

UNIVERSITÉ PARIS XIII – SORBONNE PARIS NORD

École doctorale Érasme

Dynamique spatio-temporelle de la limite supérieure de la forêt dans la partie orientale des Pyrénées françaises : le rôle de l'anthropisation et des changements climatiques

Spatio-temporal dynamics of the upper forest limit in the eastern part of the French Pyrenees: the role of anthropization and climate change

THÈSE DE DOCTORAT

présentée par

Déborah BIRRE

Laboratoire Pléiade

pour l'obtention du grade de DOCTEUR EN GÉOGRAPHIE

Soutenue le 5 juin 2024 devant le jury d'examen constitué de :

Céline CLAUZEL, PU Université Panthéon-Sorbonne, Présidente du jury

Paule-Annick DAVOINE, PU Université Grenoble-Alpes, Rapportrice

Dennis FOX, PU Université de Nice, Rapporteur

Johan MILIAN, MCF Université de Paris 8, Examineur

Sandra LUQUE, DR INRAE, Examinatrice

Daniel DELAHAYE, PU Université de Caen, Examineur

Frédéric ALEXANDRE, PU Emérite Université Sorbonne Paris Nord, Directeur de thèse

Thierry FEUILLET, PU Université de Caen, Directeur de thèse

Table des matières

Remerciements	7
Résumé	11
Abstract	12
Introduction générale	13
La limite supérieure de la forêt au cœur de multiples enjeux	13
Un premier enjeu scientifique : la détermination de la part du climat dans la dynamique de la limite supérieure de la forêt.....	14
Un espace convoité : la partie orientale des Pyrénées françaises en exemple..	15
Le rôle variable du climat en fonction des échelles d'analyse : hypothèse centrale de la thèse	17
Spatialisation du phénomène et emboîtement des échelles : une démarche de géographe	18
L'emboîtement des échelles d'analyses pour une compréhension fine des processus.....	19
Plan suivi.....	20
Partie 1 : La limite supérieure de la forêt dans la partie orientale des Pyrénées : confrontation d'une théorie générale à un cas concret	21
Introduction de la partie 1	21
Chapitre 1 - La limite supérieure de la forêt, un objet mobile.....	25
Introduction du chapitre 1.....	25
1.1 Position théorique de la limite supérieure de la forêt.....	26
1.1.1 La limite supérieure de la forêt : une discontinuité paysagère majeure	28
1.1.2 La décroissance des températures avec l'altitude : déterminant spatial de la treeline climatique à l'échelle mondiale.....	36
1.2 Description de l'ATE et de sa dynamique.....	44
1.2.1 L'évolution altitudinale de l'ATE.....	45
1.2.2 Les différentes formes de l'ATE.....	48
1.3 Causes écologiques et anthropiques de la dynamique de l'ATE.....	53
1.3.1 Les processus écologiques et biologiques sous-jacents.....	56
1.3.2 Autres éléments du forçage climatique.....	61
1.3.3 Le forçage anthropique : emprise et déprise des sociétés rurales.....	68
1.3.4 Les conditions stationnelles.....	76
Conclusion du chapitre 1.....	88

