

À propos de la cellule paysagère et de son rôle dans les processus systémiques

Emmanuel CATTEAU

Conservatoire botanique national Bailleul
Hameau de Haendries
F-59270 Bailleul
e.catteau@cbnbl.org

Résumé. Dans le cadre du programme de cartographie de la végétation CarHab, la nécessité d'un niveau d'intégration intermédiaire entre phytocénose et série de végétation s'est imposée. Cet article retrace les fondements conceptuels de la notion de cellule paysagère, sa définition, ses implications sur l'analyse du tapis végétal et de la dynamique des végétations. L'article se termine par une analyse des relations systémiques entre végétations, réalisée au niveau des séries de végétation. Cette analyse met en particulier en exergue le phénomène de dérive sériale.

Mots-clés : CarHab, symphytosociologie, cellule paysagère, approche systémique, dérive sériale.

Abstract. Within the framework of the national vegetation mapping program CarHab, the need for an intermediate level of integration between phytocenosis and series of vegetation was imposed. This article retraces the conceptual foundations of the concept of landscape cell, its definition, its implications on the analysis of the plant cover and the dynamics of vegetation. The article ends with an analysis of systemic relationships between vegetation, carried out at the level of vegetation series. This analysis highlights in particular the phenomenon of serial drift.

Keywords : CarHab, symphytosociology, landscape cell, systems approach, serial drift.

Introduction

Le programme CarHab est un programme de cartographie de la végétation de la France financé par le ministère de la Transition écologique et solidaire, appliqué par un grand nombre de partenaires, dont les conservatoires botaniques nationaux.

Partie prenante du programme, le Conservatoire botanique national de Bailleul a expérimenté la méthodologie sur le territoire du Parc naturel régional Scarpe-Escaut (PNRSE) en 2017 (Catteau et Villejoubert, 2017). Cette expérimentation a fait suite à deux autres programmes sur le territoire du PNRSE. L'inventaire communal des végétations du territoire du PNRSE (Catteau *et al.*, 2015) a permis la production d'un grand nombre de données. Elles ont constitué un fonds d'informations essentiel dans l'analyse des cellules paysagères du Parc et ainsi permis de caractériser plus précisément la santé des milieux naturels du territoire (Catteau, 2016).

La cartographie CarHab repose sur une méthodologie de symphytosociologie (Millet *et al.*, 2017). Cette méthode repose sur une double information cartographique, portant à la fois sur la nature du biotope et sur la physionomie de la végétation dominante. Elle se situe à l'échelle d'une nouvelle unité de paysage, intermédiaire entre la phytocénose et la série de végétation : la cellule paysagère.

Les travaux réalisés sur le PNRSE ainsi que la collaboration à la rédaction du guide méthodologique de CarHab (Millet *et al.*, 2017) ont permis de prendre la mesure de l'intérêt de ce niveau des cellules paysagères, à la fois pour l'analyse du paysage et pour la compréhension des phénomènes systémiques dans le fonctionnement des végétations.

1/ Niveaux d'intégration utilisés

1.1/ Les niveaux d'intégration classiques

La végétation peut être abordée à plusieurs échelles d'analyse (qu'on appelle niveaux d'intégration). La phytosociologie des communautés végétales en est le niveau le plus classique et un des niveaux élémentaires (avec celui des synusies). C'est à ce niveau que sont décrites les associations végétales par les phytosociologues sigmatistes français. Mais les associations peuvent être regroupées en entités plus larges dont la combinaison est tout aussi répétitive que l'est la combinaison des espèces dans les associations végétales. Et ces entités peuvent elles-mêmes être regroupées en entités plus larges...

Par conséquent, la symphytosociologie, ou phytosociologie paysagère, est la « science issue de la transposition des méthodes et concepts de la phytosociologie sigmatiste à l'analyse du paysage végétal. Son objectif est d'étudier les complexes de groupements végétaux au sein d'unités spatiales homogènes, qui constituent les éléments du paysage. Elle se développe par paliers successifs » (Géhu, 2006).

Les niveaux d'intégration retenus de manière classique sont

- synusie ;
- phytocénose (dont le cadre spatial est la station) ;
- série (dont le cadre spatial est la tessela) ;
- géosérie (dont le cadre spatial est la caténa).

1.2/ Justification d'un nouveau niveau d'intégration

Le niveau d'intégration des cellules paysagères a été individualisé dans le cadre de CarHab, bien qu'il ne fasse pas partie des niveaux d'intégration retenus dans l'approche symphytosociologique classique. Cette individualisation résulte du constat (Catteau et Duhamel, 2010) d'une nécessité d'un recalage entre les niveaux d'emboîtements de la végétation et les niveaux d'intégration de la phytosociologie. Dans la pratique en effet, le niveau des cellules paysagères a été utilisé par une multitude d'auteurs, mais toujours au détriment d'un autre niveau. Par exemple, les phytosociologues synusiaux (Gillet *et al.*, 1991) identifient la phytocénose comme une combinaison de synusies, à une échelle qui est en fait celle de la cellule paysagère et sans retenir le niveau de la communauté végétale. De même, les phytosociologues de l'école oberdorferienne ont, comme l'écrit Géhu (2006) « une conception large et régionale de l'association (...), contrairement à Tüxen qui décrivait des associations territoriales en étroite relation avec les conditions de milieu ». Cette conception large se situe dans beaucoup de cas à l'échelle des cellules paysagères. Enfin, dans un certain nombre de travaux de symphytosociologie, les unités dénommées séries

se révèlent être des fragments de séries, correspondant à des cellules paysagères. Dans cette ligne, Theurillat (1992) décrit explicitement les tesselas (c.-à-d. les séries) comme des unités homogènes quant à la structure de la végétation, au stade dynamique et à l'utilisation par l'humain ; la série telle qu'entendue ici correspond à la macrotessela chez Theurillat (1992).

En d'autres termes, si la série se définit par un biotope globalement homogène (climat, géologie et hydrologie principalement), dans lequel se produisent des processus de dynamique de la végétation, et que la communauté végétale se définit par une combinaison d'espèces très précise associée à un milieu très homogène et à un stade dynamique donné, il nous semble manquer un niveau intercalé entre la série et la communauté végétale. À ce niveau, celui de la cellule paysagère, les conditions globales de biotope sont homogènes et le stade dynamique est fixé, mais un ensemble de microvariations des conditions de milieu et des phénomènes dynamiques secondaires provoquent la cohabitation de plusieurs communautés végétales.

Par bien des aspects, cette échelle est en adéquation avec l'échelle de la gestion de la nature, qu'il s'agisse de gestion forestière, de gestion agricole ou de gestion conservatoire. On peut par exemple définir comme cellule paysagère une prairie, dans laquelle apparaîtraient non seulement la communauté végétale prairiale majoritaire, mais également une communauté végétale d'entrée de parcelle liée au piétinement, une communauté végétale de reposoir, une communauté végétale d'ourlet, ainsi que des communautés végétales liées à des milieux très ponctuels tels qu'une communauté de dalle rocheuse ou une communauté de microdépression. De même, une parcelle forestière accueillera non seulement la communauté végétale de peuplement forestier, mais également la communauté végétale de petite clairière, celle de sentier forestier, de mare forestière, etc. Comme nous l'avons déjà souligné (Catteau et Duhamel, 2010), cette échelle correspond à ce qui est pratiqué de longue date dans les cartographies de végétation, où les polygones regroupent presque systématiquement des mosaïques de végétations du type des cellules paysagères. Ce concept de cellules paysagères fournit donc un cadre théorique aux cartographies.

