes, Avignon

SOMMAIRE

Remerciements 2
Introduction 3

1- MATERIEL ET METHODES 7

1-1- Site d'étude: le Mont Ventoux 7
1-2- Le cèdre de l'Atlas *Cedrus atlantica* Manetti 8
1-3- Dispositif expérimental 8
1-4- Mesures et traitement des données 10
1-4-1- Prise de données 10
1-4-2- Estimation de l'âge 11
1-4-3- Définition de cohortes 11
1-4-4- Analyse des données 11

2- RESULTATS 13

2-1- Facteurs de fructification 13
2-1-1- Distance au peuplement source 13
2-1-2- Caractéristiques individuelles des cèdres 13
2-2- Caractéristiques du peuplement 15
2-2-1- Densité de cèdres selon le gradient 15
2-2-2- Structure en diamètres du peuplement 16
2-3- Structure en âge du peuplement 17
2-3-1- Estimation des âges: régression non linéaire 17
2-3-2- Classes d'âge 17
2-3-3- Dispersion de la seconde cohorte. 20
2-4- Modèle de dispersion 21
2-4-1- Premiers paramètres: somme des apports de semis 21
2-4-2- Limitation des apports de semis: la densité de cèdres déjà présents 23
2-4-3- Comparaison des données observées et estimées 24

3- DISCUSSION 26

3-1- Meilleure fructification des cèdres solitaires 26
3-2- Gradient de densité global mais forte variabilité locale 26
3-3- Structure en diamètres: peuplement inéquienne 27
3-4- Etude des ages: mise en évidence de la dispersion à tres longue distance 27
3-4-1- Structure en âges et dispersion de la seconde cohorte 27
3-4-2- Dispersion à longue distance: phénomène remarquable au Ventoux 28
3-4-3- Diffusion stratifiée: clé d'une colonisation rapide du cèdre 29
3-5- Modèle de dispersion 30
3-5-1- Paramètres à approfondir 30
3-5-2- Transect à poursuivre pour la dispersion à longue distance 31
3-5-3- Etude complémentaire: l'analyse d'images 31

Conclusion 32
Bibliographie 33
Annexes 36

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier M. François COURBET, mon responsable de stage, qui a proposé et encadré mon étude de DEA, pour son aide, sa disponibilité et ses multiples conseils.

Je remercie l'Institut Français de la Biodiversité qui a financé le projet "Organisation de l'accès aux ressources et biodiversité: application aux Réserves de Biosphères françaises" coordonné par Michel ETIENNE, dont fait partie mon étude sur la dynamique du cèdre de l'Atlas au Mont Ventoux.

Mes remerciements vont ensuite à l'équipe de terrain: Norbert TURION, Nicolas MARIOTTE, Florence COURDIER, Cédric GRAS, et Franck REI pour leur bonne humeur permanente, leur soutien et surtout pour l'énorme travail qu'a été la prise de données.

Pour les analyses de données et l'approche mathématique du phénomène étudié, j'ai pu bénéficier de l'aide éclairée et du temps d'Etienne KLEIN et de Joël CHADEUF de l'Unité de Biométrie et Intelligence Artificielle: je les en remercie vivement.

Je remercie également l'Unité de Recherches Forestières Méditerranéennes de l'INRA d'Avignon pour l'accueil chaleureux qui m'a été réservé et plus particulièrement M. Michel BARITEAU, son directeur et les personnes qui ont suivi mon travail: MM Christian PICHOT, Philippe DREYFUS et François LEFEVRE, ainsi que M. Jean-Charles VALETTE pour sa contribution logistique.

Je remercie aussi les agents ONF: MM. CORTIAL et MEYSTRE pour leurs renseignements et leur sympathie.

Enfin, je remercie tous mes collègues de l'INRA, stagiaires ou non pour leur soutien, et leur bonne humeur, ceux de DEA, mes amis, ma famille et surtout Jean-Philippe.

INTRODUCTION

Sous la pression de pratiques humaines désordonnées, certaines zones montagneuses de Méditerranée offrent au XIXème siècle un paysage dénudé. Fragilisées par un régime bioclimatique particulièrement sévère, ces régions sont touchées par d'importantes érosions, des glissements de terrain, des avalanches et des crues dévastatrices qui se répercutent en aval en ravageant villes et villages. C'est le cas du Mont Ventoux (Vaucluse), où la surexploitation forestière et le surpâturage conduisent à une dégradation progressive des pacages, des sols et des forêts. Face à ces catastrophes, l'Etat lance un programme de reboisement des terrains de montagne dans les années 1840 (Cointat, 1996). Le reboisement du Ventoux est lancé à la suite de la décision ministérielle du 22 mars 1861 (loi de "Restauration de Terrains de Montagne"). Il est d'une telle ampleur qu'il métamorphose l'aspect, jusqu'alors désolé de la montagne. En effet, on peut estimer que 45 à 50 % des milieux non cultivés du Ventoux sont aujourd'hui occupés par des boisements d'origine artificielle. La plupart des reboisements ont été réalisés avant 1910 sur 8000 ha de terrains domaniaux ou communaux soumis. Les essences utilisées sont indigènes au Ventoux: chênes vert et pubescent, hêtre, pins sylvestre et à crochets; indigènes en France : pin maritime, pin cembro et mélèze; d'autres enfin ne sont pas indigènes en France: pin noir et cèdre. Une seconde vague de reboisement est financée dans les années 1970 sur 1400 ha, essentiellement réalisée en pins noirs et en cèdres (Guende, 1978).

Le rythme des reboisements a beaucoup chuté depuis 1990 du fait de la baisse des financements et la forêt du Ventoux évolue désormais de manière quasi-naturelle. Classé en Réserve de Biosphère en 1990, le Mont Ventoux est depuis longtemps foyer d'intérêts et de recherches scientifiques. Il continue de l'être pour les caractéristiques de la composition spécifique de sa forêt. L'Unité de Recherches Forestières Méditerranéennes de l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) d'Avignon suit plus précisément deux phénomènes: (i) le retour des espèces indigènes sous les reboisements du XIXème siècle à partir d'îlots restants et (ii) la progression de certaines espèces introduites au détriment d'espèces indigènes. C'est le cas du cèdre de l'Atlas dont les premiers semis artificiels ont été réalisés en 1862 sur quelques hectares, puis sporadiquement sur les deux ou trois ans suivants (Maury, 1960). Alors que certains doutent fortement de l'avenir de cette espèce introduite, le botaniste Charles Martins lui prédit une extension sans bornes: "nos arrière-neveux verront

peut-être sur les flancs du Ventoux un sombre bouquet de cèdres comme ceux qui ombragent ça et là les pentes du Liban, de l'Atlas et de l'Himalaya" (*in* Cointat, 1996).

C'est autour de 1900 (soit 40 ans après les premières implantations) que l'on voit s'installer les premiers semis naturels, qui à leur tour en donnent d'autres en 1940. Entre temps, les semis se sont continuellement installés (Maury, 1960). Le cèdre couvre en peuplement mélangé 330 hectares en 1960. Grâce à sa remarquable capacité de colonisation, il s'installe sur les pierriers et les éboulis calcaires des pentes du Ventoux. Une régénération naturelle efficace ainsi que la dissémination des graines par le vent (Mistral) lui permettent de coloniser peu à peu d'autres surfaces et d'étendre son aire de répartition sub-spontanée. Actuellement, le cèdre est présent sur plusieurs centaines d'hectares et montre ainsi une remarquable possibilité d'acclimatation (Cointat, 1996). La régénération est abondante dans l'étage supra-méditerranéen mais plus rare dans l'eu-méditerranéen (Guende, 1978).

Ce phénomène est un problème relativement nouveau pour les gestionnaires, confrontés à l'incertitude de l'évolution de tels peuplements. Certaines communes ont déjà des avis partagés quant à la question du cèdre: si certaines y voient une source de bois importante, d'autres considèrent le cèdre comme un antagoniste des chênes truffiers. Afin de prendre les meilleures décisions, les différents acteurs forestiers ont besoin de références sur les dynamiques des espèces concernées.

L'observation de photographies aériennes diachroniques de l'Inventaire Forestier National (IFN) de 1973, 1984 et 1996 montre l'avancée du peuplement, depuis le peuplement-source (parcelles des premières introductions), selon un front de colonisation de direction approximative Nord Nord-Ouest/Sud Sud-Est. On peut distinguer d'une part, une avancée du front de colonisation depuis le peuplement source et d'autre part des cèdres isolés bien en avant de ce front. Ce phénomène crée un gradient de recouvrement de cèdres bien visible sur le flanc sud du Ventoux que nous choisissons d'étudier. **L'objectif de notre étude est de reconstituer la dynamique spatio temporelle *a posteriori* du cèdre afin de documenter un modèle de dispersion.**

La méthode consiste à effectuer des échantillonnages au sol le long d'un transect. Cette approche vise à déterminer l'âge des cèdres pour reconstruire leur dynamique *a posteriori.* La dispersion du cèdre sur le Mont Ventoux présente plusieurs avantages qui vont nous permettre d'émettre plusieurs hypothèses de travail:

- Les dates de semis des premiers cèdres sont exactement connues.

- La provenance des graines est clairement identifiée: elles viennent uniquement des cèdres plantés dans les années 1860 et de leurs descendants. Les cèdres de plantations plus récentes ne sont pas encore fructifères.
- Les exploitations forestières ont été dans l'ensemble peu nombreuses ou très espacées dans le temps, ce qui permet de retrouver facilement les dates d'exploitation des souches imputrescibles du cèdre.
- Le patron de dispersion observé sur les photographies aériennes est en cohérence avec l'hypothèse de dispersion des graines par le vent: le front de colonisation suit la direction du Mistral. On remarque une variation de densité due à la topographie.
- Le phénomène apparaît peu parasité par des facteurs stationnels et sylvicoles. Le taillis de chênes est relativement homogène (ce qui laisse penser à des conditions de fertilité identiques). Les dates de coupe des différentes parcelles sont voisines de une ou deux années et ne semblent pas influencer la dynamique du cèdre.

Si la dynamique du cèdre a fait l'objet de peu de travaux (Toth,1983), celle d'autres conifères anémochores, comme le pin, a été plus largement étudiée. Higgins & Richardson (1999) et Nathan *et al.* (2002) ont réalisé des modèles de dispersion des graines de pin. Ils distinguent deux types de dispersion: à courte et à longue distance. Le phénomène de dispersion à longue distance apparaît comme la clé des migrations rapides, bien que longtemps oublié des modèles de dispersion. Au Ventoux, quelques études ont été réalisées, comme celle de Sagnard (2001) qui se penche sur la dynamique des graines de sapin, mais ses expériences se restreignent à de petites parcelles: la dispersion à longue distance est supposée mais non quantifiée. Si la corrélation entre quantité de graines et celle de semis installés est discutée à faible distance des semenciers, elle semble être significative pour la dispersion à longue distance. Ainsi, les travaux réalisés concernent surtout la dispersion de graines. Notre étude s'intéresse au résultat de cette dispersion: l'apparition de semis viables, susceptibles de se reproduire à leur tour. Cette dispersion efficace est le résultat d'un ensemble de phénomènes successifs: reproduction, dispersion et survie des graines (la graine est soumise à la sélection naturelle (Peroni, 1994)), germination et survie des semis. Tous ces facteurs ne permettent qu'à une faible proportion des graines de participer à la régénération et rendent les prévisions incertaines. C'est pourquoi nous cherchons dans notre étude à quantifier les importances relatives des principaux phénomènes écologiques qui conditionnent la colonisation du cèdre au Ventoux: dispersion des semis à courte et à longue distance,

reproduction locale et densité dépendance. Ces apports sont essentiellement fonction du facteur que l'on considère primordial : la distance aux semenciers.

Dans un premier temps, nous présenterons le Mont Ventoux, ainsi que le cèdre de l'Atlas, ses caractéristiques et le contexte de son introduction. Puis nous détaillerons le dispositif expérimental. Ensuite nous présenterons et analyserons les résultats qui visent à caractériser la structure d'âge des peuplements de cèdres, reconstituer leur dynamique sur la face sud du Ventoux et poser les premiers principes d'un modèle de dispersion. Pour cela, l'étude s'organise en différentes étapes:

1- Etude de la fructification des cèdres: les cèdres participent-ils tous de la même manière à la dynamique de colonisation?
2- Etude des caractéristiques du peuplement de cèdre: comment varient la densité et la répartition des classes de diamètres selon le gradient?
3- Passage d'une répartition en classes de diamètres à une répartition en classes d'âges: comment le cèdre a-t-il progressé depuis son implantation?
4- Elaboration d'un modèle pour quantifier la dispersion du nombre de semis.

Enfin, nous discuterons des résultats en les comparant à d'autres, et de la méthode afin de poursuivre cette étude à une plus vaste échelle d'espace et de temps.

1- MATERIEL ET METHODES

1-1- SITE D'ETUDE: LE MONT VENTOUX

Dans le département du Vaucluse, le massif du Mont Ventoux (figure 1) culmine à 1909 mètres d'altitude. Il constitue une unité géographique bien individualisée de 24 km d'ouest en est et de 15 km du nord au sud. La quasi-totalité du Massif est formée de terrains crétacés : le substratum géologique est donc généralement calcaire. Durs ou tendres, les calcaires sont soumis à l'érosion qui conduit à l'accumulation en surface d'éléments détritiques de dimensions variées qui font du Ventoux un gigantesque tas de pierrailles. Les types de sols rencontrés sont globalement peu évolués allant du rendosol au calcosol (Du Merle & Guende, 1978).

Figure 1: Situation du Mont Ventoux

L'étude est plus précisément menée sur le flanc Sud, dans la forêt communale de Bédoin, entre 600 et 800 m d'altitude. On peut décrire le site comme un plateau en pente faible (20%) orientée N-NE/S-SW entrecoupé de combes. Les mesures sont réalisées dans la cédraie du Mont Ventoux (44°10 latitude Nord, 5°17 longitude Est), autrefois traitée en futaie jardinée (Toth, 1990). Les précipitations annuelles varient de 750 à 1100 mm entre 800 et 1100 m d'altitude avec une température moyenne de 9,5°C (Toth, 1978). A cet étage se trouvent la série supra-méditerranéenne du chêne pubescent, ainsi que celle du Chêne vert et du Genévrier de Phénicie (Barbero *et al.*, 1978). Les sols sont peu épais, très caillouteux et graveleux, dont la terre fine calcaire est rubéfiée. Ils sont le plus souvent de type lithosols (ONF, 1991).

1-2- LE CEDRE DE L'ATLAS *CEDRUS ATLANTICA* MANETTI

Le cèdre de l'Atlas est un pinophyte (Lecointre *et al.*, 2001), de la famille des *Pinaceae* et peut atteindre 40 m. En vieillissant, son port pyramidal devient tabulaire. Les aiguilles du cèdre de l'Atlas sont disposées pour la plupart en rosette, persistantes, raides, subtétragones et ne dépassent pas 25 mm (Debazac, 1977). Le cèdre est monoïque; la floraison se produit à l'automne. Les fleurs mâles sont des chatons jaune verdâtre, cylindriques et dressés. Les fleurs femelles, beaucoup plus rares, sont des chatons ovoïdes, d'un vert bleuté. Le cône mûrit en 2 ans: cylindrique ou en ellipsoïde, déprimé au sommet, marron, violacé à maturité, puis il se désarticule sur l'arbre sous l'action de l'humidité et du gel. La fructification est abondante; elle libère de grosses graines (10 à 15 mm) à aile large permettant leur dissémination par le vent (Seigue, 1985). Les travaux réalisés sur le cèdre concernant sa reproduction restent flous: l'âge de fructification peut être de 15 ans dans les conditions propices mais serait plutôt de 30 ans dans le Ventoux et le Lubéron. Il ne faut pourtant pas assimiler fructification à régénération (Toth, 1978). C'est peut-être pour cela que Maury (1960) décrit que l'extension du cèdre n'a commencé qu'à partir de la 40ème année: "âge où les cônes commencent à donner des graines fertiles". La barrière des 40 ans est à nouveau citée par Lanier (1986) et Toth (1983) qui matérialise la dissémination des graines de cèdre au Ventoux par une ellipse de 100 m sur 200 m orientée selon l'axe du Mistral (NW-SE).