Chapitre 2 – L'étage subalpin dans la partie orientale des Pyrénées : une forêt aux influences méditerranéennes largement façonnée par l'activité humaine...	90
.....	90
Introduction du chapitre 2.....	90
2.1 La partie orientale des Pyrénées : cadre géographique.....	91
2.1.1 Contexte physique.....	92
2.1.2 Contexte climatique.....	96
2.1.3 Présentation des principaux massifs.....	100
2.2 La limite supérieure théorique de la forêt dans la partie orientale des Pyrénées.....	115
2.2.1 Modèle pyrénéen de l'étagement et position théorique de la limite supérieure de la forêt.....	116
2.2.2 Le pin à crochet (<i>Pinus uncinata</i>), espèce emblématique de l'étage subalpin.....	122
Conclusion du chapitre 2.....	133
 Chapitre 3 – Une emprise anthropique marquée jusqu'au XIXe siècle.....	134
Introduction du chapitre 3.....	134
3.1 Une structuration ancienne de l'espace forestier par le pastoralisme et la métallurgie jusqu'au XIXe siècle : la mosaïque des vallées.....	137
3.1.1 Le pays de Foix Haute Ariège.....	137
3.1.2 Le Couserans, un territoire aux pentes abruptes déboisées pour les parcours de transhumance du Valier, du Maubermé et de Rouch Certescans..	144
3.1.3 Le Conflent.....	149
3.1.4 La Cerdagne et le Capcir.....	153
3.2 Les forêts montagnardes des Pyrénées orientales aujourd'hui.....	158
3.2.1 Configuration récente de la limite supérieure de la forêt.....	160
3.2.2 Le pastoralisme et la gestion forestière.....	168
3.2.3 Les activités touristiques au niveau de la limite supérieure forestière.....	171
3.2.4 Maillage des aires protégées.....	174
Conclusion du chapitre 3.....	189
 Chapitre 4 - Approche multiscalaire de la dynamique spatio-temporelle de la limite supérieure de la forêt : choix méthodologiques.....	190
Introduction du chapitre 4.....	190
4.1 Choix du cadre temporel.....	192
4.1.1 L'inertie liée à la colonisation de la forêt.....	192
4.1.2 Le contexte : le changement climatique contemporain et les trajectoires socio-économiques historiques.....	195
4.1.3 Les données mobilisables pour la connaissance de l'état de la forêt sur la plage temporelle.....	198
4.2 L'approche multiscalaire.....	198
4.2.1. Délimitation précise de l'objet étudié.....	199

4.2.2 Organisation et méthodologie générale de la thèse.....	201
Conclusion du chapitre 4.....	208
Conclusion de la première partie.....	209
Partie 2 : Quantification et analyse de la dynamique de la limite supérieure de la forêt..	210
Introduction de la partie 2.....	210
Chapitre 5 - Quantification de la dynamique de la limite supérieure de la forêt à l'échelle régionale.....	211
Introduction du chapitre 5.....	211
5.1 Matériel et méthodes.....	214
5.1.1 Dispositif méthodologique.....	216
5.1.2 Quantification de la dynamique de l'ATE.....	220
5.1.3 Analyse de la relation entre les dynamiques quantifiées.....	227
5.2 Résultats.....	227
5.2.1 Statistiques descriptives.....	227
5.2.2 Résultats pour le changement de forme.....	228
5.3 Discussion méthodologique.....	241
5.3.1 Intérêt de la méthode suivie.....	241
5.3.2 Les difficultés d'identification des petits arbres.....	243
5.3.3 Une méthode répliquable et transposable.....	245
5.3.4 Diversité des processus de recolonisation forestière.....	246
5.3.5 Discussion sur la prédictibilité du modèle.....	247
Conclusion du chapitre 5.....	249
Chapitre 6 - Analyse des facteurs déterminants de la dynamique de la limite supérieure de la forêt à l'échelle régionale.....	251
Introduction du chapitre 6.....	251
6.1 Matériels et méthodes.....	255
6.1.1 Acquisition des données.....	255
6.1.2 Quantification des facteurs potentiels.....	256
6.1.3 Sélection des indicateurs de la dynamique pour les analyses.....	262
6.1.4 Analyses statistiques.....	262
6.2 Résultats.....	264
6.2.1 Hiérarchisation moyenne des effets des facteurs sur les indicateurs de la dynamique.....	264
6.2.2 Analyse des effets des facteurs potentiels par sous-régions.....	269
6.3 Discussion.....	282
6.3.1 Une hiérarchisation moyenne qui révèle la sensibilité différentielle des indicateurs de la dynamique aux facteurs testés.....	282
6.3.2 L'importance des conditions de sites.....	283