La surface minimale d'une cellule paysagère a été fixée à 5 000 m² par le guide méthodologique du programme CarHab (Millet *et al.*, 2017). Ceci est en bonne adéquation avec une conception de la cellule paysagère proche de l'échelle des unités de gestion. Par convention, il a également été fixé que la cellule paysagère peut intégrer 25 % d'hétérogénéité, c'est-à-dire 25 % de communautés végétales ne relevant *a priori* pas de la série ni du stade dynamique concernés. Ce seuil de 25 % doit être abordé avec une certaine souplesse, en favorisant l'homogénéité des phénomènes dynamiques et fonctionnels structurant l'unité paysagère, l'unité de gestion.

On remarquera que le terme « phytocénose » apparaît équivoque, puisqu'il est utilisé par certains dans le sens de « cellule paysagère », tandis que, pour les phytosociologues sigmatistes français, la phytocénose correspond au niveau des communautés végétales. Nous avons proposé (Catteau et Duhamel, 2010) d'utiliser le terme « microcénose » pour le niveau des communautés végétales, réservant alors le terme « phytocénose » au niveau des cellules paysagères. Mais cette terminologie n'a pas été retenue dans le cadre de CarHab et le terme « phytocénose » a été réservé au niveau des communautés végétales. Sans doute serait-il utile à l'avenir de retenir le terme « microcénose » pour le niveau des communautés végétales, opposé à niveau des cellules paysagères, et d'admettre que le terme phytocénose a une acception plus large, dont le niveau d'intégration est ambigu.

1.3/ Les niveaux d'intégration retenus

Compte tenu de cette adaptation, les niveaux d'intégration utilisés dans le cadre du programme CarHab sont :

- **phytocénose** : unité concrète de végétation, de composition floristique et de structure homogènes, exprimée dans une station d'écologie hautement homogène pour les différents paramètres du milieu. Cette unité peut être subdivisée en synusies, homogènes par leurs réponses stratégiques aux conditions de milieu ;
- **cellule paysagère** : unité de la phytosociologie paysagère définie par une composition phytocénotique parmi laquelle une ou plusieurs communautés végétales dominantes structurent la physionomie. La cellule paysagère correspond le plus souvent à une entité de gestion. Au sein d'une même série, les différentes cellules paysagères s'organisent le long d'un gradient dynamique ;
- **série** : unité de la phytosociologie paysagère regroupant des éléments de paysage susceptibles de se trouver dans des biotopes dont les caractéristiques globales (en particulier géologie et climat) sont similaires. Les éléments de paysage d'une même série s'inscrivent dans une succession végétale conditionnée par les phénomènes de dynamique de la végétation ;
- **géosérie** : unité de la phytosociologie paysagère regroupant une ou plusieurs séries, généralement organisées le long de gradients écologiques ou topographiques (le plus souvent, il s'agit du gradient d'humidité).

Le niveau synusial n'est pas utilisé dans le cadre de CarHab. Il existe des niveaux d'intégration plus larges que la géosérie, qui ne nous sont pas utiles ici.

Ainsi redéfinis, les niveaux d'intégration ont des propriétés spécifiques suivantes (puisque les niveaux sont intégrés, les propriétés sont cumulatives) :

- géosérie : homogénéité de conditions climatiques et géologiques ;
- série : homogénéité de potentialité climacique ;
- cellule paysagère : homogénéité de structure végétale dominante et de stade dynamique, conditionnées par un paramètre écologique unificateur (cf. § 3.2) ;
- phytocénose : homogénéité de structure verticale et horizontale et de composition floristique de la végétation, dues à la grande homogénéité des conditions de milieu (incluant les conditions de sol, d'ombrage, etc.) et de stade dynamique ;
- synusie : homogénéité de réponse adaptative aux conditions de milieu.

On distingue deux cas particuliers de séries :

- **permasérie** : série limitée à un seul stade dynamique ; il n'y a donc pas de succession. Ce type de série se rencontre dans les milieux très contraignants (milieux aquatiques, très secs, très oligotrophes, sursalés, pollués aux métaux lourds, très froids, etc.) ;
- **série dérivée** : série s'exprimant dans des biotopes modifiés à tel point que l'essentiel des stades de la série est différent de ceux liés au biotope initial (cf. § 2).