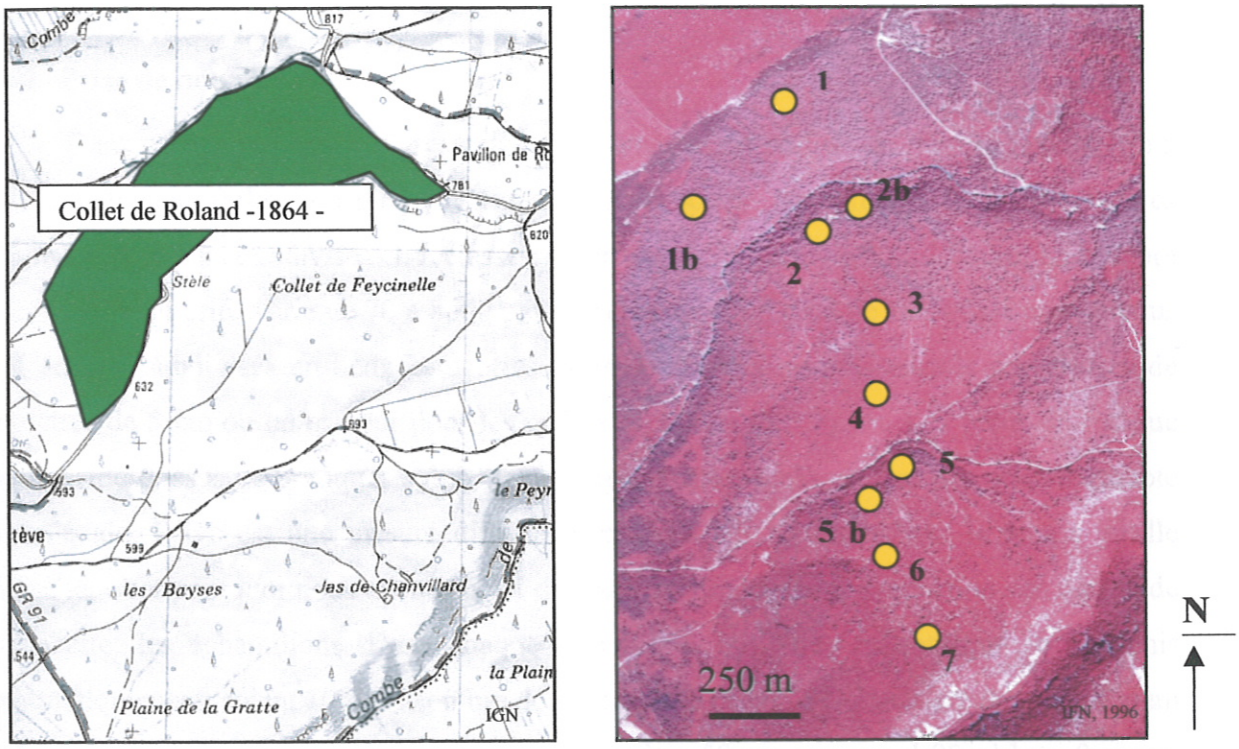
Le cèdre est une essence des montagnes de l'Afrique du Nord. Au Maroc, on le trouve sur 116 000 ha dans le Rif au-dessus de 1400 mètres d'altitude, dans la montagne de Taza, dans le Moyen Atlas et le grand Atlas oriental, de 1600 à 2200 mètres (Debazac, 1977). En Algérie, son aire de répartition est plus faible (30 000 ha) et plus disjointe. Le cèdre de l'Atlas est présent dans le massif de l'Aurès, le Babors, le Djurdjura et Teniet el haad: son aire naturelle est écologiquement très variable (Seigue, 1985). Les cèdres présents sur le Ventoux sont issus de graines algériennes.

1-3- DISPOSITIF EXPERIMENTAL

Les premiers cèdres ont été plantés en 1864 sur le Collet de Roland (figure 2): ils constituent la première source de graines et donc de semis qui s'installent ensuite en aval, c'est le peuplement source. Le dispositif expérimental repose sur un transect de 10 placettes placées à distance variable du peuplement source selon le gradient de densité de cèdres

observé en violet sur la photographie aérienne (figure 2b), suivant une direction N-NW/S-SE (approximativement celle du Mistral).

Figures 2 et 2b: Localisation du peuplement source (Collet de Roland planté en 1864) et description du dispositif: placettes selon le gradient de cèdres



Le choix de l'emplacement des placettes est basé sur l'observation d'une photographie aérienne de l'IFN de 1996 pour optimiser l'échantillonnage. Elles sont placées régulièrement selon un transect d'1.5 km et son espacées en moyenne de 100 à 300 m. Une placette est positionnée dans une zone caractéristique et homogène du peuplement de cèdres, dans le but de la représenter. On évite les combes et les stations trop atypiques (relief trop marqué), on reste sur le plateau. La taille des placettes varie de 60 m x 25 m (15 ares) quand les individus sont suffisamment nombreux à 100 m x 100 m (1 ha) quand la trop faible densité du peuplement ne permet pas un nombre suffisant d'individus (c'est le cas lorsqu'on s'éloigne du peuplement source). La taille des placettes est aussi fonction de la variabilité du couvert de cèdres: trop grande, une placette pourrait contenir une variabilité de densité de cèdres, ce qui n'est pas recherché. Plus précisément, deux placettes (1 et 1b) sont mises en place dans le peuplement source. Elles seront regroupées par la suite de part leurs caractéristiques identiques. Viennent ensuite les placettes suivantes dont deux couples (2 et 2b, 5 et 5b). Dans

ces deux cas, deux petites placettes dites jumelles ont été jugées plus représentatives qu'une grande. Les caractéristiques des différentes placettes sont résumées en annexe (annexe1).

1-4- MESURES ET TRAITEMENT DES DONNEES

1-4-1- Prise de données

Dans un premier temps, l'inventaire des diamètres est réalisé: on mesure le diamètre à 1,30 m de hauteur (arbres sur pied) ou le diamètre à la souche (pour les souches); et les arbres inférieurs à 1,30 m sont divisés en 2 classes: inférieurs à 30 cm et de 30 à 130 cm. Le nombre de cèdres inventoriés varie de 70 à 8000 par placettes (soit un total de 19 200). Les individus sont ensuite subdivisés en deux catégories, arbres ou souches, puis classés par classes de diamètres de 5 cm ou de hauteur pour les cèdres de moins de 130 cm. Les petits cèdres que l'on considère issus de pratiques sylvicoles (trouées, débardages) ne sont pas pris en compte dans l'étude. L'âge est une mesure difficile à prendre sur le terrain, par le temps qu'elle nécessite, c'est pourquoi nous avons choisi de mesurer l'âge sur une proportion des cèdres de la placette: les échantillons. Dans chaque classe, des individus échantillons sont définis systématiquement: soient 10% du nombre de la classe, avec un minimum de 2 et un maximum de 10 individus. Si par exemple, la classe de diamètre 50 cm comprend 90 cèdres, 9 seront choisis comme échantillons, soit 1 choisi tous les 9 individus dans l'ordre de la liste d'inventaire. Le nombre d'échantillons est en moyenne de 60 par placettes (soit un total de 560). Sur ces cèdres échantillons sont mesurés précisément:

- l'âge: détermination du nombre de cernes le plus près possible du collet (carotte prélevée à l'aide de la tarrière de Pressler pour les arbres adultes, sur rondelles pour les petits et les souches)
- les diamètres à la souche et à 1,30 m, mesure à l'aide d'un ruban qui par la mesure de la circonférence, donne le diamètre par conversion.
- les hauteurs totales et de base de houppier sont mesurées avec une perche
- la fructification: notée de 0 à 5: 0 pour 0 cônes, 1 pour 0 à 10 cônes, 2 pour 10 à 50 cônes, 3 pour 50 à 100 cônes, 4 pour 100 à 500 cônes et 5 pour plus de 500 cônes.

Comme de nombreux cèdres sont présents bien plus loin de notre dispositif, mais que le temps ne permettait pas de mettre en place de nouvelles placettes et que la densité de cèdres est trop faible, nous avons déterminé l'âge de 5 gros cèdres situés à 5 km du peuplement source.

1-4-2- Estimation de l'âge

Pour tous les cèdres d'une placette, il faut passer d'une structure en diamètres à une structure en âges. Grâce au logiciel de statistiques SAS (version 8), il est possible d'élaborer des régressions non linéaires et linéaires entre le diamètre de souche, le diamètre à 1,30 m et l'âge des arbres sur les individus échantillons (voir 1-4-4- Analyse des données). L'âge des souches est attribué en ajoutant les années depuis la date d'exploitation des arbres. Ces renseignements sont issus des archives de l'Office National des Forêts (ONF) de la communes de Bédoin mais également grâce aux renseignements communiqués par les agents des secteurs concernés.

1-4-3- Définition de cohortes

Les individus de première cohorte sont ceux de première génération: les souches des premiers cèdres plantés en 1864 datées de 140 ans. Au début, seuls les individus de première génération produisent des semis donc les individus de seconde cohorte sont par conséquent issus de la première génération: ils sont donc de seconde génération. Dès que les arbres de seconde génération deviennent fructifères, des semis de troisième génération apparaissent. Mais la première génération continue de fructifier, donc il y a toujours des semis de seconde génération. C'est pourquoi on ne peut pas dire que les cèdres de troisième cohorte soient de troisième génération: ils sont issus des cèdres de première cohorte et de ceux de la seconde. Nous préférerons ainsi le terme de cohorte à celui de génération. Les individus identifiés de seconde cohorte permettront de quantifier une dynamique de semis efficace directement issus des semenciers de première cohorte.

1-4-4- Analyse des données

Dans un premier temps, nous analyserons les données concernant la fructification (taux et quantité) selon les placettes puis selon les caractéristiques individuelles des cèdres (âge, diamètre à 1,30 m, densité, surface terrière, longueur de houppier, rapport hauteur totale/ diamètre à 1,30 m) grâce à la procédure GENMOD (SAS version 8). Comme la note de fructification n'est pas une variable continue, la procédure permet de passer d'une probabilité p (p = appartenir à telle classe de fructification) à une variable continue par la transformation en logit cumulés (logit = log (p/1-p)).

Dans un deuxième temps, nous décrirons les différentes placettes (structure du peuplement par classes de dimension). Nous caractériserons ensuite la distribution des diamètres grâce à des boîtes à pattes.

Dans un troisième temps, nous calculerons l'âge des cèdres de plus de 130 cm grâce à:

- une régression non linéaire (procédure NLIN) âge/diamètre de souche des individus échantillons ajustée placette par placette. Cinq modèles sont testés: modèle puissance, monomoléculaire, de Monod, et deux dérivés: dérivé de monomoléculaire et dérivé de Monod pour lesquels on a substitué une asymptote oblique à l'asymptote horizontale classique de ces deux modèles.
- une régression linéaire (procédure REG) diamètre de souche/diamètre à 1,30 m pour calculer le diamètre de souche de tous les cèdres inventoriés et pouvoir appliquer la régression précédente ajustée placette par placette.

L'âge des souches est calculé grâce à la régression non linéaire âge/diamètre de souche précédente à laquelle on ajoute les années depuis la date d'exploitation. L'âge des cèdres de moins de 30 cm et de 30 à 130 cm est calculé par moyenne des catégories. Une fois l'âge de tous les cèdres calculé, nous établirons une Analyse Factorielle des Correspondances sur les effectifs des classes d'âges par placettes, qui permettra de mettre en évidence une éventuelle ressemblance entre placettes et classes d'âges. Après le calcul des effectifs des différentes cohortes, nous tenterons de modéliser la distribution des cèdres de seconde cohorte, ceux qui se sont installés sur un milieu vierge de cèdre. Pour cela, nous utiliserons une régression non linéaire (procédure NLIN) ajustée sur les données. Nous étudierons ensuite la densité dépendance que nous modéliserons grâce à une régression non linéaire.

Enfin, nous tenterons de poser les premières bases d'un modèle de dispersion des semis de troisième cohorte, issus des première et seconde cohortes. Le modèle prendra en compte les apports de semis à courte et à longue distance et l'influence de la densité dépendance. Il sera basé sur la courbe de dispersion des semis de deuxième cohorte.

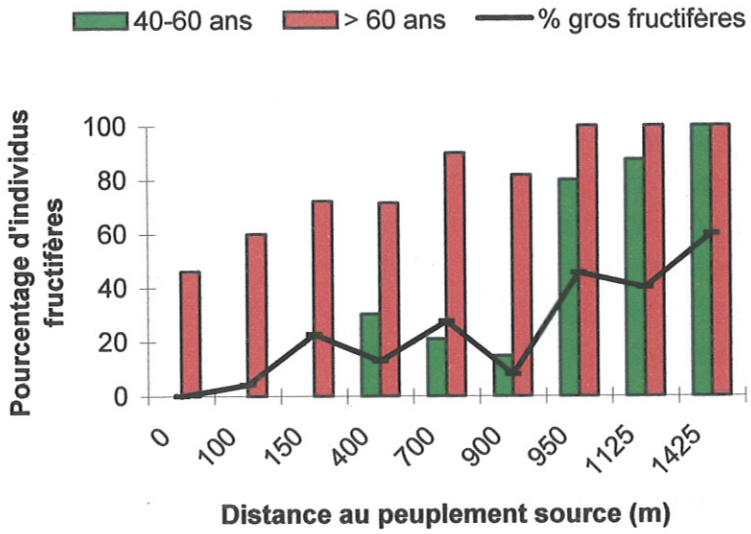
2- RESULTATS

2-1- FACTEURS DE FRUCTIFICATION

2-1-1- Distance au peuplement source

Parmi les échantillons, aucun cèdre de moins de 40 ans n'a été noté fructifère. La figure 3 représente le pourcentage de cèdres fructifères d'abord pour les arbres de 40 à 60 ans et pour les arbres de plus de 60 ans. On peut remarquer que plus l'on s'éloigne du peuplement source, plus le pourcentage d'arbres fructifères est conséquent dans les deux tranches d'âge. Si dans les premières placettes, les arbres de 40 à 60 ans ne fructifient pas, ils fructifient quasiment tous dans les dernières placettes. La courbe matérialise le pourcentage de cèdres très fructifères: elle montre que les cèdres sont d'autant plus fructifères qu'ils sont éloignés du peuplement source. Les cèdres éloignés du peuplement source ont une reproduction plus précoce et plus abondante: ils participent ainsi plus tôt à la colonisation du milieu par les cèdres.

Figure 3. Pourcentage d'individus fructifères selon la distance au peuplement source (histogrammes) et pourcentage d'individus très fructifères (plus de 100 cônes) (courbe) par rapport aux cèdres en âge de fructifier.