Conclusion du chapitre 6.....	288
Chapitre 7 - La variété à l'échelle locale de la dynamique de la limite supérieure de la forêt.....	289
Introduction du chapitre 7.....	289
7.1 Matériels et méthodes.....	290
7.1.1 Variables dépendantes.....	294
7.1.2 Variables explicatives : protocole suivi pour les relevés de terrain.....	294
7.2 Résultats.....	304
7.2.1 Statistiques descriptives du jeu de données comprenant les 29 parcelles inventoriées.....	304
7.2.2 Régressions PLS (<i>Partial Least Squares</i>).....	309
7.3 Discussion.....	317
7.3.1 Des indicateurs de la dynamique et des échelles d'analyses complémentaires.....	317
7.3.2 Spécificités et similarités des indicateurs de la dynamique.....	319
7.3.3 Limites et perspectives.....	321
Conclusion du chapitre 7.....	323
 Conclusion de la Partie 2.....	 324
 Partie 3 : Discussion générale et perspectives.....	 326
 Introduction de la partie 3.....	 326
 Chapitre 8 - Redéfinition des étages de végétation dans les Pyrénées : une altitude générale basse de la limite supérieure de la forêt et une dynamique complexe et multiscalaire.....	 327
Introduction du chapitre 8.....	327
8.1 La limite supérieure forestière se situe principalement dans l'étage montagnard.....	328
8.1.1 Une limite profondément affectée par l'Homme : l'absence de treeline climatique.....	328
8.1.2 Un décalage altitudinal spatialement variable.....	330
8.2 Un fonctionnement multiscalaire et complexe.....	331
8.2.1 Une dynamique complexe.....	331
8.2.2 Une dynamique multiscalaire.....	335
Conclusion du chapitre 8.....	337
 Chapitre 9 - Perspectives spatio-temporelles, méthodologiques et thématiques.....	 338
Introduction du chapitre 9.....	338
9.1 Élargissement géographique et temporel.....	339
9.1.1 Élargissement géographique.....	339

9.1.2 Utilisation de données temporelles intermédiaires par la géomatique pour prendre en compte la non-linéarité des processus.....	342
9.2 Élargissement méthodologique.....	344
9.2.1 Les données LIDAR : une acquisition globale de la structure du couvert arboré.....	346
9.2.2 Enrichissement du protocole d'inventaires.....	347
9.2.3 <i>Cross-scale interactions</i>	349
9.3 Élargissement thématique.....	351
9.3.1 Enjeux écologiques.....	352
9.3.2 Enjeux socio-économiques.....	356
Conclusion du chapitre 9.....	362
Conclusion de la Partie 3.....	364
Conclusion générale.....	36
Le poids variable des changements climatiques et des pratiques anthropiques selon les contextes microrégionaux et locaux : problématique de la thèse.....	366
Dynamique de la limite supérieure de la forêt : de sa conceptualisation à son analyse multiscalaire.....	366
Synthèse des forçages impliqués dans la dynamique de la limite supérieure forestière et construction d'une méthodologie d'analyse basée sur l'emboîtement des échelles.....	366
Quantification et modélisation de la dynamique de la limite forestière : de la géomatique aux relevés de terrain.....	368
Le rôle nuancé du climat et perspectives d'élargissements dans l'étude de la dynamique de la limite supérieure forestière.....	369
Une limite forestière basse dont la position et la structure sont modulées à échelle fine par des facteurs non climatiques.....	370
Bibliographie.....	374
Liste des figures.....	391
Liste des tableaux.....	400
Annexes.....	402

Remerciements

J'ai commencé ma thèse en septembre 2020, pleine d'enthousiasme et avec la volonté de mener à bien un projet de recherche qui me tient à cœur depuis mon Master. Toujours à l'interface entre la géographie et l'écologie, ce sujet correspond à mon parcours universitaire et me permet aujourd'hui, pendant ce dernier cycle d'études, de « boucler la boucle ». Je suis ravie de pouvoir aujourd'hui présenter le résultat de ces palpitantes années de doctorat.

Je souhaite exprimer ma profonde gratitude envers Thierry FEUILLET et Frédéric ALEXANDRE, mes directeurs de thèse, pour m'avoir offert l'opportunité de mener à bien ce projet de recherche qui m'a confirmé ma volonté de poursuivre une carrière d'enseignante-chercheuse. Un immense merci à Thierry FEUILLET qui m'a apporté un soutien sans faille depuis ma double licence en Géographie et Sciences du Vivant et qui m'a accompagnée avec la plus grande patience et un enthousiasme contagieux pendant toutes ces années de doctorat. Je lui suis extrêmement reconnaissante d'avoir accepté de me superviser pendant mon doctorat et de m'avoir offert la chance de vivre ces années intenses avec l'encadrement d'une personne aussi bienveillante. Un immense merci également à Frédéric ALEXANDRE qui m'a donné l'opportunité d'être sa dernière doctorante pour un projet de recherche qui devait, comme il l'avait confié lors de mon concours doctoral, le ramener à ses premières thématiques de recherche. Je le remercie également de m'avoir proposé des missions d'enseignement formatrices et intéressantes qui ont confirmé mon goût pour l'enseignement au même titre que pour la recherche.