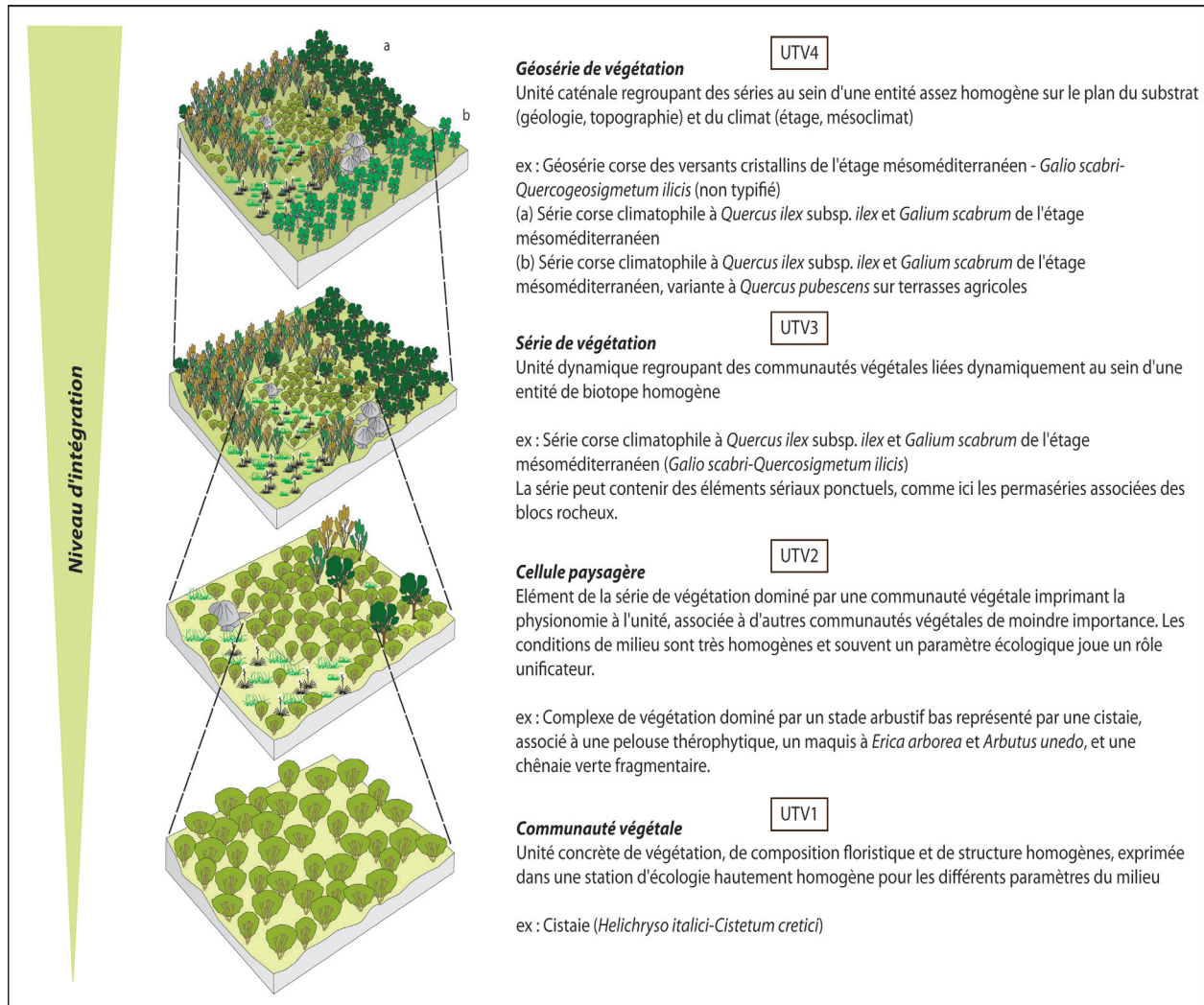


Figure 1. Représentation emboîtée des différents niveaux d'intégration utilisés dans le cadre du programme CarHab, d'après Lazare 2009, modifié. [in Millet *et al.*, 2017 ; *nota bene* : le niveau « phytocénose » indiqué dans le texte correspond au niveau « communauté végétale » du schéma]

2/ Catégories de cellule paysagère

2.1/ Définitions

Il est possible de dégager des catégories de cellules paysagères en fonction de la physionomie de la végétation dominante dans la cellule paysagère. D'une série à l'autre, chaque catégorie de cellules paysagères sera composée de combinaisons d'associations végétales différentes, bien qu'elle soit toujours dominée par une physionomie de végétation donnée. Nous détaillons ci-après les différentes catégories de cellules paysagères présentes dans le PNRSE (d'après Millet *et al.*, 2017, modifié).

Aquatique : cellule paysagère dont la physionomie est liée à la présence d'une lame d'eau libre plus ou moins colonisée par des végétations d'hydrophytes. Ces végétations aquatiques sont souvent associées à des végétations amphibies, généralement établies en ceinture de la pièce d'eau (ou parfois en îlots) et largement dépendantes d'elle.

Culturale : cellule paysagère dont la physionomie est imprimée par la présence de cultures herbacées (généralement annuelles), au sein desquelles la végétation adventice vivace et annuelle ainsi que la végétation bryophytique se développent de manière assez éparse. Les prairies artificielles intégrées à la rotation culturale font partie de cette catégorie de cellules paysagères.

Forestière : cellule paysagère à la physionomie liée à la présence de végétations forestières dont la strate arborescente est haute et dense, de telle manière que la flore herbacée du sous-bois, conditionnée par la faible luminosité et les autres paramètres du climat forestier, est très différente de la flore des milieux ouverts environnants. Les végétations associées (clairières, chemins, lisières internes, etc.) également conditionnées par le climat forestier, relèvent elles aussi de ce type de cellule. Des végétations à strate arborescente plus basse et plus claire peuvent être présentes, elles s'inscrivent en général dans la dynamique cyclique de cicatrisation de la forêt et leur sous-bois est peu différent de celui de la forêt fermée. Les clairières et coupes associées représentent moins de 25 %.

Remarque concernant la cartographie du PNRSE : dans ce programme, cette catégorie de cellule est dénommée « Cellule forestière fermée » afin d'indiquer sans ambiguïté la distinction vis-à-vis des cellules forestières pionnières.

Forestière pionnière : cellule paysagère à physionomie attachée à la présence de végétations dont la strate arborescente est moyennement haute (7 à 15 m environ) et peu dense, de telle manière que la flore herbacée du sous-bois et des milieux associés est peu différente de la flore des milieux ouverts parce que les conditions microclimatiques sont encore peu contraignantes. La flore herbacée du sous-bois est donc souvent composée d'espèces de friches et d'ourlets. Les espèces de la strate arborescente sont des espèces ligneuses pionnières aux bonnes capacités de dispersion et à la croissance rapide (*Betula*, *Salix*, *Populus*, *Pinus*, etc.). Comme la colonisation est récente et synchrone, la strate arborescente est équiennne et peu structurée.

Remarque concernant la cartographie du PNRSE : la cellule forestière pionnière ainsi définie par son organisation floristique (espèces de la strate arborescente pionnières, flore herbacée du sous-bois à caractère héli-

phile...) est indépendante de la cellule forestière fermée. Il est tout à fait possible qu'elle présente un caractère climatique dans des séries où la cellule forestière fermée ne peut pas (ou ne peut qu'au bout d'un temps infini...) se mettre en place. Dans ce programme, les forêts marécageuses dominées par les *Alnetea glutinosae* ont été considérées comme des cellules forestières pionnières. De même, les « forêts à bois blanc » (dominées par le *Salicion albae*) représentent finalement les cellules forestières pionnières des séries aboutissant à des forêts alluviales de l'*Alnion incanae*.

Plantation : cellule paysagère de ligneux plantés assez denses, de plus de cinq mètres de haut. La strate herbacée n'étant plus entretenue, elle a très souvent un faciès herbacé haut, sauf en fin de cycle où la végétation commence à présenter des affinités avec les formations forestières. (...) On pourra y trouver de petites clairières occupées par une végétation herbacée haute, des voies de communication, des fossés et des petits plans d'eau.

Remarque concernant la cartographie du PNRSE : la majorité des plantations se sont révélées avoir la même composition phytocénotique que les cellules de recolonisation de la même série. Néanmoins, nous avons conservé cette distinction afin de disposer de l'information sur les parcelles plantées de ligneux.

Prairiale : cellule paysagère dont la physionomie est attachée à la présence de végétations de prairies vivaces couvrant plus de 50 % de la surface. La cellule intègre également les végétations associées aux végétations prairiales dominantes : entrées de parcelles surpiétinées, reposoirs à bétail, végétations herbacées hautes, etc.

Remarque concernant la cartographie du PNRSE : catégorie de cellule imprécise, rendue nécessaire par les contraintes techniques de la télédétection, qui ne parvient pas toujours à distinguer cellules prairiales fauchées et cellules prairiales pâturées (voir à ces mots, ci-dessous). Les cellules prospectées ont fait l'objet d'une caractérisation plus fine.

Prairiale fauchée : cellule paysagère dont la physionomie est liée à la présence de végétations de prairies vivaces fauchées couvrant plus de 50 % de la surface. La fauche produit des paysages assez homogènes du point de vue phytocénotique, avec peu de végétations associées à la végétation prairiale *sensu stricto*. En fonction de l'intensité et de la régularité de la fauche, on pourra néanmoins trouver des végétations d'ourlets associées, liées à la déprise. Dans ces paysages fauchés, quelques parcelles peuvent héberger une végétation de prairie pâturée. Dans les entrées de parcelles, se trouvent quelques végétations de milieux piétinés.