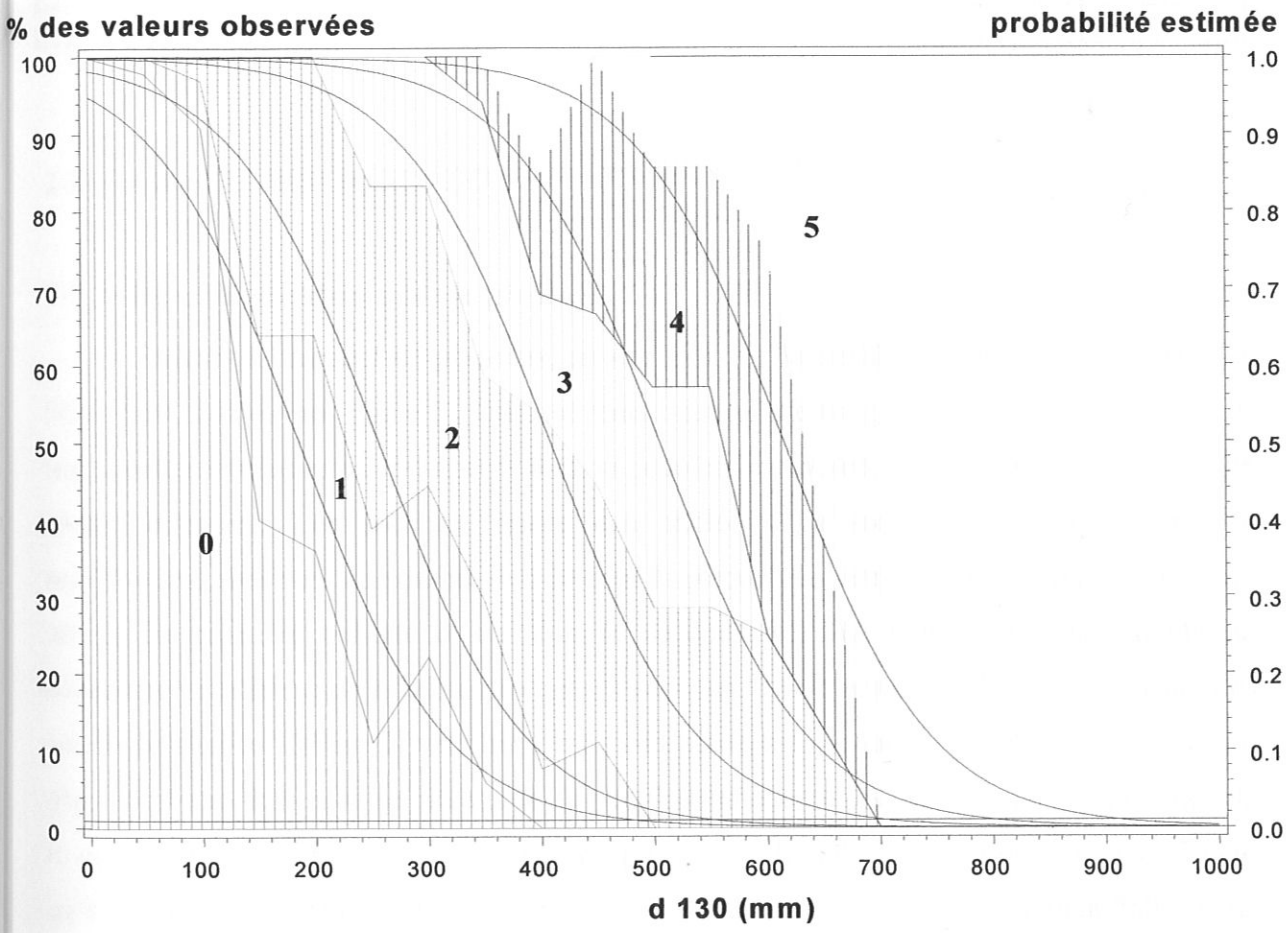


2-1-2- Caractéristiques individuelles des cèdres

Plusieurs variables caractéristiques individuelles du cèdre sont mises en relation avec la fructification: le diamètre à 1,30 m, la hauteur totale, le rapport hauteur totale/diamètre à 1,30 m (H/D), la longueur du houppier (= hauteur totale – hauteur de base de houppier), l'âge et la densité. Toutes les variables ont été testées à la fois sur des modèles à une, deux puis trois variables. Parmi les modèles à une variable, celui qui est le plus explicatif

(vraisemblance la plus élevée) est celui qui utilise le diamètre à 1,30 m comme variable explicative (tableau.1). La figure 4 illustre la corrélation positive qui existe entre le diamètre à 1,30 m et le taux de fructification des cèdres ainsi que la cohérence du modèle aux valeurs observées. Les cèdres de moins de 150 mm de diamètre ne sont quasiment jamais fructifères. Ceux dont le diamètre dépasse 400 mm sont tous fructifères. A partir de 450 mm, 50 % des cèdres sont de gros fructifères (note >2, soit plus de 100 cônes) et à partir de 650 mm, 50 % des cèdres ont plus de 500 cônes.

Figure 4. Comparaison des probabilités estimées (courbes) et des pourcentages mesurés (surfaces hachurées) par classe de diamètre des classes de fructification de 0 à 5 en fonction du diamètre à 1,30 m du cèdre



Pour un modèle à deux variables, ce sont le rapport H/D et la hauteur de houppier qui expliquent le mieux la fructification du cèdre. Dans le tableau 1, l'analyse de type I montre la quantité d'information qu'une variable apporte à elle seule en plus de l'information précédente. L'analyse de type III montre la quantité d'information qu'une variable apporte en ayant déduit celle des autres. On remarque donc que le rapport H/D contient à lui seul une grande quantité

d'information de fructification (khi² = 254) mais que la longueur de houppier lh en apporte également en plus de la précédente (khi² = 35).

Tableau 1. Analyse des variables les plus explicatives de la fructification: diamètre à 1,30 m, rapport H/D et longueur de houppier.

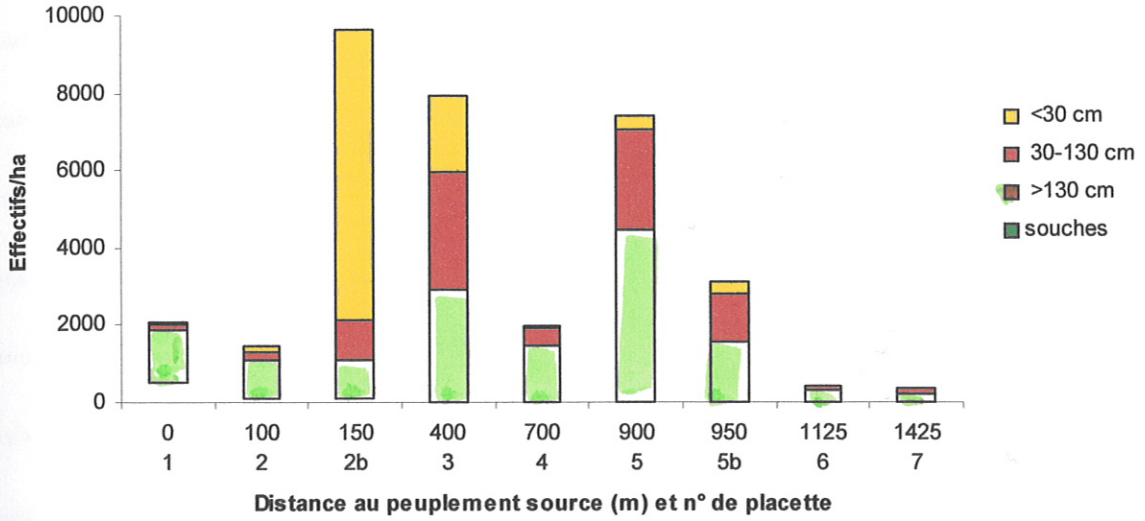
Modèle	Log vraisemblance	Analyse	Variable	khi²	Pb>khi²
1 variable	-227.9	Type I	d130	239.8	<0.0001
		Type III	d130	239.8	<0.0001
2 variables	-202.6	Type I	h/d	254	<0.0001
			lh	35	<0.0001
		Type III	h/d	87	<0.0001
			lh	35	<0.0001

2-2- CARACTERISTIQUES DU PEUPLEMENT

2-2-1- Densité de cèdres selon le gradient

Suivant le transect de placettes, on observe que la densité totale varie fortement (de 300 à 9500 cèdres/ha) (figure 5). On peut remarquer qu'elle est généralement plus élevée dans les placettes situées entre 150 m et 950 m du peuplement source. Au-delà de 950 m, la densité chute fortement. Les souches, issues des exploitations sont proportionnellement peu nombreuses, elles sont au nombre de 500 dans la placette du peuplement source, dont tous les arbres de première cohorte et certains de seconde ont été coupés. A cela s'ajoute un dépréssage qui laisse de nombreuses petites souches. En observant seulement la densité des arbres de plus de 130 cm, la variabilité est moins marquée. Les arbres de plus de 130 cm sont plus nombreux lorsqu'on se situe près du peuplement source jusqu'à 900 m. L'importance de la densité totale est davantage due à la forte proportion des 30-130 cm et des moins de 30 cm qu'à celles des individus de plus 130 cm: c'est le cas de la placette 2b qui contient 7500 semis inférieurs à 30 cm (soient 80 % des cèdres). Ainsi les placettes jumelles, bien que très proches, se différencient beaucoup: pour les cèdres inférieurs à 130 cm pour les placettes 2 et 2b, et pour les cèdres de plus de 30 cm dans les placettes 5 et 5b. Une importante variabilité locale de densité est mise en évidence le long du transect.

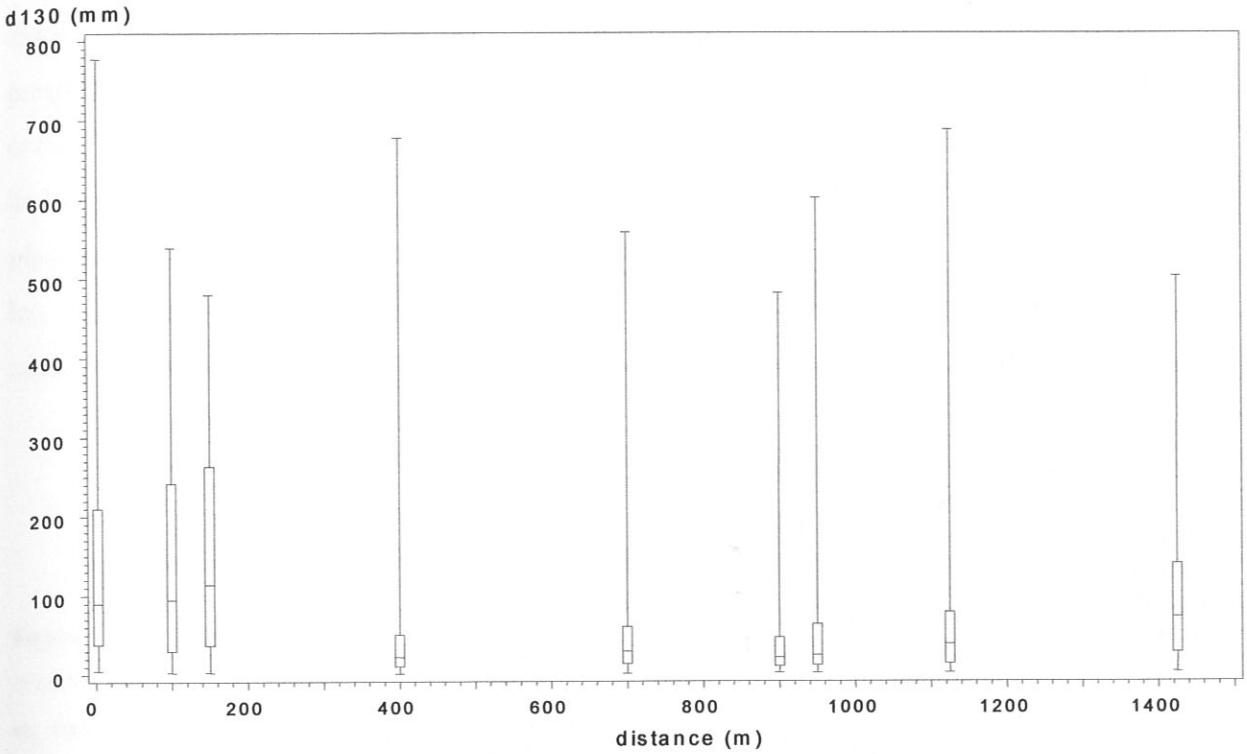
Figure 5. Densité cumulée de cèdres (en individus par hectare) par catégorie de taille, dans chaque placette.



2-2-2- Structure en diamètres du peuplement

L'allure de la distribution des classes de diamètres est caractérisée par un grand nombre de bois de petits diamètres et par un nombre restreint de bois de gros diamètres (annexe 2). C'est un peuplement irrégulier. La figure 6 montre la répartition par quartiles des diamètres à 1,30 m. On observe d'abord que l'étendue des diamètres à 1,30 m est élevée dans toutes les placettes (de 0 à 500 mm ou de 0 à 800 mm). On remarque la première placette du peuplement source dont les plus gros diamètres s'élèvent à 800 mm (c'est le diamètre d'un seul arbre de première génération qui reste sur pied). Ensuite on peut distinguer les trois premières placettes (celle du peuplement source puis les deux suivantes à 100 et 150 m) des 6 restantes: la moitié des diamètres est comprise entre 40 et 250 mm, alors que pour les 6 placettes plus lointaines, la moitié des diamètres est comprise entre 20 et 60 mm. Si en moyenne toutes les placettes ont des arbres de petits et de gros diamètres, la différence est marquée dans les effectifs. Les placettes à plus de 300 m du peuplement source contiennent beaucoup plus de cèdres de petits diamètres que celles proches du peuplement source.

Figure 6. Distribution par quartiles des diamètres à 1,30 m des cèdres selon la distance au peuplement source. Le trait médian représente la médiane, les extrémités de chaque boîte les quartiles (25% de l'effectif de part et d'autre) et les barres extrêmes les effectifs des 2 autres quartiles.



2-3- STRUCTURE EN AGE DU PEUPLEMENT

2-3-1- Estimation des âges: régressions linéaire et non linéaire

La régression linéaire qui relie le diamètre à 1,30 au diamètre de souche est très significative sur toutes les placettes (R^2 très élevé) (annexe3). Le modèle dérivé du modèle de Monod corrèle le plus précisément les âges mesurés aux diamètres de cèdre (résidus minimums)(annexe 3bis). Il admet une asymptote oblique. Le modèle est de la forme:

$$\hat{age} = (p0 + p1Ds)\frac{Ds}{p2 + Ds}$$

où l'âge est en années; Ds (diamètre de souche en mm); p0, p1 et p2 > 0, la pente à l'origine est = p0/p2 et p0 est la valeur de l'ordonnée lorsqu'elle est coupée par l'asymptote. Ce modèle est utilisé pour estimer les âges de tous les arbres de plus de 130 cm dans chaque placette.

2-3-2- Classes d'âge

Les classes d'âge sont définies toutes les 5 années et s'étendent de 15 à 140 ans. Dans chaque placette, toutes les classes d'âge sont représentées mais leur abondance relative varie fortement, seule la classe des 140 ans n'est présente que dans le peuplement source (annexe

4). L'âge des premières fructifications est de 40 ans et les premiers semis issus de la première cohorte ont maximum 100 ans, donc nous pouvons distinguer des cohortes d'environ 40 ans. La figure 7 montre les aires cumulées en pourcentage des différentes tranches d'âge selon la distance au peuplement source. On distingue (i) les individus de première cohorte du peuplement source: classe des 140 ans, (ii) ceux de seconde cohorte: classes de 60 à 100 ans et (iii) ceux de troisième cohorte (moins de 60 ans) si l'on considère une fructification efficace du cèdre à 40 ans. Si la proportion des cèdres de seconde cohorte est importante dans les placettes du peuplement source et les voisines (de 40 à 60%), elle chute à quelques 5 % dans les placettes suivantes. A partir de 150 m du peuplement source, les placettes sont caractérisées par quelques vieux arbres de seconde cohorte et une abondance de jeunes cèdres.