Je remercie Céline CLAUZEL (PU, Université Panthéon-Sorbonne), Paule-Annick DAVOINE (PU, Université Grenoble-Alpes), Dennis FOX (PU,

Université de Nice), Johan MILIAN (MCF, Université Paris 8), Sandra LUQUE (DR, INRAE) et Daniel DELAHAYE (PU, Université de Caen) d'avoir accepté de faire partie de mon jury de thèse.

Un grand merci à mon laboratoire d'accueil, Pléiade, pendant ces années de thèse et notamment à Françoise Palleau pour m'avoir soutenue et encouragée dans chacun des projets auxquels j'ai participé, notamment lors de « Ma thèse en 180 secondes » .

Un grand merci à l'ensemble des membres du projet SpatialTreeP à Johan MILIAN, Luc BARBARO, David SHEEREN, Steve HAGIMONT, Matthieu VIGNAL, Marc LANG, Olivier THEUREAUX, Roberto SERRANO-NOTIVOLI et Paul PASSY pour leurs échanges constructifs et les relevés qu'ils m'ont aidé à faire lors de l'expédition au Mont Valier ! Un merci tout particulier à Johan MILIAN pour avoir été à l'origine de ce projet de recherche sur les limites forestières pyrénéennes et ses précieux conseils pendant ma thèse et bien en amont !

Merci à Olivier OUDAR (PR, Université Sorbonne Paris Nord), Marianne COHEN (PR, Sorbonne Université) et Fabien ROUSSEL (MCF, Université Sorbonne Paris Nord) pour leurs conseils pertinents lors de chacun des comités de suivi de ma thèse.

Merci à Stéphane COSTA pour son accueil au laboratoire IDEES de Caen lors des analyses de mes très nombreux échantillons de sols. Un grand merci à Marie-Paule BATAILLE et Jérémy LELEU pour leur accueil et le temps passé à m'aider à analyser mes relevés de terrain au laboratoire.

Un grand merci à Maaïke BADER pour son aide dans le cadre de mes travaux et son soutien dans mes projets de recherche.

Il n'y a aucun doute, j'ai eu beaucoup de chance d'être bien entourée pendant ma thèse. Et je veux à ce titre également remercier ma famille : mes parents, Anne-Lise, Aurore-Caroline et Lucie, pour avoir plusieurs fois arpenté avec moi les montagnes Pyrénéennes dans des conditions météorologiques et topographiques souvent exigeantes. Cette thèse a aussi été l'occasion de se construire des souvenirs mémorables, qui je l'espère ne vous laisseront pas un souvenir trop éprouvant. Et oui Maman, nous nous souviendrons longtemps de cet orage que nous avons passé tous les trois sur les contreforts du Canigou un après-midi d'août. J'espère que ces « vacances » à la montagne ne resteront pour vous que des souvenirs trop épuisants, je suis ravie de pouvoir aujourd'hui montrer le résultat de tous ces efforts intenses et de vous rassurer : tout s'est bien passé !

Octavie, je te remercie énormément pour ton soutien et ton amitié pendant toutes ces années depuis nos débuts en double licence et pendant ma thèse ! Notre traversée de la France en van restera un souvenir mémorable de ma thèse. Quelle aventure ! Je suis ravie que tu aies rejoint cette année l'équipe de SpatialTreeP. J'ai hâte de voir quelles autres aventures nous attendent.

Cynthia, je te remercie tout particulièrement pour le regain de vitalité que tu m'as apporté pendant ces deux dernières années de thèse. Ta curiosité et ton intérêt pour mes recherches, et surtout ta confiance en moi, m'ont largement encouragée à réussir à finaliser mes recherches et bien plus encore, à les poursuivre. Un dernier et immense merci à mes parents, Laura, Anthony et Cynthia, pour leur soutien pendant ces années intenses et très mouvementées.