Prairiale pâturée : cellule paysagère dont la physionomie est fixée par la présence de végétations de prairies vivaces pâturées couvrant plus de 50 % de la surface. Le pâturage produit des paysages hétérogènes à l'échelle parcellaire, avec des entrées de pâture hébergeant des végétations piétinées, des reposoirs à bétail dont la végétation est celle d'une friche nitrophile, des abreuvoirs aux végétations aquatiques et amphibies, des rochers, des fourrés ponctuels... Quelques parcelles peuvent héberger une végétation de prairie fauchée.

Recolonisation : cellule paysagère de physionomie mixte, associant des végétations herbacées hautes et des végétations arbustives associées à d'autres végétations (souvent des végétations de pelouses ou de prairies, des chaméphytaies, des éléments ponctuels de forêt pionnière...). Ce type de cellule paysagère est lié à une dynamique active, non contrainte par la gestion : herbages à l'abandon, coupes forestières en cours de recolonisation, colonisation spontanée de terrains minéraux, etc. Néanmoins, cette dynamique peut être assez lente, voire très lente (systèmes dunaires, roselières boisées).

Remarque concernant la cartographie du PNRSE : dans ce programme, nous n'avons pas individualisé les cellules arbustives et les cellules herbacées hautes (bien qu'elles soient prévues dans la méthodologie CarHab), considérant qu'elles n'avaient pas d'individualité vis-à-vis des cellules de recolonisation, dans la mesure où la combinaison de végétations est la même dans les trois types de cellules et où il n'existe guère de grande unité surfacique où la végétation arbustive domine à plus de 75 %. Il existe cependant des séries amphibies dont la dynamique est bloquée au stade herbacé haut et dans lesquelles il ne peut donc exister de végétation arbustive, mais il nous semble que cette situation n'est rien d'autre qu'un cas particulier de cellule de recolonisation.

Un certain nombre de types de cellules paysagères sont plus ou moins absents du territoire du PNRSE. Ce sont par exemple les cellules minérales peu végétalisées (présentes sur le territoire mais minoritaires et limitées aux zones urbanisées et aux terrils), les cellules pelousaires (sur ce territoire, les pelouses sont de petite surface et appartiennent à d'autres types de cellules), les vergers...

2.2/ Composition phytocénotique par catégorie de cellule

La composition phytocénotique de chaque cellule paysagère est décrite dans la typologie. Par comparaison des cellules paysagères de la même catégorie, il est possible de dégager une structure-type concernant la composition phytocénotique par catégorie de cellule. Il s'agit d'un structuralisme au sens où de Foucault (1984) l'a appliqué à la phytosociologie. Cette structure-type est décrite dans le tableau suivant par les classes qui la composent, afin d'augmenter l'universalité de ce structuralisme.

Aquatique	Végétations aquatiques enracinées (<i>Potametea pectinati</i> et <i>Charetea fragilis</i>) et libres (<i>Lemnetea minoris</i>)	Végétations amphibies de type roselière (<i>Phragmito australis-Magnocaricetea elatae</i>) et cressonnière (<i>Glycerio fluitantis-Nasturtietea officinalis</i>) Végétations annuelles des rives exondées (<i>Bidentetea tripartitae</i>)
Culturale	Plante cultivée Végétations commensales des cultures annuelles (<i>Stellarietea mediae</i>) et vivaces (<i>Agropyretalia intermedio-repentis</i>)	Végétations annuelles des substrats minéraux exondés (<i>Chenopodion rubri</i>) Friches annuelles nitrophiles (<i>Sisymbrietalia officinalis</i>)
Forestière fermée	Forêts de feuillus caducifoliés sur sol non marécageux (<i>Quercroboris-Fagetea sylvaticae</i>) Fourrés (<i>Rhamno catharticae-Prunetea spinosae</i>) Ourlets (selon la nature du sol, <i>Melampyro pratensis-Holcetea mollis</i> , <i>Gallio aparines-Urticetea dioicae</i> , <i>Filipendulo ulmaria Convulvuletea sepium</i> ou, rarement dans le PNRSE, <i>Trifolio medii-Geranietea sanguinei</i>)	Végétations annuelles des rives exondées eutrophes (<i>Bidentetea tripartitae</i>) ou plus oligotrophes (<i>Juncetea bufonii</i>) Végétations prairiales (<i>Arrhenatheretea elatioris</i>) Végétations vivaces des coupes forestières, herbacées (<i>Epilobietea angustifolii</i>) et arbustives (<i>Cytisetea scopario-striati</i>)