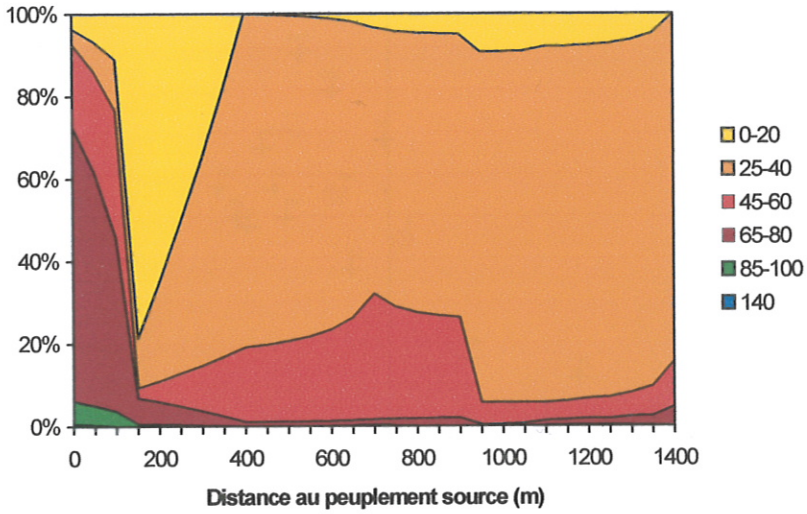


Figure 7. Pourcentages cumulés des tranches d'âge en fonction de la distance au peuplement source

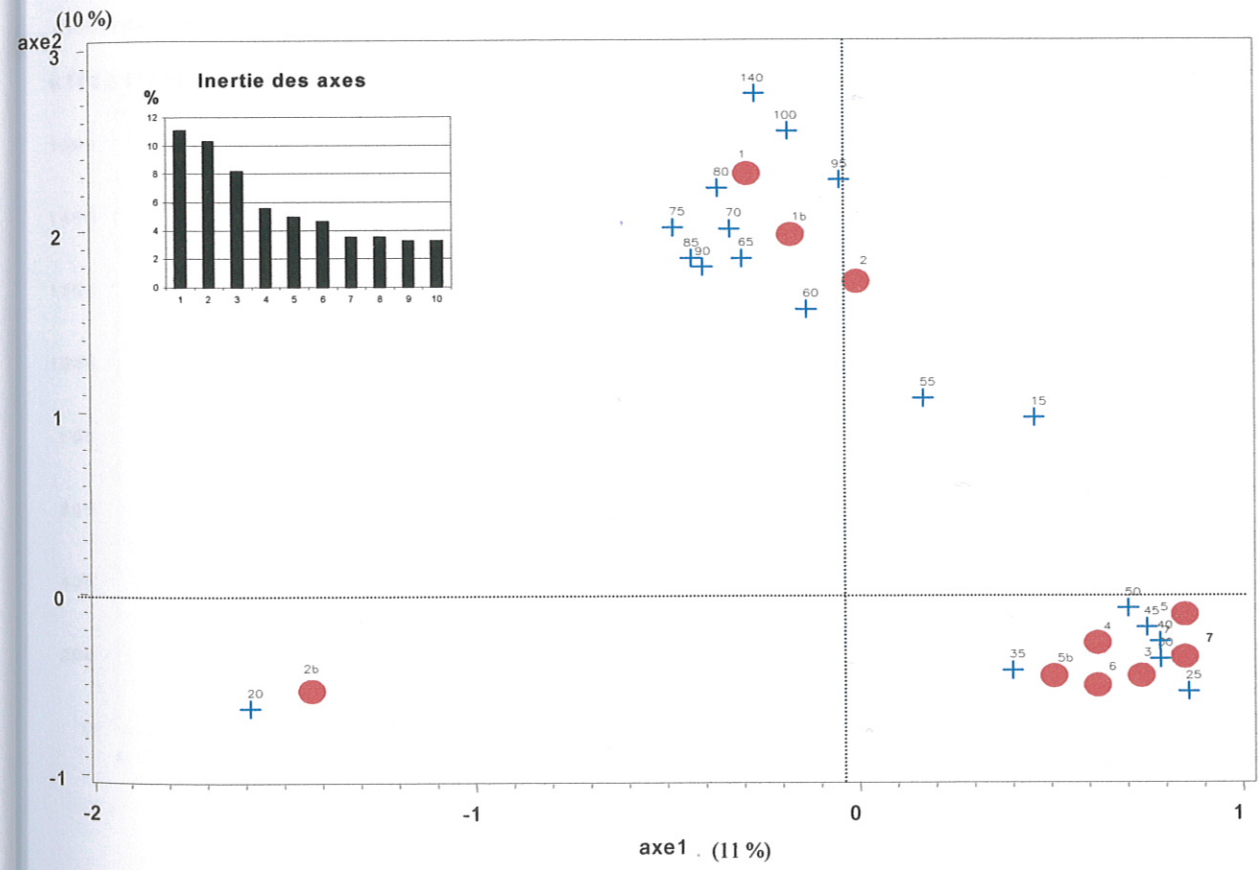
Pour résumer, on peut représenter les cohortes et leur relative date d'installation (tableau 2): les cèdres plantés en 1860 fructifient dès 1900 pour donner les premiers semis de seconde cohorte. On suppose que ces derniers commencent à fructifier vers 1940 (avec probablement de grosses variations selon les placettes). La troisième cohorte apparaît alors, résultats des semis issus de la première et de la seconde cohorte. Pour l'éventuelle quatrième cohorte, c'est assez flou: les individus de moins de 20 ans on été intégrés dans la troisième.

Tableau 2. Résumé des dates d'installation et de fructification des différentes cohortes, mesures et estimations (*italique*)

	1860	**1900**	**1940**	**1980**
Cohorte 1	apparition	1ère fructification	fructification	exploitation
Cohorte 2		apparition	*1ère fructification*	fructification
Cohorte 3			*apparition*	*fructification*

L'AFC des classes d'âge des cèdres des différentes placettes (figure 8) fait apparaître deux groupes de placettes: (i) les placettes 1 et 1b (peuplement source) et 2, caractérisées par une abondance relative des classes d'âges anciens (60 à 140 ans) et (ii) les placettes 3, 4, 5, 5b, 6 et 7 caractérisées par une abondance des classes d'âges plus jeunes (20 à 55 ans). La placette 2b se distingue de part sa forte proportion d'individus de 20 ans et se trouve ainsi écartée du reste des placettes. L'inertie cumulée des 2 axes est seulement de 21%, c'est pourquoi les regroupements cités sont relatifs.

Figure 8. Analyse factorielle des correspondances des classes d'âge des différentes placettes. (placettes en ronds et classes d'âge en croix, pourcentage de l'inertie des axes entre parenthèses).

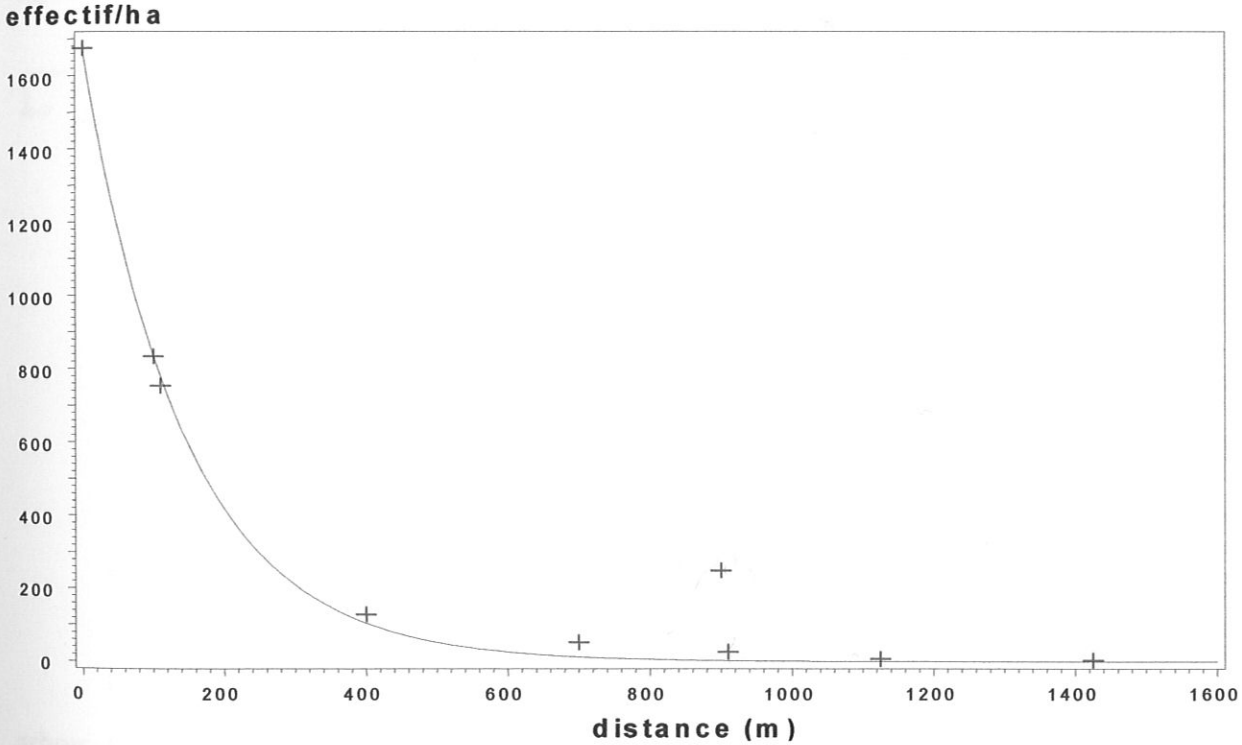


Les 5 gros cèdres mesurés loin du peuplement source (4 et 5 km) ont des âges compris entre 71 et 90 ans. En comptant un âge minimal de 40 ans à la reproduction, ces cèdres seraient de seconde cohorte.

2-3-3- Dispersion de la seconde cohorte.

Issus des premiers cèdres plantés en 1864, les arbres de seconde cohorte s'installent sur un milieu vierge de cèdres. Ce sont les cèdres de 60 à 100 ans. La somme de ces individus par placette est présentée dans la figure 9. Le nombre de cèdres de seconde cohorte est d'autant moins important que la distance au peuplement source est éloignée. La diminution du nombre de cèdres est exponentielle: les cèdres de seconde cohorte chutent brutalement de 1675 à 138 par hectare sur une distance de 400 m pour se restreindre à quelques individus (6 à 8) après 1000m. La régression non linéaire présente une exponentielle négative.

Figure 9. Dispersion des individus de seconde cohorte (C2) selon la distance au peuplement source. Effectifs observés et modèle associé (courbe).



Le modèle associé est une courbe exponentielle négative dont l'équation est:

$$Effectif\ /\ ha = 1665e^{\frac{-0.00691}{\text{distance}} \times \text{distance}}$$

1665 est la densité en 0 et la distance est en m. L'écart-type résiduel est de 96 individus (Pr>F est < 0.001)

2-4- MODELE DE DISPERSION

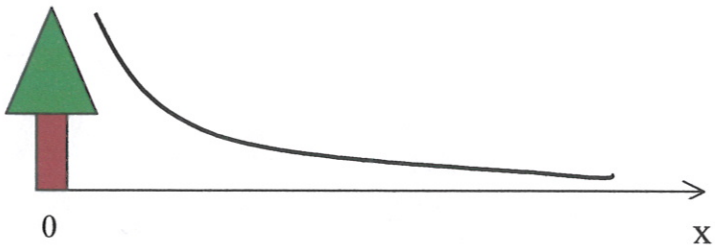
2-4-1- Premiers paramètres: somme des apports de semis

Le modèle cherche à additionner les différents apports de semis sur une durée de 40 ans, soit celle d'une cohorte.

- Courbe de dispersion de semis pour un arbre:

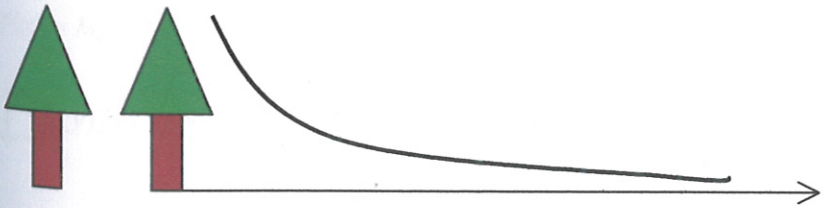
La courbe de dispersion matérialise le nombre de semis qu'un arbre peut donner en fonction de la distance **x**. Si g = nombre de semis /arbre, on a une fonction de dispersion des semis: $g\lambda(x,1)$

$\lambda(x,1)$ représente la probabilité que le semis tombe en x. La somme des probabilités doit valoir 1. Donc $\int_{x=0}^{x=+\infty} \lambda(x,1)dx = 1$, il faut donc que cette fonction s'écrive $\lambda(x,1) = \frac{1}{a}e^{-\frac{x}{a}}$ car $\int_{x=0}^{x=+\infty} \frac{1}{a}e^{-\frac{x}{a}}dx = 1$



- Courbe de dispersion de semis de seconde cohorte pour le peuplement de première cohorte.

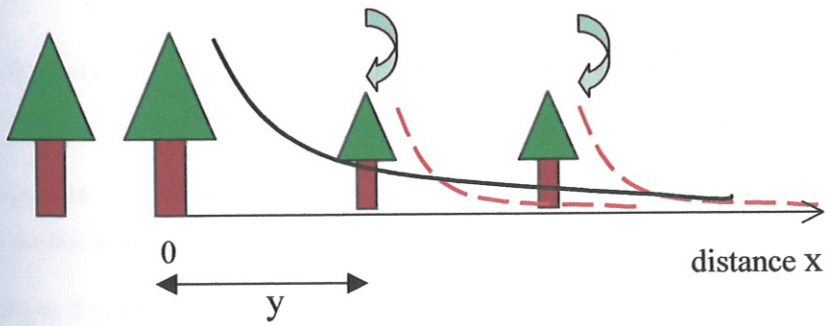
La surface du peuplement source est matérialisée en 0 en une surface ponctuelle de M arbres. On a donc une fonction de dispersion: $C2(x) = Mg\lambda(x,1) = f(x)$. Cette fonction a été calculée en 2-3-3. C'est la somme des semis issus de la première cohorte sur 40 ans (de 1900 à 1940).



- Apparition des semis de troisième cohorte:

Les semis de troisième cohorte sont issus de la première qui continue de disperser et de la deuxième cohorte qui commence à disperser entre 1940 et 1980. Nous faisons plusieurs hypothèses: (i) la première cohorte a le même apport de semis de 1940 à 1980 que de 1900 à 1940 et (ii) tous les cèdres dispersent selon une même fonction. Ainsi nous pouvons appliquer la fonction f(x) à tous les cèdres de deuxième cohorte qui ont l'âge de se reproduire. En plus de la courbe de dispersion, les cèdres ont une production de semis locale PL (à faible distance). La totalité des semis de troisième cohorte C_3 arrivant à un point donné x est la somme

- des semis arrivant toujours du peuplement source (trait plein)
- des semis arrivant de chaque arbre de C_2 compris entre le peuplement source et x (pointillés rouges) =intégrale de y = 0 à y =x
- des semis issus de la production locale au pied de chaque cèdre de C2 en x (flèche). On a donc C2(x) observé x PL qui est un facteur correctif de dispersion locale.