Résumé

La position de la limite supérieure forestière marquant la transition entre la forêt et la pelouse alpine en montagne est théoriquement régie par les températures. Cependant, sa réponse au réchauffement climatique actuel est complexe et non uniforme. Les conséquences de cette dynamique soulèvent des enjeux écologiques et socio-économiques importants. Cette thèse se concentre sur la partie orientale des Pyrénées pour démêler les interactions entre les facteurs potentiels et la dynamique de la limite supérieure forestière. L'hypothèse centrale de la thèse est que la hiérarchie des facteurs influençant la dynamique, qu'ils soient d'origine climatique ou anthropique, varie en fonction de l'échelle d'analyse. Pour tester cette hypothèse, une méthodologie combinant la géomatique *via* une cartographie diachronique à l'échelle de l'ensemble de la zone étudiée, des analyses statistiques régionales des facteurs potentiels, et des analyses locales *via* des relevés naturalistes sur le terrain, a été employée. Quatre résultats majeurs ont émergé de ces analyses : (i) l'abaissement altitudinal de la limite forestière par rapport à son altitude théorique ; (ii) la complémentarité des indicateurs de la dynamique au-delà du seul changement d'altitude ; (iii) la multidimensionnalité de la dynamique selon l'indicateur et l'échelle considérée et (iv) la multiscalarité de la dynamique où les contextes locaux influent de manière variable. Ces résultats confirment l'hypothèse centrale de la thèse et relativisent les effets du climat aux échelles régionales et locales.

Mots clés : étagement de la végétation en montagne ; Pyrénées françaises ; limite supérieure de la forêt ; changements socio-environnementaux ; géomatique

Abstract

The position of the upper forest limit, which delineates the transition between forested areas and alpine grasslands in mountainous regions, is theoretically determined by temperatures. However, its response to current climate warming is intricate and heterogeneous, carrying significant ecological and socio-economic implications. This thesis focuses on the Eastern Pyrenees to unravel the interactions between various potential factors and the dynamics of the upper forest limit. The central hypothesis suggests that the hierarchy of influencing factors, whether climatic or anthropogenic, varies depending on the scale of analysis. To test this hypothesis, a methodology combining geomatics for diachronic mapping at the scale of the entire study area, regional statistical analyses of potential factors, and local field surveys has been employed. Four major results have emerged from these analyses : (i) the lowering of the forest limit altitude compared to its theoretical altitude; (ii) the complementary nature of dynamic indicators beyond mere altitude changes; (iii) the multidimensionality of the dynamic depending on the indicator and scale considered; and (iv) the multiscale nature of the dynamic, where local contexts variably influence outcomes. These findings confirm the central hypothesis of the thesis and shed light on the relative effects of climate at regional and local scales.

Keywords : altitudinal zonation ; French Pyrenees ; upper forest limit ; socio-environmental changes ; geomatics

Introduction générale

Cette thèse en géographie se concentre sur la partie orientale des Pyrénées françaises, en explorant spécifiquement la dynamique de la limite supérieure de la forêt. En parcourant ce terrain, j'ai observé différentes configurations de limites supérieures forestières. De manière générale, mon impression est celle d'une limite globalement basse et particulièrement en Ariège et dans certains secteurs des Pyrénées-Orientales comme j'ai pu le constater dans le massif du Puigmal. Certains sites que j'ai arpenté dénotent de cette impression d'abaissement de la limite supérieure de la forêt. En particulier, le massif du Canigou largement dominé par le pin à crochet renvoie quant à lui une impression de convergence entre les limites théoriques et réalisées. Ces premières observations interrogent sur les raisons de cet écart entre l'altitude théorique et celle réellement atteinte par la limite supérieure de la forêt dans la partie orientale des Pyrénées.

La limite supérieure de la forêt au cœur de multiples enjeux

La limite supérieure de la forêt correspond à la bande de transition entre la forêt et la pelouse en montagne. Cette bande de transition est théoriquement placée dans la partie supérieure de l'étage subalpin jusqu'à l'étage alpin asylvatique. Or, cette position n'est en général pas atteinte dans la montagne pyrénéenne, notamment dans la partie orientale de la chaîne. Les nombreux enjeux attachés à ce décrochage altitudinal seront précisés ; ils mettent en lumière le rôle joué par le facteur environnemental, d'une part, et celui du facteur anthropique qui a puissamment agi pendant des millénaires, d'autre part et il en découle la question

centrale de cette recherche doctorale : quelle est la part relative des principaux facteurs de la dynamique de cette limite et comment se différencient-ils dans l'espace aux différentes échelles spatiales et temporelles ?