ALGOLOGIE MYCOLOGIE			
BRYOLOGIE LICHÉNLOGIE			
PTÉRIDOLOGIE			
PHANÉROGAMIE			
SORTIES SESSIONS			
PHYTOSOCIOLOGIE			
DIVERS			
HOMMAGES			
	Forestière pionnière en dynamique primaire	Forêts caducifoliées pionnières, mésophiles (<i>Betulo pendulae-Populetalia tremulae</i>) ou hygrophiles (<i>Salicetea purpureae</i>) Fourrés (<i>Rhamno catharticae-Prunetea spinosae</i>) et pré-fourrés (<i>Cytisetea scopario-striati</i>)	Friches à espèces bisannuelles et vivaces cespitueuses (<i>Artemisietea vulgaris</i>) Végétations pionnières rhizomateuses mésophiles (<i>Agropyretalia intermedii-repentis</i>) ou hygrophiles (<i>Filipendulo ulmariae-Convolvuletea sepium</i>) Friches à espèces annuelles nitrophiles (<i>Sisymbrietea officinalis</i>) ou plus oligotrophiles, acidiphiles (<i>Helianthemetea guttatae</i>) ou basiphiles (<i>Sedo albi-Scleranthetea biennis</i>)
	Forestière pionnière en dynamique secondaire Forêts de feuillus caducifoliés sur sol non marécageux (<i>Quercu roboris-Fagetea sylvaticae</i>)	Forêts caducifoliées pionnières, mésophiles (<i>Betulo pendulae-Populetalia tremulae</i>) Fourrés (<i>Rhamno catharticae-Prunetea spinosae</i>) Ourlets (selon la nature du sol, <i>Melampyro pratensis-Holcetea mollis</i> , <i>Galio aparines-Urticetea dioicae</i> , <i>Filipendulo ulmariae-Convolvuletea sepium</i> ou, rarement dans le PNRSE, <i>Trifolio medii-Geranietea sanguinei</i>)	Fourrés de recolonisation (<i>Rhamno catharticae-Prunetea spinosae</i>) Forêts de feuillus caducifoliés sur sol non marécageux (<i>Quercu roboris-Fagetea sylvaticae</i>)
	Forestière pionnière sur sol marécageux	Forêts et fourrés sur sol marécageux (<i>Alnetea glutinosae</i>) Végétations amphibies de type roselière (<i>Phragmito australis-Magnocaricetea elatae</i>)	Végétations aquatiques enracinées (<i>Potametea pectinati</i>) et libres (<i>Lemnetea minoris</i>) Végétations annuelles des rives exondées (<i>Bidentetea tripartitae</i>)
	Minérale peu végétalisée	Friches à espèces bisannuelles et vivaces cespitueuses (<i>Artemisietea vulgaris</i>). Friches à espèces annuelles nitrophiles (<i>Sisymbrietea officinalis</i>) ou plus oligotrophiles, acidiphiles (<i>Helianthemetea guttatae</i>) ou basiphiles (<i>Sedo albi-Scleranthetea biennis</i>)	Végétations pionnières rhizomateuses mésophiles (<i>Agropyretalia intermedii-repentis</i>)
	Prairie fauchée	Prairies de fauche mésophiles (<i>Arrhenatherion elatioris</i>), hygrophiles (<i>Bromion racemosi</i>) ou hydrophiles (<i>Oenanthion fistulosae</i>)	Ourlets mésophiles (<i>Galio aparines-Urticetea dioicae</i>), hygrophiles (<i>Filipendulo ulmariae-Convolvuletea sepium</i>) ou hydrophiles (<i>Phragmito australis-Magnocaricetea elatae</i>) Fourrés mésophiles à hygrophiles (<i>Rhamno catharticae-Prunetea spinosae</i>) ou hydrophiles (<i>Salicion cinereae</i>)
	Prairie pâturée	Prairies pâturées mésophiles (<i>Cynosurion cristati</i>) ou mésohygrophiles à hydrophiles (<i>Agrostietea stoloniferae</i>) Prairies piétinées mésophiles (<i>Lolio perennis-Plantaginion majoris</i>) ou hygrophiles à hydrophiles (<i>Potentillion anserinae</i>) et Végétations annuelles basses piétinées (<i>Polygono arenastri-Poetea annuae</i>) Refus de pâturage et reposoirs à bétail mésophiles à mésohygrophiles (<i>Aegopodion podagrariae</i> et <i>Arction lappae</i>) ou hygrophiles (<i>Convolvulion sepium</i>)	Ourlets mésophiles (<i>Galio aparines-Urticetea dioicae</i>), hygrophiles (<i>Filipendulo ulmariae-Convolvuletea sepium</i>) ou hydrophiles (<i>Phragmito australis-Magnocaricetea elatae</i>) Végétations annuelles des rives exondées (<i>Bidentetea tripartitae</i>) Fourrés mésophiles à hygrophiles (<i>Rhamno catharticae-Prunetea spinosae</i>) ou hydrophiles (<i>Salicion cinereae</i>)
	Recolonisation et plantation	Idem cellules forestières pionnières, avec une dominance des végétations vivaces herbacées et des fourrés et préfourrés, sous l'espèce plantée dans le cas des plantations.	
	Recolonisation et plantation, dans le cas des coupes des cellules forestières fermées	Végétations vivaces des coupes forestières (<i>Epilobietea angustifolii</i>) et préfourrés de recolonisation (<i>Cytisetea scopario-striati</i> ou <i>Franguletea alni</i>) Ourlets (selon la nature du sol, <i>Melampyro pratensis-Holcetea mollis</i> , <i>Galio aparines-Urticetea dioicae</i> , <i>Filipendulo ulmariae-Convolvuletea sepium</i> ou, rarement dans le PNRSE, <i>Trifolio medii-Geranietea sanguinei</i>)	Fourrés de recolonisation (<i>Rhamno catharticae-Prunetea spinosae</i>) Forêts de feuillus caducifoliés sur sol non marécageux (<i>Quercu roboris-Fagetea sylvaticae</i>)

Tableau 1. Composition phytocénétique des différentes catégories de cellules.

2.3/ Phytocénoses compagnes

La tolérance de 25 % d'hétérogénéité (cf. §) relève finalement d'une application aux cellules paysagères du concept d'orbite systémique (de Foucault, 1988), qu'on peut alors reformuler. Dans la transformation suivante :

$$\text{Cellule A} \xrightarrow{\text{Transformation}} \text{Cellule B}$$

On trouvera un invariant phytocénétique entre la cellule A et la cellule B : une partie des végétations de A se retrouvera en B. À ce propos, Duvigneaud (cité in de Foucault, 1988) indique « toute association compte dans son cortège floristique le groupe sociologique caractéristique de l'association qui la précède et celui de celle qui la suit dans la série évolutive à laquelle il appartient ». Ce qui peut être adapté de la manière suivante : toute cellule paysagère compte dans son cortège phytocénétique des végétations de la cellule paysagère qui la précède et des végétations de celle qui la suit dans la série à laquelle elle appartient. Les invariants de la cellule paysagère qui précède peuvent être appelés **rémanents**, tandis que ceux de la cellule qui suit peuvent être nommés **précurseurs**. La cellule paysagère peut également compter des phytocénoses de la série relevant d'un niveau topographique supérieur et de

celle relevant d'un niveau topographique inférieur. Parmi les autres éléments systémiques fréquemment présents dans la composition phytocénotique d'une cellule, citons enfin les invariants révélant une dynamique d'eutrophisation (cf. § 4.2).

Ces phytocénoses ne peuvent pas être des éléments caractéristiques de la cellule paysagère considérée, puisqu'ils relèvent d'un autre stade dynamique ou d'une autre série. Mais elles peuvent en être des éléments différentiels vis-à-vis d'autres cellules. D'une manière générale, il semble opportun de les qualifier de phytocénoses compagnes, à la manière des espèces d'un syntaxon.

3/ Dynamique des cellules paysagères

3.1/ Place des cellules paysagères dans les dynamiques primaires et secondaires

Ce niveau d'intégration des cellules paysagères étant défini, il est possible de reformuler la dynamique végétale sur une base proche de celle de Julve et Vitte (2019).

Série primaire : série amorcée à partir d'un substrat minéral neuf qui n'a pas antérieurement hébergé d'écosystèmes. Le parcours de cette série primaire progressive (succession autogène : succession végétale due à la modification des conditions de biotope par la végétation elle-même) s'accompagne de la création et de l'approfondissement d'un sol, avec structuration d'horizons spécifiques.

Série secondaire : série initiée à partir du défrichement d'une végétation forestière climacique. L'enchaînement de ces stades s'effectue sur l'épaisseur du sol forestier original, modifié par les usages agricoles et les modifications microclimatiques.