Le modèle peut s'écrire :

$$C3(x) = \hat{C}2(x) + \int_{y=0}^{y=x} Mg\lambda(y,1)g\lambda(x-y,1)dy + C2(x)PL$$

Si $Mg\lambda(x,1) = f(x)$, alors : $\hat{C}3(x) = \hat{f}(x) + \frac{1}{M}\int_{y=0}^{y=x} f(y)f(x-y)dy + f(x)PL$

On choisit une fonction en exponentielle d'après les données de deuxième génération.

$$f(x) = Mge^{-\frac{x}{a}}$$

$$\int_{y=0}^{y=x} f(y)f(x-y)dy = \frac{M^2g^2}{a^2}\int_{y=0}^{y=x} e^{-\frac{y}{a}} e^{-\frac{(x-y)}{a}} = \frac{M^2g^2}{a^2} xe^{-\frac{x}{a}} x$$

La fonction s'écrit alors: C3(x) = $Ke^{-\frac{x}{a}} + \frac{1}{M}K^2xe^{-\frac{x}{a}} + rC2(x)$ avec K= Mg/a = 1665

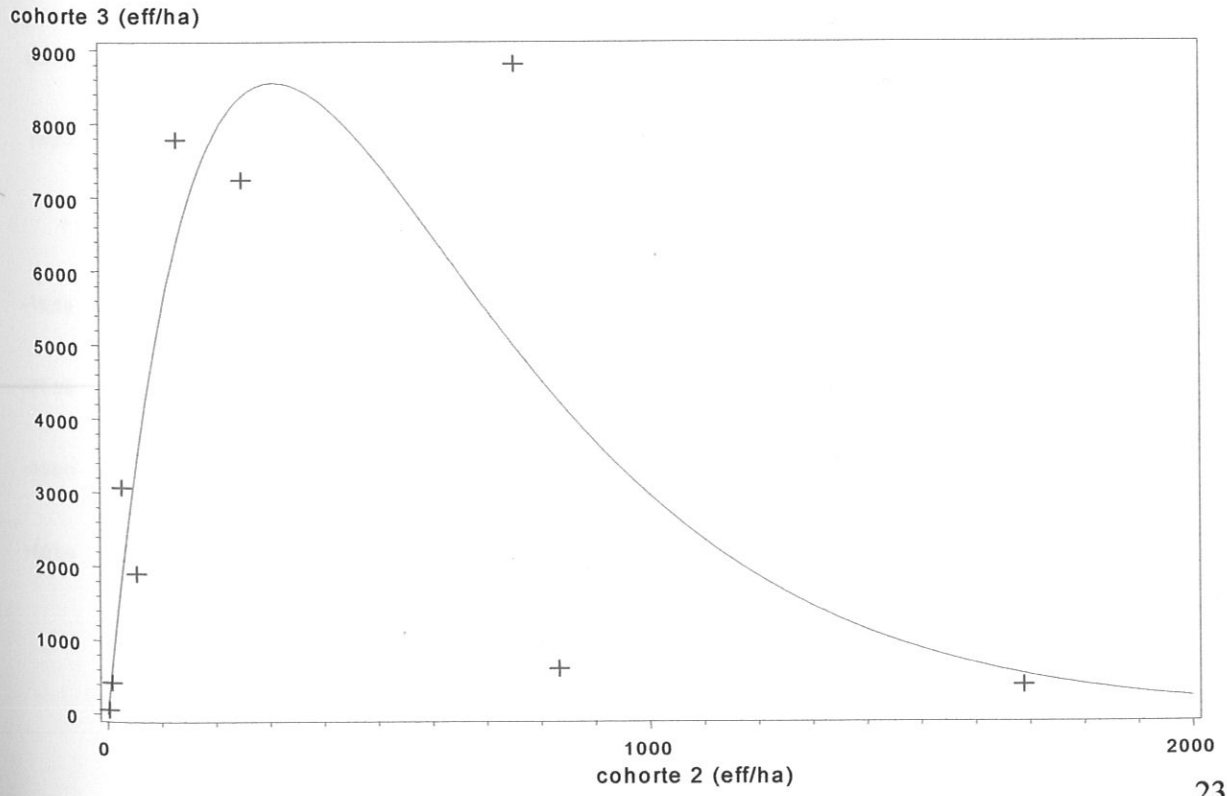
2-4-2- Limitation des apports de semis: la densité de cèdres déjà présents

La figure 10 représente le nombre de cèdres présents par ha en fonction des cèdres de seconde cohorte. On voit dans un premier temps un accroissement rapide des cèdres de 3ème cohorte quand ceux de la seconde augmentent jusque 300 individus par ha. Quand les cèdres de 2ème cohorte sont très nombreux (supérieurs à 700/ha), ceux de la 3ème sont de moindre importance. Quand la densité des individus de seconde cohorte dépasse un certain seuil (1700/ha), celle de la 3ème se réduit fortement. La densité des cèdres de 3ème cohorte dépend de celle des cèdres de 2nde cohorte. Saturé d'arbres et/ou de semis, le milieu n'est plus réceptif. L'arrivée de nouveaux semis est ainsi régulée: on doit introduire une fonction qui freine l'apport de semis de C3. On peut établir un modèle tout en sachant que le faible nombre de points le rend très imprécis. L'équation du modèle (plutôt une tendance)s'écrit:

$$C3(x) = 75C2e^{-0.00325C2}$$

L'écart-type résiduel est de 2230 individus (Pb>F est < 0.002).

Figure 10. Effectif des individus de 3ème cohorte en fonction les individus de 2nde cohorte pour chaque placette et modèle associé.



En ajoutant cette fonction de frein à tous les termes du modèle précédent (en effet, chaque apport de semis est freiné par la densité-dépendance), on a:

$$C3(x) = \left[(\hat{C}2(x) + \int_{y=0}^{y=x} Mg\lambda(y,1)g\lambda(x-y,1)dy + C2(x)PL \right] e^{-0.0041C2}$$

On peut remarquer que le paramètre qui multiplie C2 est trouvé très proche de celui de la fonction précédente: C3=f(C2) qui était de –0.00325.

2-4-3- Comparaison des données observées et estimées

Le modèle ainsi établi permet de prédire une quantité d'individus de troisième cohorte en fonction des apports de semis issus des première et deuxièmes cohortes. Il donne un écart-type résiduel de 2336 individus avec une probabilité significative (Pb>F=0.0092). La comparaison du nombre de cèdres prédits et observés montre des résidus variables (tableau 2 et figure 9), mais qui se distribuent uniformément.

Figure 9. Résidus du modèle de dispersion selon la distance au peuplement source

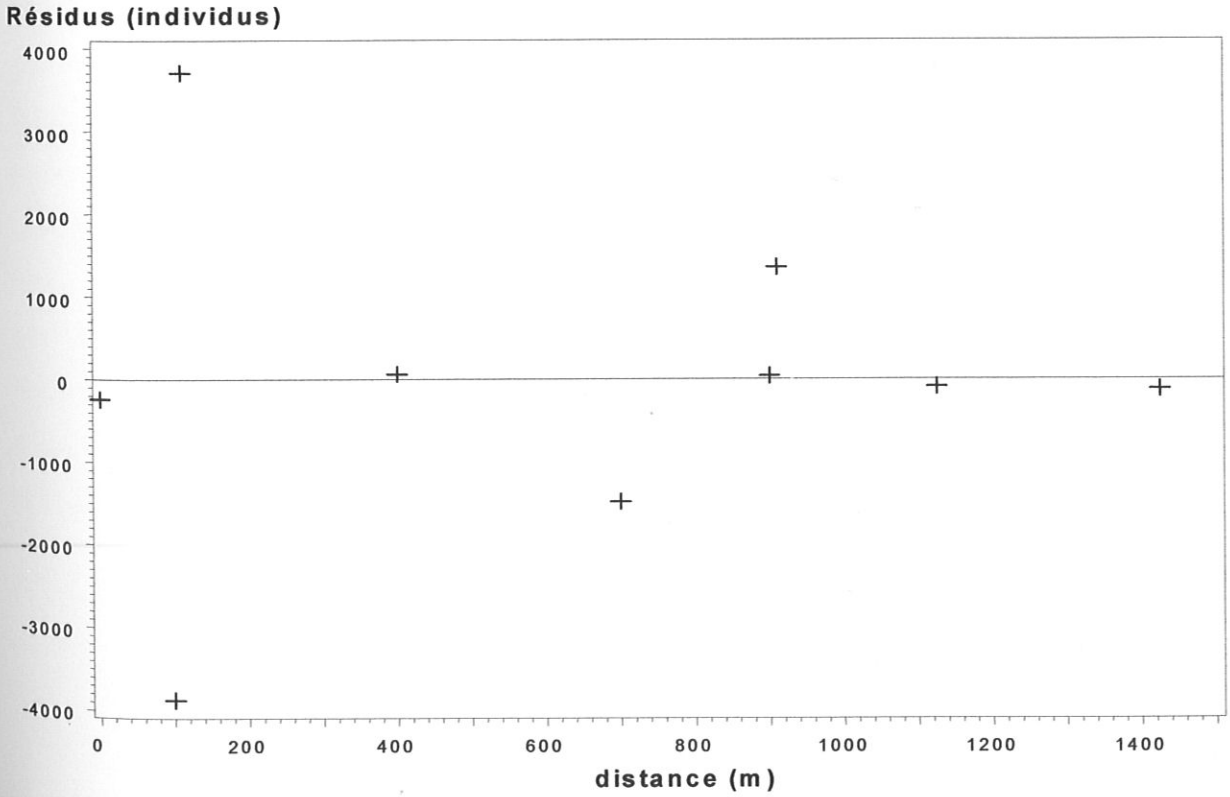


Tableau 2. Résultats du modèle de prédiction, avec les apports de semis des individus de première cohorte (C1), les apports des cèdres de la seconde cohorte compris entre la source et la placettes (C2 loin) et les apports des individus de seconde cohorte localement (C2 local); ainsi que le nombre de cèdres de cohorte 3 estimés et mesurés et les résidus

Placettes	C1estim.	C2 Loin estim.	C2 Local estim.	Total C3 estimés	C3 mesurés	Résidus
1	9	0	547	556	315	-241
2	63	588	3674	4326	460	-3866
2b	76	773	4254	5102	8806	3704
3	70	2604	5045	7719	7782	63
4	11	725	2651	3387	1907	-1480
5	2	128	6694	6823	6861	38
5b	3	240	1479	1721	3072	1351
6	1	71	453	525	431	-94
7	0	12	172	184	61	-123

On peut également remarquer que la taille des résidus, donc l'erreur, ne dépend pas de la quantité d'individus de cohorte 3 (exemple de la placette 5 où le modèle se rapproche beaucoup des individus mesurés).

3- DISCUSSION

3-1- MEILLEURE FRUCTIFICATION DES CEDRES SOLITAIRES

De tous les cèdres mesurés, pas un de moins de 40 ans n'a été trouvé fructifère. Les cèdres présents dans les placettes sources ou près du peuplement (100 et 150 m) fructifient même plus tard: seulement une partie des cèdres de plus 60 ans ont des cônes. Pour les placettes éloignées, quasiment tous les arbres de plus de 40 ans sont reproducteurs. Le taux et la quantité de fructification s'expliquent moins par la distance au peuplement source que par les caractéristiques individuelles des cèdres, liées à leur environnement. Pour un modèle à une variable, le diamètre à 1.30 m des cèdres est la meilleure variable explicative de la fructification: la quantité de cônes est davantage due à un développement de l'arbre qu'à son âge. Pour un modèle à deux variables, ce sont le rapport hauteur totale/diamètre à 1.30 (H/D) et la longueur de houppier, corrélés respectivement négativement et positivement à la fructification. Un rapport H/D faible est caractéristique de tronc à fort défilement et à faible hauteur de base de houppier. Mais c'est une taille relative, donc la longueur de houppier vient en second pour rendre compte de la taille absolue du cèdre. Ce type d'arbre est caractéristique de peuplement de faible densité: il s'installe et se développe sans concurrence. Il bénéficie ainsi de beaucoup de lumière. Toth (1978) a montré qu'un cèdre isolé fructifie davantage que les arbres de peuplement: il ne subit pas de concurrence et peut ainsi développer une grosse surface de houppier. Debain (2003) l'a vérifié sur les pins du Causse Méjean. L'isolement du peuplement favorise la fécondité. Les cèdres des placettes éloignées du peuplement source sont peu denses, se sont développés seuls donc ont un rapport H/D faible et fructifient ainsi dès l'âge de 40 ans. Ces cèdres installés loin du peuplement source ont un succès reproducteur important. Ils doivent également avoir un grande capacité de dispersion des graines: ils dominent les taillis de chênes. On peut donc penser qu'ils contribuent de manière importante à la dynamique d'expansion du cèdre.

3-2- GRADIENT DE DENSITE GLOBAL MAIS FORTE VARIABILITE LOCALE

Alors que la densité de semis de départ des premiers cèdres plantés était de 14 arbres/ha, elle est actuellement à plus de 1500 individus/ha dont la majorité a une hauteur de plus de 130cm. Globalement, la densité totale est maximale sur les placettes les plus proches du peuplement source et chute ensuite. Les placettes reçoivent d'autant plus de semis qu'elles

sont proches du peuplement source. Bien qu'un gradient de densité décroissant se dessine globalement sur la zone étudiée, on remarque une importante variabilité des effectifs de cèdres que l'on ne peut expliquer par le seul facteur de la distance au peuplement source. L'hétérogénéité de la régénération entre placettes jumelles (cèdres de moins de 130 cm) peut être expliquée des facteurs comme les conditions stationnelles ou topographiques. C'est probablement le cas de la placette 5 dont la pente est orientée vers le peuplement source: le nombre de cèdres adultes et plus jeunes sont nettement supérieurs à ceux des placettes les plus proches. L'influence de la topographie est confirmée par l'observation des photographies aériennes qui montrent des densités de cèdres supérieures sur les crêtes au sud des combes située sous le vent dominant.

3-3- STRUCTURE EN DIAMETRES: PEUPLEMENT INEQUIENNE

La distribution des classes de diamètres est caractéristique d'un peuplement inéquienne, propre aux futaies d'âges multiples qui voient se côtoyer des arbres ou des groupes d'arbres de tous âges et de toutes dimensions. Ce type de peuplement subit des modifications continuelles liées au cycle des régénérations. (Rondeux, 1993). La dynamique naturelle permet aux semis de s'installer petit à petit. Une fois les premiers cèdres installés, ils peuvent devenir à leur tour reproducteurs et donner naissance à des semis. Il est important de constater que tous les types de diamètres sont présents dans les placettes, mêmes les plus éloignées. Seuls les effectifs changent: les placettes proches du peuplement source ont davantage de gros cèdres que les placettes plus lointaines.

3-4- ETUDE DES AGES: MISE EN EVIDENCE DE LA DISPERSION A TRES LONGUE DISTANCE

3-4-1- Structure en âges et dispersion de la seconde cohorte

La distribution des classes d'âge suit celle des classes des diamètres, à savoir que les placettes du peuplement source et proches se caractérisent par un nombre important de vieux cèdres et les suivantes par une abondance de régénération. Les placettes du peuplement source et les très proches (< 200 m) ont bénéficié de suite et en abondance de la pluie de graines des semenciers situés dans la parcelle ou très proches. Le modèle de dispersion de seconde cohorte peut être pris comme une référence: en effet ce sont les premiers cèdres à s'installer

dans les taillis de chênes qui ne subissent pas de concurrence intraspécifique et nous sommes sûrs qu'ils sont issus de la première génération. Dans ce cas la seconde cohorte est de deuxième génération. Ainsi il est possible de quantifier un nombre de semis par semenciers. Dans les premiers 200 m les semis sont très denses: le milieu est vite saturé en cèdres dès les premières années, ce qui restreint l'arrivée de nouveaux semis par la suite. Pour les milieux plus éloignés, les semis sont beaucoup moins denses.

3-4-2- Dispersion à longue distance: phénomène remarquable au Ventoux

Un des nombreux facteurs des mouvements de population de plantes est la dispersion des graines qui se divise en trois composantes (i) la dispersion locale, proche de l'arbre par gravité, (ii) la dispersion à distance modérée par vents modérés et (iii) la dispersion à longue distance par vents forts (Higgins & Richardson, 1999). Dans le cas du cèdre au Mont Ventoux, on peut distinguer la dispersion jusqu'à 200 m que l'on qualifiera de modérée et la dispersion plus lointaine, à longue distance. Dès la première génération, les semis colonisent en aval du peuplement source jusqu'à 1.5 km et même à plus de 5 km (arbres solitaires hors placettes). On peut dans ce cas parler de dispersion à très longue distance. Sur la zone étudiée, la dispersion à longue distance n'est pas un phénomène rare. Longtemps oublié des modèles de prédiction de migration, il apparaît désormais comme la clé des migrations rapides (Higgins & Richardson, 1999). Nathan *et al.*(2002) tentent de quantifier ce phénomène: ils lui attribuent une fréquence de 1 à 5 %. Dans ce cas les graines seraient entraînées à plus d'un kilomètre par des courants ascendants, alors que le reste des graines est majoritairement déplacé en régime laminaire à seulement quelques centaines de mètres. La dispersion à longue distance est rare, donc difficile à modéliser, d'autant plus que les expériences ne se font généralement que sur quelques années tout au plus. Notre étude met en évidence une somme d'événements sur une durée de 40 ans.