Cette thèse débutée en 2020, s'est ensuite inscrite au sein du programme ANR SpatialTreeP préparé et coordonné par Thierry Feuillet (professeur à l'Université de Caen, UMR IDEES ; <https://tfeuillet.gitpages.huma-num.fr/spatialtreep/>). L'intégration de la thèse à ce programme retenu en 2022 a permis une synergie entre les travaux des différentes équipes de chercheurs comprenant des géographes, des écologues et des historiens de l'environnement. Cette synergie a offert une collaboration entre différentes disciplines et a facilité l'étude multidisciplinaire de la limite supérieure forestière, permettant une exploration holistique de la multidimensionnalité de cet objet d'étude. La thèse, initiée en amont du projet, a favorisé l'articulation des travaux et a fourni une base de données importante pour la poursuite du projet. Réciproquement, j'ai largement pu profiter de la pluridisciplinarité des équipes réunies dans le programme ANR.

Un premier enjeu scientifique : la détermination de la part du climat dans la dynamique de la limite supérieure de la forêt

Le climat terrestre évolue constamment et les activités humaines en ont considérablement accéléré depuis la Révolution industrielle, les effets s'en faisant particulièrement sentir depuis le début du XXI^e siècle (IPCC, 2023). Les effets de ces changements se manifestent notamment par le déplacement et la transformation spatiale des couverts végétaux ; ces changements sont particulièrement sensibles

et perceptibles au niveau des interfaces entre les formations végétales terrestres (Gramond, 2021), position d'interface dans laquelle se situe la végétation au niveau de la limite supérieure de la forêt (Beniston, 2003). Dans ce contexte, la position de cette limite devrait constituer une sentinelle de l'évolution des températures, sa position en étant dépendante (Körner et Paulsen, 2004), et se traduire dans le paysage par une progression en altitude de la forêt. Or, outre les difficultés de discerner les effets complets du changement de végétation en raison du temps de réponse variable suivant les espèces (ce temps de réponse est pluridécennal pour les arbres), plusieurs études récentes identifient des secteurs au sein desquels la limite supérieure de la forêt ne progresse pas en altitude, voire régresse, confirmant que le climat seul ne régule pas sa position (Harsch *et al.*, 2009). Cela invite donc à revisiter le modèle de l'étagement de la végétation établi au XX^e siècle (Alexandre, 2003; Alexandre et Birre 2022). En effet, la position de la limite supérieure de la forêt est révélatrice d'un ensemble de changements significatifs qui affectent les écosystèmes forestiers. Ces changements sont en grande partie associés à l'usage humain de ces espaces très convoités.

Un espace convoité : les parties orientales des Pyrénées françaises en exemple

Les étages de végétation forestiers (étages montagnard et subalpin) jusqu'à la limite supérieure de la forêt constituent un espace particulièrement convoité par les sociétés rurales montagnardes et les Pyrénées orientales en sont un excellent exemple. En effet, les ressources écologiques, sylvicoles, paysagères ou encore fourragères que cet espace renferme ont été recherchées par un ensemble d'acteurs diversifiés (communautés paysannes agropastorales, entrepreneurs industriels,

acteurs publics étatiques comme les services forestiers) aux objectifs parfois contraires.

Si le temps long doit être pris en compte pour mesurer le rôle de l'anthropisation, les enjeux contemporains doivent aussi être soulignés. La limite supérieure de la forêt est, par ailleurs, le siège d'une importante diversité biologique et sa bonne santé écologique est cruciale pour de nombreuses espèces, dont des espèces au statut patrimonial reconnu, comme de nombreuses espèces endémiques des Pyrénées. La densité du couvert forestier, sa connectivité avec les autres masses forestières ou encore la présence de la lisière sont des paramètres majeurs pour certaines espèces emblématiques de la faune comme le Grand tétras (*Tetrao urogallus aquitanicus*). Pour cette espèce, la reconquête forestière en altitude est très favorable au maintien de ses populations (Ménoni *et al.*, 2012). Les effets peuvent être contradictoires, puisque le maintien d'un paysage ouvert par le débroussaillage, l'utilisation du feu ou encore l'action des animaux est un enjeu majeur de gestion des estives qui peut aussi s'avérer cruciale pour le maintien de certaines espèces (Mangeot et Lambert, s.d.). Malgré l'abaissement de la forêt en altitude, la sylviculture est une activité prédominante et est susceptible d'engendrer des conflits avec les usages mentionnés précédemment en raison de l'homogénéité potentielle des peuplements forestiers et des structures qu'elle engendre. La limite supérieure forestière des Pyrénées orientales ne compte d'ailleurs pas moins de 68 forêts domaniales et communales gérées par l'ONF et comprenant une partie de la limite supérieure forestière des départements de l'Ariège et des Pyrénées-Orientales