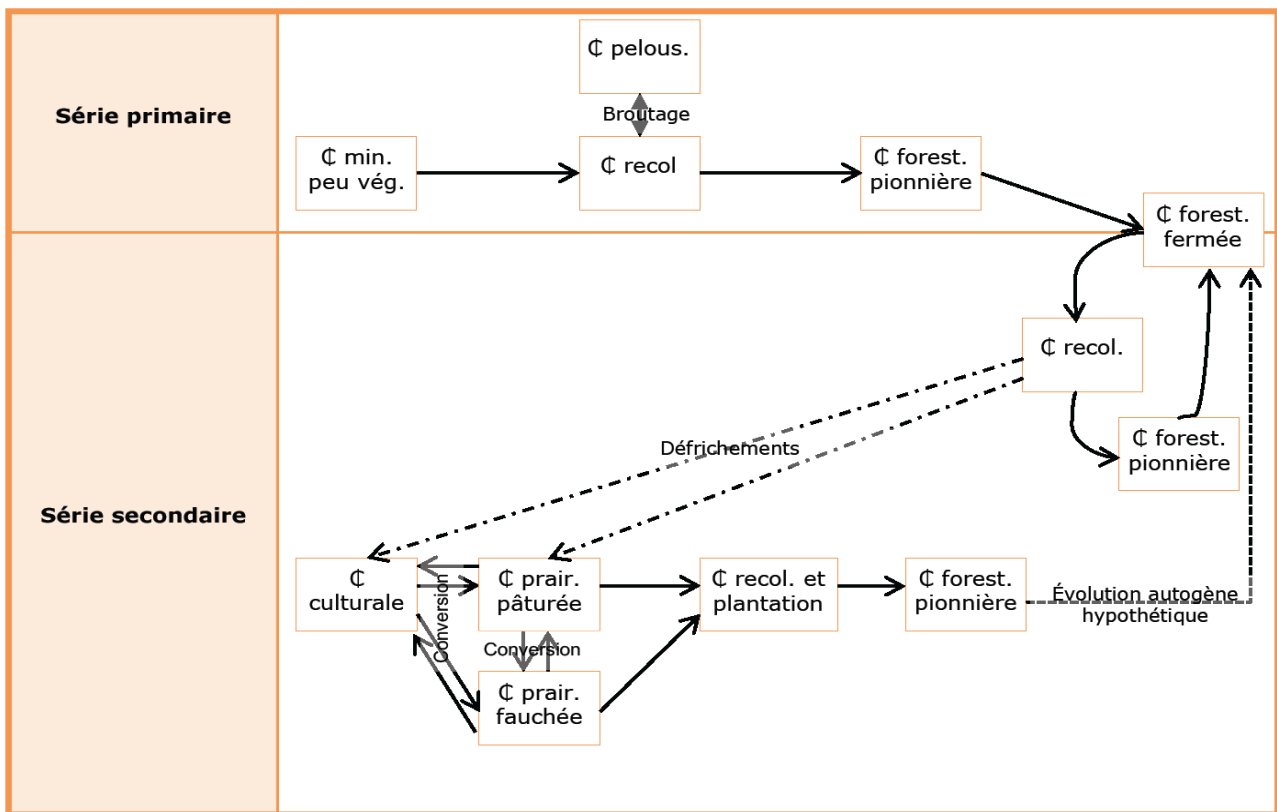


Figure 2. Successions dynamiques des cellules paysagères, sur le territoire du PNRSE.

Seules les relations les plus fréquentes sont indiquées dans le schéma.

- sauf indication contraire, succession autogène, souvent en l'absence de gestion
- ↔ relation de juxtaposition, liée à un équilibre instable
- ↪ succession dans le cadre d'une dynamique cyclique de cicatrisation

3.2/Cellules paysagères et paramètre écologique unificateur

Catégorie de cellule	Paramètre écologique unificateur	Traits de réponse (adaptation fonctionnelle des plantes)
Aquatique	Présence d'une lame d'eau	Perte des tissus de soutien, absence de cuticule, réduction des tissus vasculaires
Herbacée haute (amphibie)	Engorgement prolongé du sol	Parenchyme lacuneux aérifère ou aërenchyme, permettant l'échange de gaz tels que l'oxygène et l'éthylène entre les parties de la plante situées au-dessus et en dessous de l'eau.

Minérale peu végétalisée	Substrat nu, non colonisé par les plantes	Stratégie pionnière (R de Grime, r de MacArthur et Wilson) avec allocation de ressources (<i>trade-off</i>) orientée vers la production de grandes quantités de graines, au détriment de la durée de vie de l'individu : plantes annuelles.
Culturale	Perturbations par l'agriculture : labour, usage d'herbicides, concurrence par la plante cultivée, récolte	Stratégie pionnière (R de Grime, r de MacArthur et Wilson) (cf. ci-dessus) Plantes vivaces rhizomateuses dont les clones résistent partiellement aux perturbations et dont les rhizomes leur donnent de grandes capacités de colonisation entre les perturbations.
	Enrichissement en nutriments par les engrais	Plantes « dispenseuses » : plantes dénuées de traits fonctionnels orientés vers l'économie des ressources, plantes à forte productivité.
	Sélection passive : par le simple fait de semer puis de récolter certaines plantes, l'Humain exerce une pression évolutive, à la fois sur la plante cultivée et sur les commensales.	Perte de dormance : les individus qui conserveraient une certaine dormance prendraient un retard au développement tout à fait rédhibitoire ; Suppression des mécanismes de dispersion : les semences sont récoltées sur la plante ; par conséquent, les plantes gardant le mieux les semences sur le pied mère voient leur génome favorisé statistiquement par la quantité de semences récoltées. Au contraire, si les semences récoltées sont triées avant le re-semis des plantes cultivées, les plantes adventices dispersant leurs semences avant les plantes cultivées sont favorisées. etc.
Prairie fauchée et prairie pâturée	Enrichissement en nutriments par les engrais et bonne stabilité (perturbations faibles)	Compétition forte favorisant les espèces compétitrices (C de Grime, K de MacArthur et Wilson) : plantes vivaces à forte productivité.
	Fauche annuelle printanière ou bisannuelle des végétaux à quelques centimètres au-dessus du sol ; pâturage prolongé par le bétail	Végétaux « contraints » à se développer au ras du sol (hémicryptophytes et géophytes, dont les méristèmes sont situés sous la hauteur de fauche ou sous la hauteur de pâturage), avec une multiplication végétative au ras du sol (rhizomes, stolons, tallage).
Recolonisation, plantation et forestière pionnière	Dynamique végétale autogène, avec peu de freins à l'évolution de la végétation vers le climat. Dans le cas de biotopes contraignants, l'évolution sera plus lente (de Foucault, 2014), mais elle n'est pas bloquée.	Développement de traits fonctionnels relevant de la stratégie C de Grime : développement en hauteur, ramification, grandes feuilles, plantes cespiteuses... Hémicryptophytes érigées, phanérophtes arbustives puis arborescentes
Forestière fermée	Différenciation d'un phytoclimat forestier en sous-bois (Decocq, 1997) par modification de divers paramètres climatiques : en particulier faible luminosité, mais également faible amplitude thermique annuelle et nycthémerale, humidité atmosphérique élevée, vent faible...	Stratégie d'évitement de la faible luminosité chez les géophytes vernaies qui se développent avant le débourrement des feuilles ; stratégie de tolérance à la faible luminosité des espèces estivales et en particulier des fougères forestières. Peu d'adaptation à la sécheresse : feuilles peu cuticulées, à rapport surface/volume élevé. Peu d'espèces anémochores.

Tableau 2. Paramètres écologiques unificateurs et réponse des plantes par catégorie de cellule paysagère.

On notera que les cellules paysagères, bien qu'elles soient constituées de plusieurs végétations, sont en règle générale dominées par l'une de ces végétations. On pourrait même dire qu'une communauté végétale structurante conditionne les autres communautés végétales, ce qui est finalement une adaptation du concept de communautés « conditionnées » d'Anseau et Grandtner (1990).

La communauté dominante réagit à un paramètre écologique unificateur, qui est le paramètre écologique prépondérant dans le biotope occupé par la cellule paysagère. Il s'agit en règle générale d'un paramètre contraignant pour la vie végétale, auquel les plantes sont forcées de s'adapter par leurs traits biologiques fonctionnels. Dans certains cas, la communauté dominante influence elle-même, en retour, le paramètre écologique unificateur (notion systémique de *feedback* ou rétroaction). Par exemple, en prairie pâturée, le paramètre écologique unificateur est le pâturage, les plantes de la communauté prairiale présentent des adaptations fonctionnelles à ce pâturage ; or, la qualité nutritionnelle de la végétation herbacée prairiale encourage, en retour, sa consommation par le bétail. Dans la dynamique des cellules paysagères présentée dans le Figure 2. Successions dynamiques des cellules paysagères, sur le territoire du PNRSE., ce qui provoque le passage d'une cellule paysagère à une autre est le changement du paramètre écologique unificateur.