Si les âges attribués aux cèdres situés à 5 km du peuplement source témoignent qu'ils appartiennent à la seconde cohorte, on ne peut cependant garantir que leur implantation est naturelle. En effet, plusieurs agents ONF affirment que les anciens agents n'hésitaient pas à semer des graines d'essence qu'ils appréciaient, comme le cèdre. La photographie aérienne montre quelques bosquets de cèdres comme par exemple autour d'un maison forestière, mais le pattern global nous laisse croire à une dispersion globalement naturelle. En outre, Maury (1960) constate en 1960 la présence de semis à 10 km de la lisière. Ces semis sont forcément issus de la première ou de la seconde cohorte: donc si une génération s'intercale entre le peuplement source et le semis, la distance minimale parcourue est de 5 km.

3-4-3- Diffusion stratifiée: clé d'une colonisation rapide du cèdre

Dans les modèles déterministes d'invasion, l'aire de distribution de la population s'étend par cercles concentriques et la densité locale en un point à un instant donné ne dépend que de la distance à la source. Dans beaucoup de cas, un deuxième mode d'expansion, lié à l'existence d'événement de dispersion à plus longue distance, se surajoute à ce type d'expansion par diffusion de la source principale. Les propagules dispersées à longue distance de la source permettent la création de nouveaux foyers d'invasion, loin du front de colonisation qui s'élargissent. Ces deux phénomènes cumulés: dispersion locale et à longue distance crée une diffusion stratifiée (Hengeveld, 1989). Le patron d'expansion du cèdre de l'Atlas sur le Mont Ventoux illustre le modèle de diffusion stratifié proposé par Hengeveld (1989) puis par Shigesada *et al* (1995): la plupart des jeunes individus issus de régénération naturelle se situent en bordure des peuplements reproducteurs, mais un certain nombre pousse de manière isolée. Une fois reproducteurs, ces individus isolés permettent la création de nouveaux peuplements en expansion qui fusionnent. (Lepart *et al,* 2001). Cette structuration agrégée des individus reproducteurs, également décrite lors d'invasion de pins dans l'hémisphère sud (Richardson *et al.*, 1994), se traduit par une forte variabilité de densité locale et induit de fortes différences entre individus en terme de croissance et de reproduction, ce que nous avons constaté sur le cèdre au Ventoux.

Le succès de la colonisation rapide du cèdre est due à ses capacités d'adaptation mais aussi au phénomène de dispersion à longue distance, facteur essentiel de la vitesse d'expansion d'une population, quoique qualifié de rare (Cain *et al.*, 2000; Clark, 1998; Higgins & Richardson, 1999; Neubert & Caswell, 2000). Moody & Mack (1988) montrent à partir d'un modèle simple où une population s'étend non seulement à partit d'une grande source d'introduction, mais aussi à partir de nombreuses petites sources "satellites" que la surface envahie par les sources satellites devient rapidement plus importante que celle de la source principale. Si le phénomène de dispersion à longue distance est aussi abondant dans le cas de la dynamique du cèdre sur le Mont Ventoux Sud, ce peut être du à l'addition de facteurs très favorables qui vont dans le même sens: le Mistral réputé pour sa force et la topographie, caractérisée par un pente constante, entrecoupée de combes dont les crêtes piègent les semis.

3-5- MODELE DE DISPERSION

Le modèle donne des résultats variables selon les placettes. On peut spécialement remarquer les résidus des placettes 2 et 2b qui sont importants. La placette 2 voit ses effectifs sous-estimés de 3800 cèdres, tandis que la placette 3 en a 3700 de moins. Ces deux placettes jumelles ne présentent pas de différences significatives entre leur topographie, leur surface terrière ou la fructification des arbres adultes. Il faut cependant se demander si l'exploitation exercée dans ces parcelles n'influence pas la quantité de semis qui, dans le cas de la placette 2b, représentent 80% de son effectif. Dans la prise de données, ces semis ont été ôtés mais la limite est quelquefois très floue. Ainsi, aucun des facteurs mesurés ne semble expliquer cette hétérogénéité, sinon des effets non déterminés ou stochastiques que certains reconnaissent dans les processus de dynamique forestière (Brakow & Busing, 2000).

3-5-1- Paramètres à approfondir

Le but du modèle est de pouvoir, grâce aux données recueillies, quantifier et ajuster un nombre de semis susceptibles de participer à la colonisation du cèdres. Il ne cherche pas à prédire la dynamique du cèdre de manière locale (parcelle forestière), mais plutôt à l'échelle du paysage et du massif forestier. Il n'est dans cette étude qu'une première approche, non exhaustive, qui pose les bases de la réflexion. Il doit évoluer par la suite avec les nouvelles connaissances. Les premiers éléments tentent de quantifier la somme des apports de semis en tenant compte de la densité dépendance. Les résultats sont cohérents mais doivent être améliorés en intégrant :

- Les données sur la fructification. Les résultats précédents montrent la variabilité du taux et de la quantité de fructification des cèdres selon leur environnement. La fécondité est une fonction croissante du diamètre (Ribbens *et al.*, 1994), qui lui même est très dépendant du statut de compétition (Prevosto *et al*, 2000). Bien que l'on sache qu'une corrélation existe entre la fructification et le nombre de semis dans le cas de populations recolonisatrices (Hughes & Fahey, 1988), peu de données existent sur cette relation. Les sites favorables à la germination ne sont pas toujours favorables à la survie des semis. La variabilité de fructification est donc une composante difficile à appréhender, d'autant plus que toutes les graines produites ne sont pas toutes viables (Sagnard, 2001).
- La mortalité. Dans le modèle proposé, on ne tient pas compte des différents "stades" des placettes: dans les premières, la compétition et la densité ont déjà éliminé des individus de seconde et troisième cohorte (mortalité densité dépendante), tandis que les placettes plus lointaines peu denses acceptent encore de nombreux semis. Bien que la mortalité

deviennent négligeable après quelques années chez les ligneux (De Steven, 1991), on ne sait à quel âge on peut considérer un semis viable et surtout susceptible de se reproduire. Il faudrait en plus des composantes proposées ajouter un modèle de croissance du cèdre. Il n'existe cependant qu'en peuplement régulier.

Le modèle fait intervenir de nombreux paramètres qui augmentent d'autant plus que nous voulons le préciser. Sa réalisation est difficile de part le faible nombre de placettes, contraint par le temps imparti à l'étude.

Le modèle n'est valide que dans une direction (celle du vent dominant): les placettes ne diffusent des semis que dans une direction unique, celle du vent. Mais en réalité un cône de dispersion est visible sur la photo aérienne: les semenciers diffusent des semis dans un angle de 20 degrés environ pour la dispersion vers le Sud. Quelques cèdres sont également visibles dans la direction Nord.

3-5-2- Transect à poursuivre pour la dispersion à longue distance

Le transect couvert est de 1.5 km. Au vu des résultats, il n'est pas assez long pour permettre de quantifier la queue de dispersion des semis à longue distance. Il serait judicieux de le poursuivre: en mesurant des cèdres individuellement sans placette car la densité trop faible ne justifierait pas leur mise en place. Le taux d'échantillonnage (nombre de placettes) paraît correct pour une approche paysagère à l'échelle du massif forestier. Par contre, si l'on choisi de tester des facteurs à l'échelle stationnelle comme la topographie, il faut multiplier les placettes, ce que nous n'avons pas eu le temps de faire. La taille des placettes est cependant difficile à appréhender, du fait de la variabilité de densité locale.

3-5-3- Etude complémentaire: l'analyse d'images

Les photographies aériennes ont permis de visualiser le gradient de densité de cèdres et donc à guider notre échantillonnage. Elles montrent un taux de couverture du cèdre qui peut être mesuré par analyse d'image (le cèdre a une signature spectrale caractéristique). Les études futures vont aborder l'analyse d'images afin de corréler le taux de cèdres de l'image aux individus réellement mesurés. En effet, les individus en peuplement ne se quantifient pas par une vue aérienne. Cette sous-estimation est encore plus marquée pour la régénération établie dans les taillis de chêne qui reste invisible jusqu'à ce qu'elle dépasse la hauteur des taillis. L'analyse d'image sera très efficace pour les vieux cèdres isolés qui terminent le gradient. Très visibles, ils seront comptabilisés individuellement.

CONCLUSION

Depuis son implantation au Mont Ventoux en 1864, le cèdre de l'Atlas se régénère naturellement et couvre aujourd'hui plusieurs centaines d'hectares. Il colonise abondamment les taillis de chênes (étage supra-méditerranéen). Les données de notre étude montrent qu'en présence simultanée de facteurs favorables (vents puissants et pente), les semis peuvent s'installer à 1,5 voire 5 km des semenciers. Cette dispersion des semis à longue distance, corrélée à une bonne adaptation du cèdre permet une colonisation rapide des peuplements indigènes de chênes. Le modèle de dispersion des semis additionne les différentes sources qui sont la dispersion à longue distance et la production locale de plusieurs générations. Les apports sont limités d'abord par un facteur de densité dépendance mais également par les facteurs écologiques. C'est le cas au Lubéron où le cèdre fut introduit à la même période: le cèdre cesse de s'installer après une forte rupture de pente. La cédraie du Ventoux est quant à elle en pleine expansion et ne cesse de progresser.

Le Ventoux n'est qu'un exemple de région où le cèdre fut implanté. La France méridionale en compte 15 000 ha. Cette aire s'est progressivement agrandie par régénération mais aussi par plantation. Le cèdre présente en effet des atouts prisés en contexte méditerranéen: résistance à la sécheresse et aux incendies par exemple (Courbet, 1993). L'extension surprenante du cèdre peut néanmoins soulever plusieurs questions, d'autant plus que sa surface potentielle d'introduction est de 200 000 ha du point de vue écologique (IDF, 1974). Ces questions concernent la gestion de ce phénomène du point de vue de la biodiversité. Son expansion massive ne risque t-elle pas de se substituer à certaines essences locales (feuillus comme le chêne vert). Dans ce cas, le cèdre risquerait de devenir une espèce envahissante, facteur essentiel d'une perte de diversité. L'étude de la dynamique du cèdre est un premier pas vers la compréhension de ce phénomène et qui conduit à une approche quantitative. C'est un outil de travail pour les gestionnaires qui devront prendre les décisions adéquates pour, à la fois préserver l'économie forestière et la diversité des milieux forestiers dont le Mont Ventoux est un grandiose représentant.

BIBLIOGRAPHIE

Barbero M., Du Merle P., Guende G.& Quezel P., 1978. La végétation du Mont Ventoux. *La terre et la vie*, XXXII: 21-38.

Brakow N. & Busing R.T., 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Tree*, 15: 183-188.

Cain M. L., Milligan B.G. & Strand, A.E., 2000. Long distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany*, 87: 1217-1227.

Clark J.S., 1998. Why trees migrate so fast: confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *The American Naturalist,* 152: 204-224.

Clark J.S., Silman M., Kern R., Macklin E. & HilleRisLambers J., 1999. Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. *Ecology*, 80: 1475-1494.

Cointat M., 1996. Le roman du cèdre. *Rev. For. Fr.*, XLVIII (6): 503-526.

Courbet F., 1993. Stratégie de recherche pour l'étude et la prédiction de la croissance et de la qualité du bois du cèdre de l'Atlas en France. *Ann. Rech. For.* Maroc, 27 (2): 640-656.

Debain S., 2003. *L'expansion de Pinus sylvestris et de Pinus nigra sur le Causse Méjean: paramètres démographiques et interactions biotiques*. Thèse de 3°cycle. Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier: 54 pp + annexes.

Debazac E. F., 1977. *Manuel des conifères*. ENGREF, Nancy: 172 pp.

De Steven D., 1991. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling survival and growth. *Ecology*, 72 (3), 1076-1088.

Du Merle P. & Guende G., 1978. Présentation du Mont Ventoux. *La terre et la vie*. XXXII: 11-20.

Guende G., 1978. Sensibilité des milieux et impacts des activités humaines sur le Massif du Ventoux. *La terre et la vie*. XXXII: 39-65.

Hengeveld R., 1989. *Dynamics of biological invasions.* Chapman and Hall, London: 160 pp.

Higgins S. I. & Richardson D. M., 1999. Predicting plant migration rates in a changing world: the role of long-distance dispersal. *The American Naturalist*, 153 (5): 464-475.

Hughes J.W.& Fahey T.J., 1988. Seed dispersal and colonization in adisturbed northern hardwood forest. *Bull. Torrey Bot. Club*, 115: 89-99.

Institut pour le Développement Forestier, 194. Le cèdre dans la région Provence-Côte d'Azur. *Bulletin de la Vulgarisation Forestière*, 6: 33-76.

Lanier L.,1986. *Précis de sylviculture*. ENGREF, Nancy: 468 pp.

Lecointre G., Leguyader H. & Visset D. (illustrations), 2001. *Classification phylogénétique du vivant*. Belin, Paris: 544pp.

Lepart J., Martin A., Marty P. & Debain S., 2001. La progression des pins sur les Causses: un phénomène difficilement contrôlable? *Forêt méditerranéenne*, 22: 23-28.

Maury R., 1960. Le reboisement de la forêt de Bédoin et son enseignement. *Annales de l'Ecole Nationale des Eaux et Forêts et de la Station de Recherches et Expériences*, XVII (1):1-135.

Moody M.E. & Mack R.N., 1988. Controlling spread of plant invasions: the importance of nascent foci. *Journal of Applied Ecology*, 25: 1109-1021.

Nathan R., Katul G.G., Horn H. S., Thomas S. M., Oren R., Avissar R., Pacala S. W. & Levin S. A., 2002. Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. *Nature*, 418: 409-413.

Neubert M. G. & Caswell H., 2000. Demography and dispersal: calculation and sensitivity analysis of a mechanist model for trees seed dispersal by wind. *Ecology*, 81:1613-1628.

Office National des Forêts, 1991. *Aménagement de la forêt communale de Bédoin, série des Cèdres de Rolland 1991-2001*. Ville de Bédoin: 50 pp + annexes.

Peroni P.A., 1994. Seed size and dispersal potential of *Acer rubrum* (Aceraceae) samaras produces by population in early and late successional environment. *Am. J. Bot*, 81: 1428-1434.

Prevosto B., Curt T., Gueugnot J. & Coquillard P., 2000. Modeling mid-elevation Scots pine growth on a volcanic substrate. *Forest Ecology and Management,* 131: 223-237.

Ribbens E., Silander J.A. & Pacala S., 1994. Seedling recruitment in forests: calibrating models to predict patterns of tree seedling dispersion. Ecology, 75: 1794-1806.

Richardson D. M., Williams P. A. & Hobbs R. J., 1994. Pine invasions in the Southern Hemisphere: determinants of spread and invadability. *Journal of biogeography*, 21: 511-527.

Rondeux J., 1993. *La mesure des arbres et des peuplements forestiers*. Les presses agronomiques de Gembloux, Gembloux: 521 pp.

Sagnard F., 2001. *Dynamique de recolonisation des pinèdes pionnières par la hêtraie-sapinière: Etude de la structure des peuplements forestiers et de l'évolution génétique des populations de sapin pectiné (*Abies alba *Mill.) sur le Mont Ventoux*. Thèse de 3°cycle. Université de droit, d'économie et des sciences d'Aix-Marseille: 213 pp + annexes.

Seigue, A., 1985. *La forêt circumméditerranéenne et ses problèmes*. Maisonneuve et Larose, Paris: 470 pp.

Shigesada N., Kawasaki K. & Takeda Y., 1995. Modeling stratified diffusion in biological invasions. *The American Naturalist*, 146: 229-251.