(<https://www.onf.fr/vivre-la-foret/documents-de-gestion-durable>). Enfin, le tourisme de montagne utilise largement ces espaces de transition entre la forêt et la pelouse

alpine dont les paysages font l’emblème des activités touristiques de randonnée ou de ski depuis le début du XX^e siècle (Bachimon *et al.*, 2013). Ces espaces fréquentés, et particulièrement les domaines skiables, aujourd’hui remis en question par le réchauffement du climat et par la baisse des précipitations, ont localement une empreinte majeure sur les paysages forestiers et supra-forestiers, notamment pour le maintien de la forêt à une altitude et dans une configuration stable.

Les différentes orientations des acteurs mentionnés précédemment participent largement au façonnage des paysages forestiers et supra-forestiers des Pyrénées orientales. Les conditions de sites (topographie, lithologie, pression anthropique, etc.) jouent un rôle de modérateurs des effets climatiques et viennent perturber au niveau local le schéma théorique global (Figure 16). Ainsi, cette limite paysagère, dans son altitude ou encore sa structure (par exemple le degré de fragmentation), est révélatrice de l’ensemble des actions de ces différents facteurs et de leurs évolutions temporelles et spatiales (gestion des espaces, évolution de l’intensité des activités).

Le rôle variable du climat en fonction des échelles d’analyse : hypothèse centrale de la thèse

L’hypothèse principale de cette recherche doctorale est que l’identification et la hiérarchie des facteurs de la dynamique spatiale de l’écotone - climatiques et anthropiques - varient en fonction de de l’échelle d’analyse. Dans le cadre de cette hypothèse centrale, nous posons également l’hypothèse sous-jacente que le rôle central du climat dans la détermination de la position de la limite supérieure de la forêt est relativisée à des échelles plus fines par les jeux d’autres forçages, anthropiques d’une part, mais également à des échelles plus fines par les conditions

de sites. Cela se traduit par la valeur théorique et potentielle que l'on peut accorder à la limite supérieure de la forêt déterminée à l'échelle régionale ; les échelles plus fines permettent de représenter et de comprendre la variété spatiale de la position réelle de la limite.

Ainsi l'objectif central de cette thèse est-il de démêler les interactions entre les facteurs potentiels de la dynamique de la limite supérieure de la forêt à partir de l'exemple de la partie Est des Pyrénées françaises. Pendant la thèse, la méthode de recherche adoptée repose sur la compréhension des conséquences de la variabilité spatiale des contextes sur la dynamique de limite supérieure forestière. Pour cela, le travail de thèse mené est structuré autour de trois étapes :

1 - la **quantification de la dynamique spatio-temporelle** de la limite supérieure de la forêt étudiée en termes d'altitude, de forme, de colonisation forestière et de densité du couvert arboré. Ces indicateurs seront calculés à l'échelle de l'ensemble de la zone d'étude ;

2 - la construction d'une base de données spatialisées permettant la **hiérarchisation des facteurs** potentiellement impliqués dans la dynamique *via* des analyses statistiques ;

3 - l'appréhension des **liens complexes entre ces facteurs et la dynamique** de la forêt intégrant une **approche multiscalaire** (régionale et locale).

Spatialisation du phénomène et emboîtement des échelles : une démarche de géographe

Pour comprendre les mécanismes à l'œuvre dans la dynamique de la limite supérieure de la forêt, l'approche géographique passant par une spatialisation du phénomène étudié est celle retenue dans cette thèse. Si la limite supérieure de la forêt est un objet étudié depuis longtemps (XVII^e siècle d'après Holtmeier et Broll, 2019), les questionnements autour de cet objet ont évolué suivant les avancées scientifiques et en prenant en compte progressivement les effets des changements climatiques. Les techniques mobilisées dans le cadre de cette thèse permettent d'aller au-delà de ces questionnements et de répondre à la question de recherche de cette thèse visant à accroître la compréhension de ce phénomène. Dans le cadre de cette recherche dont le terrain d'étude est centré sur les Pyrénées orientales (départements de l'Ariège et des Pyrénées-Orientales), l'approche géographique aussi bien quantitative que qualitative, intégrant également des techniques d'écologie du paysage, est privilégiée. Cette approche vise ici à une comparaison d'abord régionale puis à des échelles plus fines. Cette approche géographique offre une perspective large de l'espace qui est adaptée à la résolution de la question de recherche exposée, plutôt qu'une approche centrée sur un versant ou une parcelle unique.