Synusie unificatrice ou paramètre écologique unificateur ?

L'idée de paramètre écologique unificateur est une adaptation de la formulation de « synusie unificatrice » de Gillet (1981 in Gillet et al., 1991) : « Synusie végétale, constituée d'espèces à pouvoir concurrentiel élevé, responsable de l'unité structurelle (par sa dominance) et/ou fonctionnelle (par la création d'un milieu endogène) » de l'espace occupé par une cellule paysagère. Un des exemples cités est la « synusie arborescente d'une forêt », mais finalement, c'est moins la synusie arborescente de la forêt qui est unificatrice que l'ombre qu'elle génère.

3.3/ Dynamique de cicatrisation

Parmi les végétations secondaires d'une cellule, certaines révèlent une dynamique de cicatrisation. Dans la dynamique de cicatrisation, la végétation en place est détruite, mais les paramètres du biotope ne changent pas significativement, et une végétation

transitoire s’installe. C’est le cinquième type de dynamique cité par Julve et Vitte (2019), qui indiquent qu’elles « peuvent s’opérer à chaque stade sans en altérer le caractère, lors d’une perturbation mineure (chablis en forêt ou surpiétinement localisé en prairie, par exemple) ». C’est notamment la raison de la présence des végétations des *Polygono arenastri-Poetea annuae* en prairie.

En forêt, la cicatrisation se fait à l’échelle des éco-unités (*sensu* Oldeman, 1990) qui ont en forêt non gérée une surface correspondant au diamètre de un à quelques grands arbres. Les compositions floristiques des végétations herbacées puis arbustives de recolonisation sont assez peu différentes de celles des strates herbacées et arbustives de la forêt. En forêt gérée – et particulièrement en futaie équienne –, la surface des cicatrisations est beaucoup plus importante. Par conséquent, le phytoclimat forestier s’efface, l’humus forestier est minéralisé (changement des paramètres du biotope) et la composition forestière des végétations herbacées puis arbustives de recolonisation se différencie assez nettement de la composition forestière de la forêt. Pour ces raisons (surface, originalité floristique, changement des paramètres du biotope), il est nécessaire d’individualiser dans ce cas la cicatrisation sous la forme d’une cellule à part entière. Il est donc légitime de se demander si les syntaxons des coupes forestières (en particulier ceux des végétations herbacées des *Epilobietea angustifolii*) existeraient en Europe tempérée en l’absence de gestion forestière. Peut-être seraient-elles limitées aux grandes clairières dues à de fortes tempêtes, si tant est qu’une tempête puisse anéantir un boisement pluristratifié et diversifié.

3.4/ Cellules paysagères et permaséries

Il faut noter que les cicatrisations sont présentes dans l’essentiel des cellules (toutes ?), y compris dans les permaséries. Par exemple, au sein des séries aquatiques, il existe des relations de cicatrisation entre les végétations enracinées vivaces (à grandes hydrophytes telles que les potamots à feuilles larges, les myriophylles et les nénuphars) et les végétations enracinées pionnières (à potamots à feuilles étroites en particulier). Ces successions se font sans modification significative des paramètres du biotope, il s’agit donc bien de dynamique de cicatrisation. Par conséquent, la permasérie n’est pas une « série de végétation à un seul stade mature constituant une communauté vivace permanente » (Millet *et al.*, 2017). Elle doit être redéfinie : série de végétation limitée à un seul stade correspondant à une cellule paysagère au sein de laquelle existent des phénomènes dynamiques de cicatrisation. Le concept ainsi défini englobe celui de thérosérie qui est finalement une permasérie limitée à une cellule minérale peu végétalisée dont la végétation dominante est une végétation thérophytique.

Remarque : au sein des cellules pelousaires existe une dynamique interne assez intense impliquant communautés phanérogamiques et communautés bryophytiques (Bardat *et al.*, 2012), même lorsque ces cellules pelousaires sont permasérielles (végétations des falaises aérohalines par exemple).

4/ Approche sériale de la systémique des végétations

Les relations dynamiques et topographiques (c.-à-d. systémiques) des végétations peuvent être envisagées à divers niveaux d’intégration. Dans le paragraphe précédent, certaines relations ont été envisagées au niveau des cellules paysagères. Dans ce paragraphe, les relations systémiques seront abordées au niveau sérial. Rappelons que la série est l’unité regroupant des cellules paysagères reliées par des liens dynamiques de nature primaire ou secondaire, au sein d’une entité de biotope homogène.

4.1/ Dérive sériale

Comme le soulignent Julve et Vitte (2019), les évolutions de la végétation les plus fréquentes, qui sont les évolutions dynamiques au sein de la série, s’effectuent à conditions écologiques globalement similaires (climat local, humidité, nature de la roche-mère, etc.). Les séries devraient donc être isolées les unes des autres.

Pourtant, il est possible d’observer des évolutions de la végétation d’une série à l’autre. Nous proposons l’expression de « dérive sériale » pour désigner ce phénomène de remplacement d’une cellule paysagère donnée par une cellule paysagère de même catégorie mais appartenant à une série différente.

C’est le cas par exemple du processus de comblement (Figure 3 et Tableau 3) d’un petit plan d’eau avec déplacement vers le centre des ceintures de végétation (Julve et Vitte, 2019). On notera que le drainage provoque un processus analogue d’assèchement.

Dynamique et processus

Nous proposons de désigner sous le terme de « processus » de tels phénomènes d’évolution de la végétation d’une série à l’autre, afin de réserver le terme de « dynamique » aux phénomènes d’évolution de la végétation à l’intérieur d’une série (dynamique primaire et secondaire).

De même, nous proposons d’utiliser le terme « d’étape » pour évoquer les périodes successives de ces processus, afin de réserver le terme « stade » aux périodes successives de la dynamique.

Étape 1	Étape 2	Étape 3	Étape 4
Hydrophile	Hydrophile	Hydrophile	Hydrophile
Amphibie exondable	Hydrophile	Hydrophile	Hydrophile
Amphibie permanent	Amphibie exondable	Hydrophile	Hydrophile
Aquatique superficiel	Amphibie permanent	Amphibie exondable	Hydrophile

Tableau 3. Nombre de ceintures d’un plan d’eau et niveau d’humidité de chacune d’elles aux différentes étapes d’une dynamique de comblement.

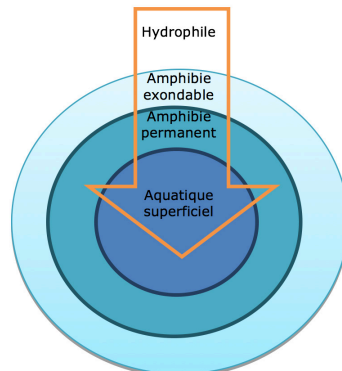


Figure 3. Dynamique centripète des végétations dans le cadre d’une dynamique de comblement.