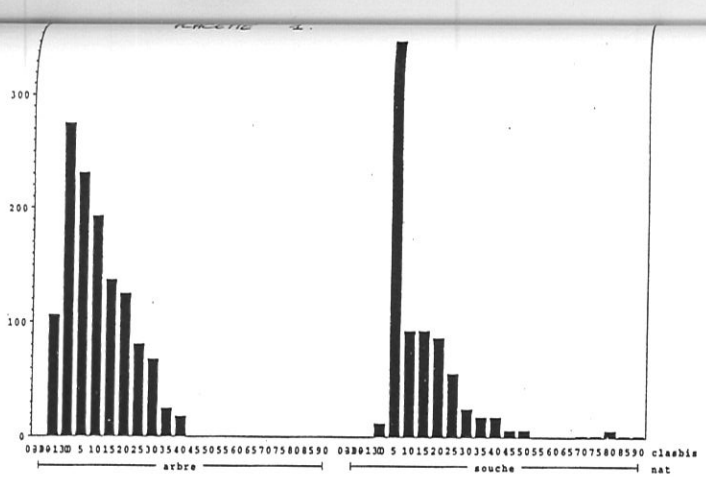
Toth J., 1978. *Contribution à l'étude de la fructification et de la régénération naturelle du cèdre de l'Atlas* (Cedrus atlantica *Manetti) dans le Sud de la France*. Thèse de 3°cycle. Faculté des Sciences et Techniques de Marseille Saint Jérôme: 114 pp + annexes.

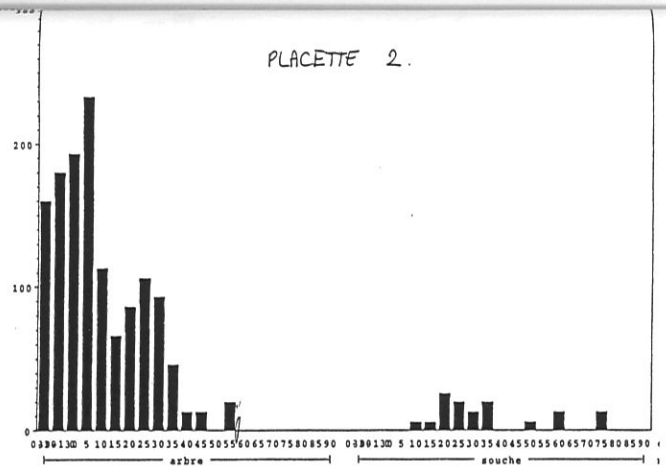
Toth J., 1983. Régénération naturelle du cèdre de l'Atlas. *Colloque Cèdre INRA-CEMAGREF-ONF du 27 avril 1983.*

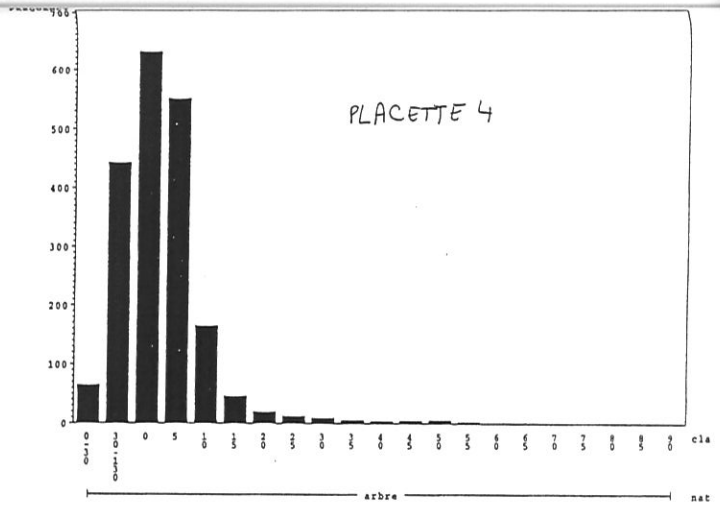
Toth J., 1990. Le cèdre, intérêt paysager. *La forêt privée*, 195 : 50-57.

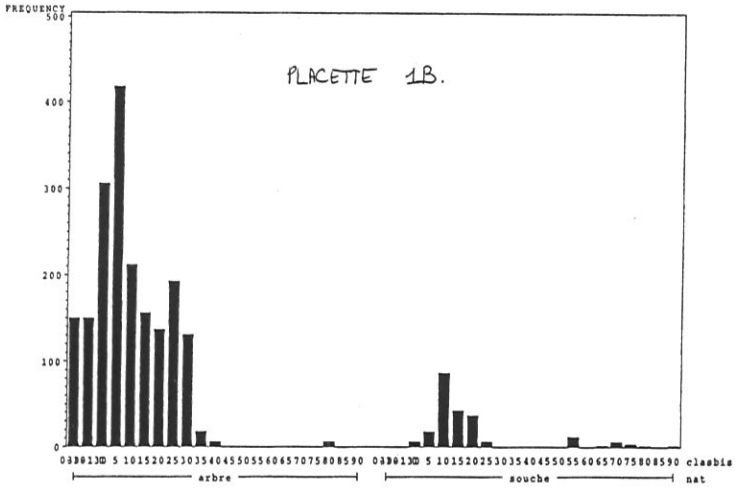
Annexe 1. Caractéristiques générales des placettes

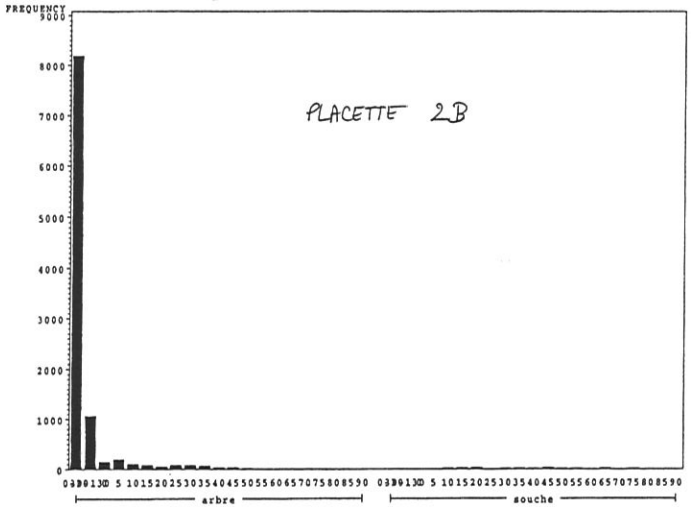
parcelles	distance au peuplement source(m)	surface(m²)	densité totale/ha	densité >130cm/ha	surface terrière (m²/ha)	plus forte pente en °
33	0	40*40	2042	1154	21.59	5.5
39	0	40*40	2114	1814	33.57	7
45	10	60*25	1453	983	29.03	4
45	150	60*25	9560	988	27.67	6
45	400	100*100	7912	2886	14.67	6.5
49	700	100*100	1961	1453	7.75	5.5
36	900	60*30	7483	4440	21.07	10
36	950	60*30	3100	1539	11.11	5
36	1125	100*100	439	294	3.18	8
38	1425	100*100	61	55	0.83	6

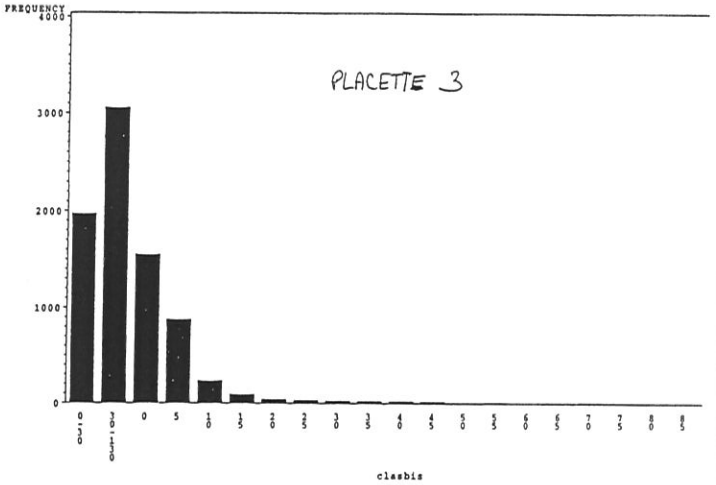




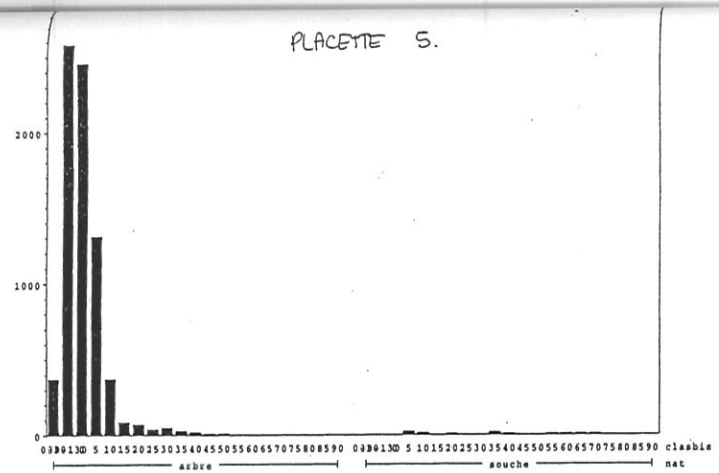


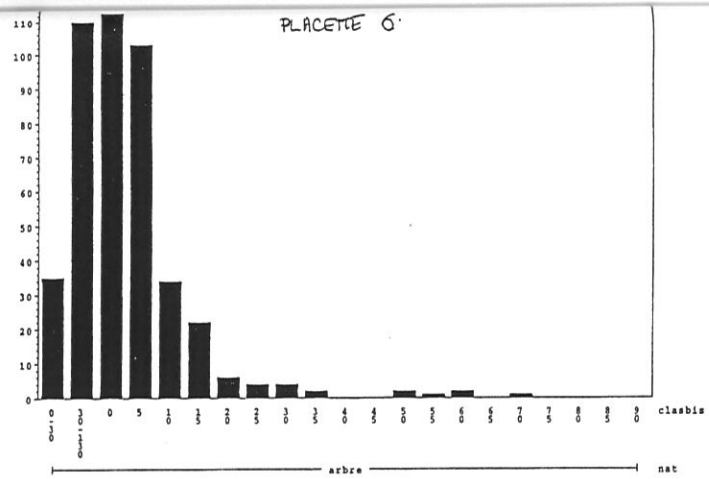


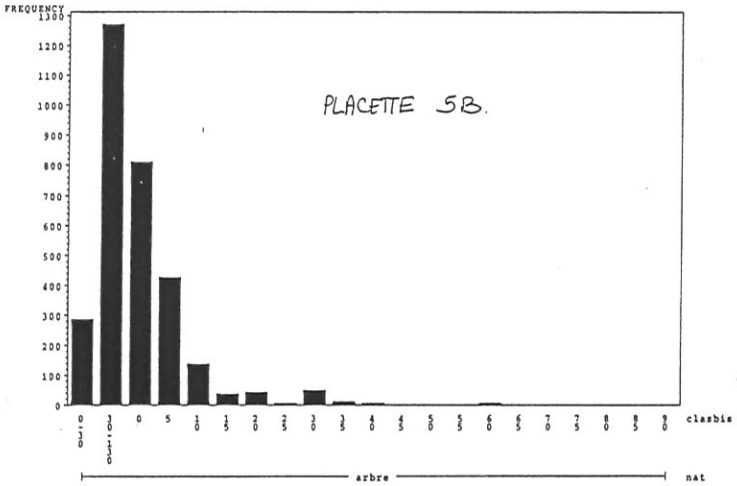


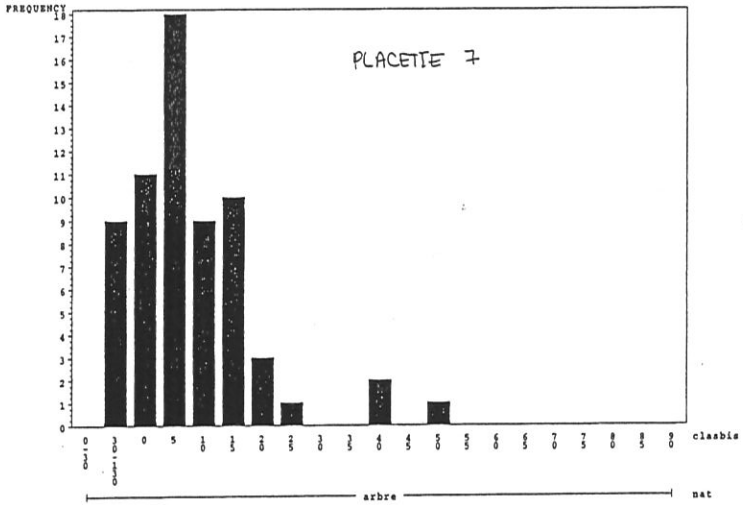


ANNEXE 2 : DISTRIBUTION DES CLASSES DE DIAMETRES POUR LES ARBRES ET LES SOUCHES POUR CHAQUE PLACETTE

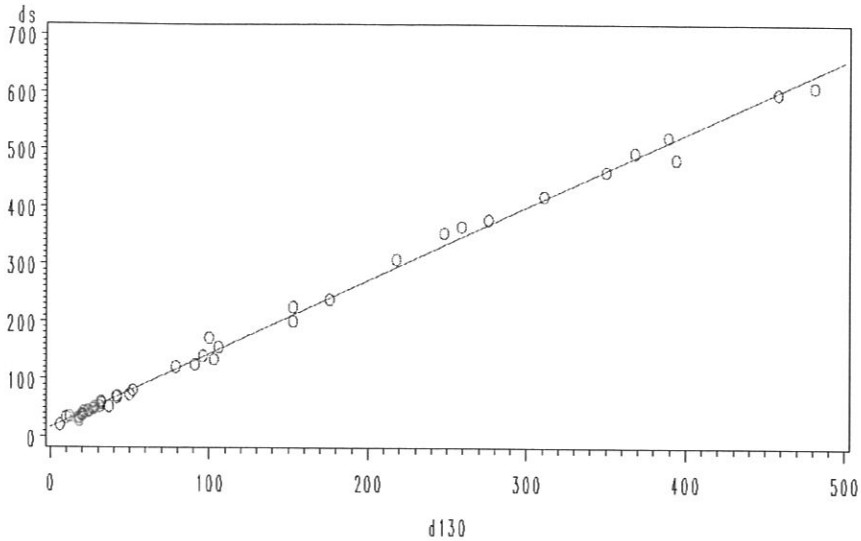








ANNEX 2 (suite) : DISTRIBUTION DES CLASSES DE DIAMETRES



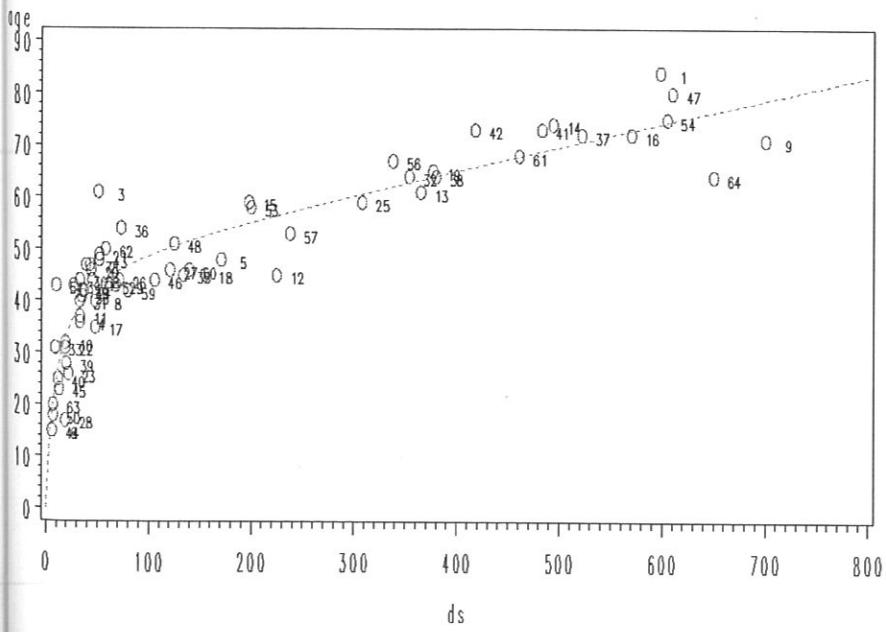
Annexe 3. Exemple de régression diamètre à la souche/diamètre à 1.30m. placette 5

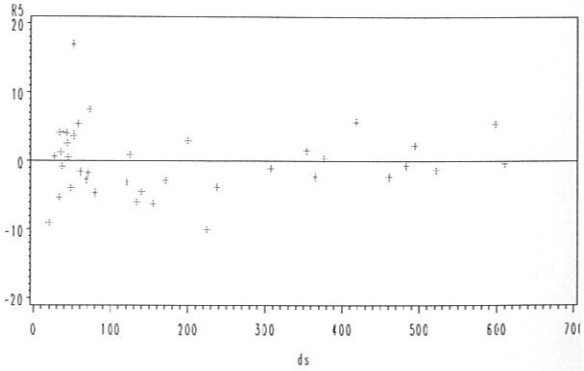
placette	paramètres	estimation	bornes de l'interval de confiance à 95 %		Ecart-type résiduel (années)	Pr>F
33_1	p0	74.70	68.50	80.90	5.04	<0.001
	p1	0.01	0.00	0.03		
	p2	9.96	6.27	13.65		
39_4	p0	74.80	65.40	84.10	8.40	<0.001
	p1	0.02	-0.01	0.05		
	p2	12.99	2.70	18.47		
45_2	p20	61.90	54.60	69.30	7.55	<0.001
	p21	0.04	0.02	0.05		
	p22	10.64	5.45	15.80		
45_3	p20	69.70	63.20	76.11	6.40	<0.001
	p21	0.01	0.00	0.03		
	p22	14.34	10.21	18.47		
45_5	p20	43.33	39.50	47.13	6.55	<0.001
	p21	0.06	0.05	0.07		
	p22	4.49	2.28	6.69		
49_6	p20	41.11	36.70	45.50	6.66	<0.001
	p21	0.07	0.01	0.06		
	p22	4.81	2.16	7.45		
36_7	p20	33.30	28.95	37.82	5.28	<0.001
	p21	0.06	0.05	0.07		
	p22	3.46	0.32	6.62		
36_8	p20	25.96	22.99	28.94	5.08	<0.001
	p21	0.08	0.07	0.08		
	p22	1.84	-0.40	4.09		
36_10	p20	48.80	43.48	54.10	6.28	<0.001
	p21	0.04	0.03	0.06		
	p22	9.52	5.25	13.70		
38_9	p20	26.72	23.24	30.20	5.17	<0.001
	p21	0.08	0.07	0.09		
	p22	1.47	-1.38	4.31		

Annexe 3bis : Paramètres du modèle utilisé (dérivé du modèle de Monod) pour l'estimation de l'âge

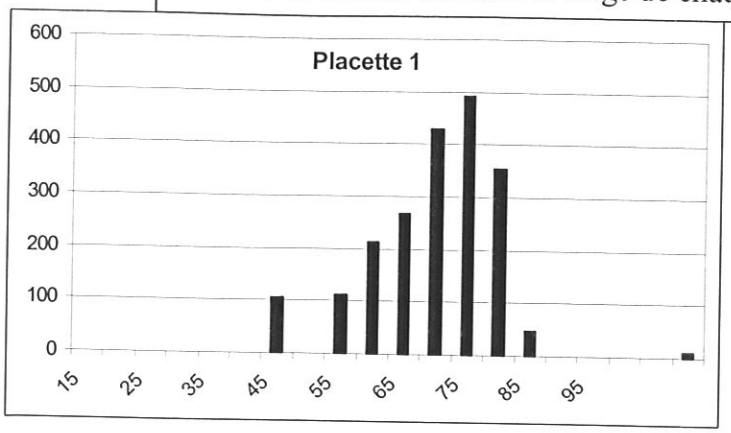
Exemple : placette 5: passage du modèle dans le nuage de points et résidus

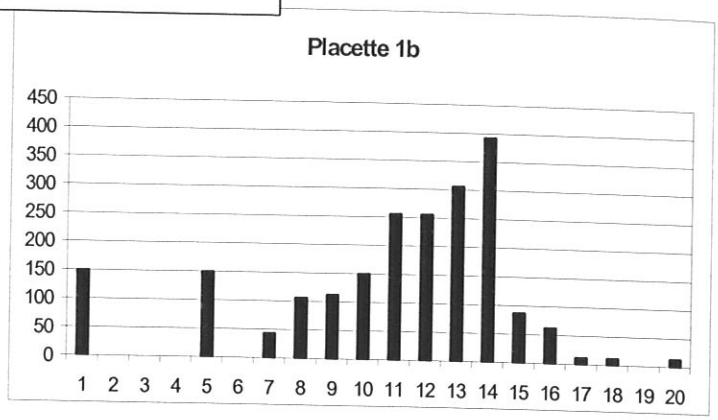
Exemple pour une placette (placette 5)

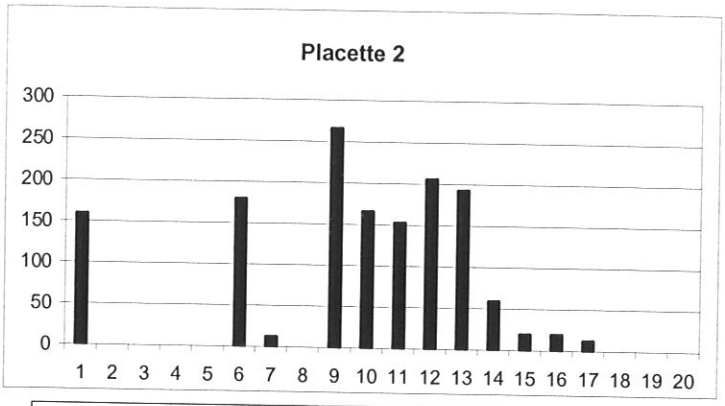


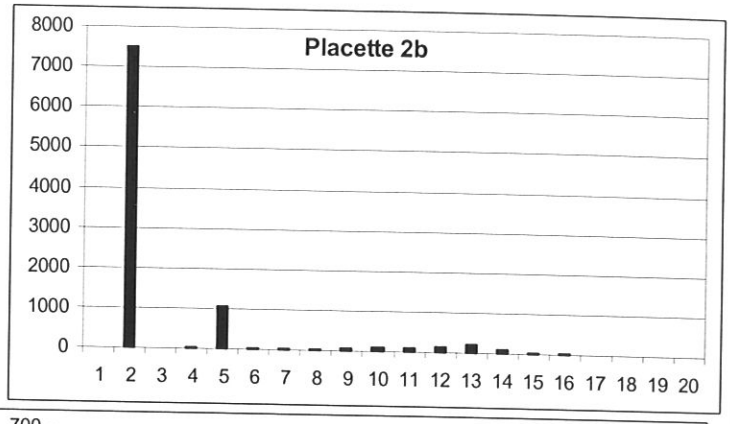


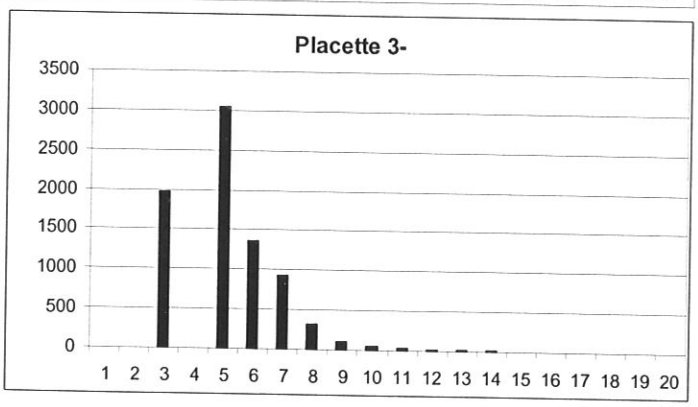
Annexe 4. effectif des classes d'âge de chaque placette

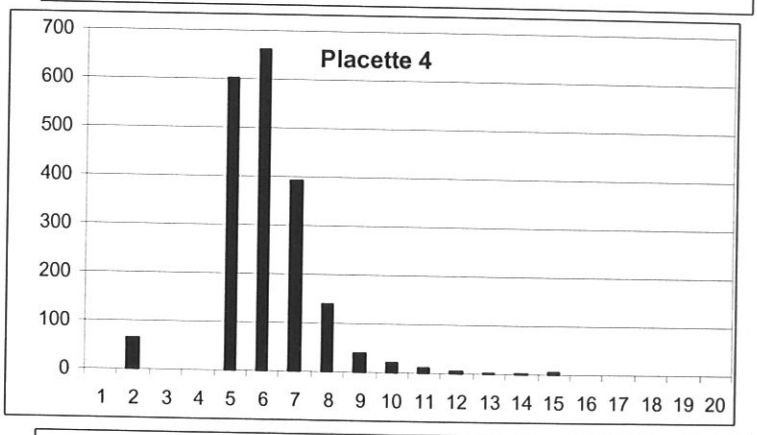


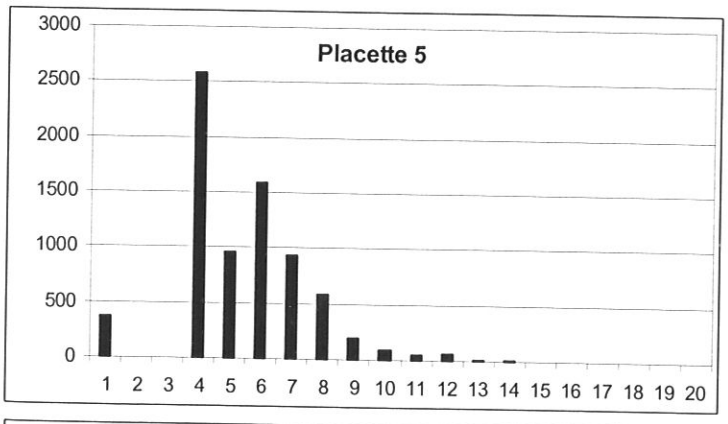


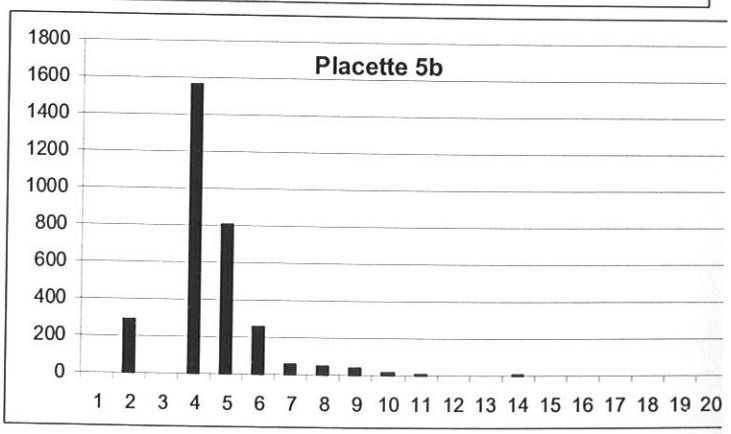


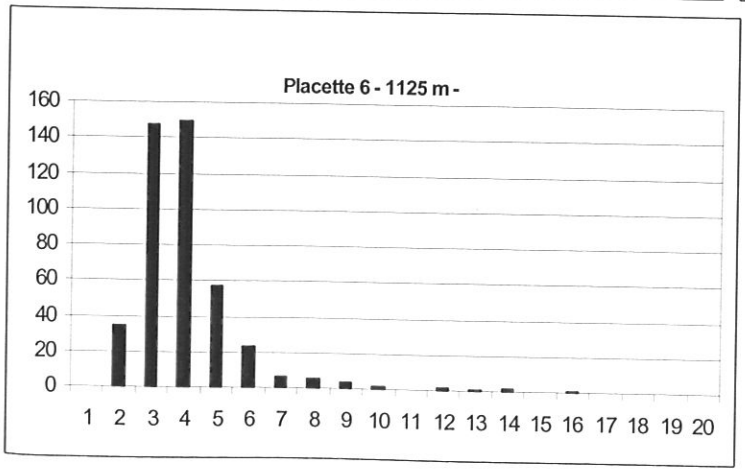


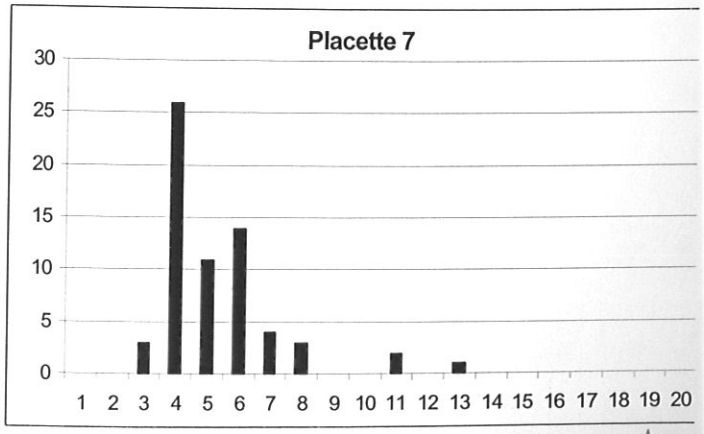












RESUME

Alors qu'au XIXème siècle, le Mont Ventoux (Vaucluse), offrait un paysage dénudé du fait de la surexploitation pastorale et forestière, l'Etat décide de reboiser ses flancs avec plusieurs essences forestières dont l'une, le cèdre de l'Atlas *Cedrus atlantica*, est introduite d'Algérie. Semé sur quelques hectares en 1864, le cèdre couvre aujourd'hui plusieurs centaines d'hectares et se régénère abondamment dans les taillis de chênes verts et pubescents. Dans la direction du Mistral se dessine un gradient de densité de cèdres dont nous voulons étudier la dynamique. Un transect de placettes met en évidence une colonisation rapide du cèdre: les semis s'installent à plus de 1.5 km du peuplement source selon une exponentielle négative. Les individus installés loin du peuplement source participent énormément à la dynamique de colonisation du cèdre en se reproduisant précocement et abondamment. Ils sont issus de la dispersion à longue distance des graines, clé des migrations rapides des populations végétales. Les éléments d'un premier modèle sont ensuite proposés afin de mieux appréhender l'évolution de la dynamique du cèdre sur le massif forestier du Ventoux.
MOTS-CLES: *Cedrus atlantica*, Mont Ventoux, Reboisement des Terrains de Montagne, dynamique forestière, espèce introduite, modèle de dispersion.

ABSTRACT

By the 19th century, the Mont Ventoux was totally bare because of deforestation and overgrazing. The governement decided then to afforest this mountain with several species of tree, including Atlas cedar, *Cedrus atlantica,* introduced from Algeria. While the first seeds were sowed on a few hectares in 1864, this species covers today several hundreds hectares and regenerates profusely in *Quercus ilex* and *Q. pubescens* stands. The density of cedars follows a gradient in the direction of the Mistral wind. Our objective is to study the dynamics of this gradient. A plot transect shows a rapid colonization: seedlings settle at more than 1.5 km from the disseminators, following a negative exponential. Individuals that establish far away the original stand contribute considerably to the colonization dynamics by reproducing early and abundantly. These seedlings originate from long-distance seed dispersal, the key factor for quick migrations of vegetation populations. Elements of a preliminary model are proposed to study the evolution of cedar dynamics in the Ventoux forest.
KEY WORDS: *Cedrus atlantica*, Mont Ventoux, forest dynamics, introduced species, dispersal model, afforestation