Il faut noter que la sureutrophisation peut affecter l'ensemble de la série, à l'occasion d'une pollution de l'eau de la nappe, mais ce cas ne peut se produire que pour les végétations de zones humides.

Lorsque la sureutrophisation est liée directement à l'activité agricole, elle se produit au niveau des cellules paysagères agricoles (culture et prairies), pour s'étendre ensuite aux autres cellules en cas d'abandon de l'activité agricole (Figure 4). Comme cette sureutrophisation agricole est relativement récente (deuxième moitié du xx^e siècle), elle n'a pas encore eu le temps d'affecter les cellules forestières fermées.

Par conséquent, les séries dérivées issues de la sureutrophisation agricole sont tronquées au niveau de la cellule forestière fermée, et nous ne sommes pas encore en situation d'indiquer si la forêt postérieure dérivée du processus de sureutrophisation est différente de la forêt initiale.

On notera que le drainage d'une tourbière provoque à la fois une dérive sériale par assèchement et une dérive sériale par sureutrophisation. En effet, lorsqu'une tourbière est suffisamment drainée pour qu'une partie significative de la tourbe soit asséchée, celle-ci subit une minéralisation qui libère une quantité telle de nutriments que les séries se développant sur ce nouveau biotope ne sont pas celles attendues. C'est ce double processus qui a fait la fortune des maraîchers de l'Audomarois comme de ceux des hortillonnages d'Amiens : la tourbe minéralisée constitue un substrat parfait pour les cultures légumières (« maraîchage » vient de « marais »...).

Conclusion

Le niveau d'intégration de la cellule paysagère, intermédiaire entre celui de la phytocénose et celui de la série, se révèle particulièrement pertinent dans l'analyse des phénomènes systémiques. Il apparaît que la cellule paysagère est liée à un paramètre écologique unificateur (qui est une révision du concept de synusie unificatrice) et qu'il est possible d'associer à chaque type de cellule des traits de réponse de la végétation. La cellule paysagère permet également de réviser l'approche des phénomènes dynamiques et en particulier de la dynamique de cicatrization. Elle permet également de redéfinir les permaséries. Enfin, les travaux réalisés sur le PNRSE ont permis de mettre en évidence l'apparition, en contexte de sureutrophisation agricole, de séries dérivées. Une telle diversité d'implications d'un concept aussi récent en démontre toute la fertilité heuristique. Elle encourage à pousser plus avant les investigations symphytosociologiques ainsi renouvelées.

Remerciements

Ils s'adressent à Emmanuel Cléré, Raphaël Coulombel, Aurélie Dardillac, Rémi François, William Gelez, Geoffroy Villejoubert, du Conservatoire botanique national de Bailleul, qui ont accepté de relire le manuscrit de cet article.

Bibliographie

- Anseau C. & Grandtner M. M., 1990 - Symphytosociologie du paysage végétal. *Phytocoenologia* **XIX** (1) : 109-122.
- Bardat J., Boulet V. & Hugonnot V., 2012 - La place des bryophytes dans la synsystème des végétations vasculaires. 1 - La problématique. Communication inédite au *Colloque de Saint-Mandé 2012 : Prodrôme et cartographie des végétations de France*.
- Catteau E., 2016 - *Analyse synthétique du patrimoine phytocénotique du territoire du Parc naturel régional Scarpe-Escaut*. Centre régional de phytosociologie agréé Conservatoire botanique national de Bailleul, pour le Parc naturel régional Scarpe-Escaut, 118 p. + annexes.
- Catteau E., Blondel Ch., Delplanque S., Gelez W., Thévenin P. & Toussaint B., 2015 - *Atlas communal des végétations du territoire du Parc naturel régional Scarpe-Escaut*. Centre régional de phytosociologie / Conservatoire botanique national de Bailleul, programme soutenu par l'Europe (Fonds européen de développement régional), 38 p. + annexes.
- Catteau E. & Duhamel F., 2010 - Phytosociologie dans le Nord - Pas-de-Calais : des synthèses pour structurer la connaissance, structurer la connaissance pour la transmettre. *Rev. Forest. Franç.* **LXII** (3-4) : 323-330.
- Catteau E., François R., Prey Th. & Farvacques C., 2017 - Analyse d'un système de végétations menacées : les tourbières neutro-alkalines du nord-ouest de la France.. *Doc. Phytosoc.* série 3, **6** (Actes du Colloque de Saint-Mandé 2012 : Prodrôme et cartographie des végétations de France) : 276-312.
- Catteau E. & Villejoubert G., 2017 - *Inventaire et cartographie des végétations – Expérimentation de la méthodologie CarHab dans le Parc naturel régional Scarpe-Escaut*. Centre régional de phytosociologie agréé Conservatoire botanique national de Bailleul, avec le soutien financier du ministère de la Transition écologique et de l'Agence de l'eau Artois-Picardie, 72 p. + annexes.
- Decocq G., 1997. - *Contribution à l'étude phytosociologique de l'actuelle Theoracia sylvia (Thiérache, Aisne, France). Essai d'analyse systématique des phénomènes phytodynamiques*. Thèse pour l'obtention du Doctorat en sciences pharmaceutiques soutenue le 19 décembre 1997, Université du Droit et de la Santé de Lille, Faculté des sciences pharmaceutiques et biologiques, Université de Picardie Jules Verne, Faculté de Pharmacie, 442 p.
- Duhayon G. & Goubet P., 2017 - Diagnostic fonctionnel du complexe tourbeux de la Réserve naturelle régionale de la tourbière de Vred (Nord). *Bourgogne Nature* **26** : 162-167.
- Foucault B. (de), 1988 - Les végétations herbacées basses amphibies : systémique, structuralisme, synsystème. *Diss. Bot.* **121** : 1-150.
- Foucault B. (de), 2014 - Un modèle énergétique pour la dynamique de la végétation. *Acta Bot. Gallica: Botany Letters* 2014 : 429-439.
- Géhu J.-M., 2006 - *Dictionnaire de sociologie et synécologie végétales*. Édition J. Cramer, Berlin, Stuttgart, 899 p.
- Gillet F., Foucault, B. (de) & Julve Ph., 1991 - La phytosociologie synusiale intégrée : objets et concepts. *Candollea* **46** : 315-340.
- Julve Ph. & Vitte M., 2019 - Des synusies aux terroirs : un modèle dynamique et des échelles spatiales. *Doc. Phytosoc.*, série 3, **9** (Actes du Colloque international 1973-2014 : La phytosociologie paysagère. Des concepts aux applications, 23-25 septembre 2014, Université de Bretagne occidentale, Brest) : 46-56.
- Millet J., Just A. & Choisnet G. (coord.), 2017 - *Guide méthodologique du programme de cartographie nationale des végétations (CarHab)*. Version du 31 mars 2017, 94 p. + annexes.
- Oldeman R.A.A., 1990 - *Forests: elements of silvology*. Springer Verlag, Berlin.
- Theurillat J.-P., 1992 - Étude et cartographie du paysage végétal (symphytoécologie) dans la région d'Aletsch (Valais, Suisse). *Matér. Levé Géobot. Suisse* **68** : 1-384 + cartes et tableaux.