L'emboîtement des échelles d'analyses pour une compréhension fine des processus

Si les mutations du couvert forestier en montagne peuvent être révélées à l'échelle zonale, échelle de la biogéographie, notamment par l'utilisation d'outils

géographiques (ici la géomatique), ces changements et leur relation avec les facteurs potentiels de la dynamique nécessitent, pour être pleinement appréhendés, d'être étudiés à différents niveaux, car les échelles des processus écologiques impliqués varient (du zonal au local).

Le rôle des échelles dans la répartition et l'évolution des processus spatiaux est au cœur de la préoccupation des géographes, qui mobilisent des outils et des méthodes spécifiques pour en saisir la complexité. Pour appréhender cette dynamique de la limite supérieure de la forêt, on l'observe d'abord « du dessus », verticalement à l'échelle zonale - échelle de la biogéographie - *via* l'utilisation d'images aériennes et de la géomatique, puis on zoome jusqu'à une observation locale, en coupe horizontale au sein de sites échantillonnés à partir des résultats obtenus par la géomatique. C'est ce jeu d'échelle qui est le fil conducteur de l'ensemble des recherches menées dans le cadre de cette thèse. Ce fil conducteur est donc géographique, tandis que chacun des niveaux étudiés (du régional au local) empruntent les techniques propres aux disciplines qui leur sont associées, essentiellement l'écologie du paysage (échelle du paysage) et l'écologie naturaliste (échelle de la station). Ces différentes approches (géomatique, géographie quantitative et travaux terrain) permettent effectivement de renouveler le sujet d'étude porté ici.

Plan suivi

Dans la **première partie**, le cadre conceptuel de la thèse est présenté. Cette première partie développe précisément dans un premier chapitre le cadre théorique et l'insertion de la thèse dans les recherches menées actuellement sur le sujet. Dans un deuxième chapitre, le cadre géographique sur lequel s'appuie ce travail de

recherche, la partie Est des Pyrénées françaises, sera détaillé. Dans un troisième chapitre, la méthodologie générale de la thèse sera présentée en vue de répondre aux trois objectifs précédemment détaillés en tenant compte des jeux d'échelles discutés en introduction.

Dans la **deuxième partie**, les techniques et les résultats obtenus seront développés. Le quatrième chapitre concerne la quantification de la dynamique de la limite supérieure de la forêt. Le cinquième chapitre quant à lui développe l'identification et l'appréhension des liens entre les facteurs et la dynamique à une échelle régionale. Le sixième chapitre s'intéressera quant à lui à la dynamique de la forêt à une échelle locale.

Dans la **troisième partie**, les résultats obtenus et leurs implications seront discutés et des perspectives de prolongation et d'élargissement seront envisagées.

Partie 1 : La limite supérieure de la forêt dans la partie orientale des Pyrénées : confrontation d'une théorie générale à un cas concret.

Introduction de la partie 1

« La position actuelle des limites forestières alpines est dans une large mesure le résultat de processus écologiques historiques, influencés par les climats et l'utilisation des terres du passé » (Di Pasquale *et al.*, 2008, p.17 [Traduction libre]). Cette affirmation au sujet de la position de la limite supérieure fait de cet objet un élément intégrateur d'un système complexe dont la dynamique est difficilement prédictible que ce soit dans les interactions entre ses différents éléments ou aux multiples échelles (*cross-scale interactions*; Sorrano *et al.*, 2014). De fait, la citation relativise le rôle relativement exclusif accordé aux gradients climatiques dans la théorie classique de l'étagement de la végétation en montagne, théorie dans laquelle s'inscrit la limite supérieure de la forêt. La citation rappelle surtout le rôle majeur de l'anthropisation comme élément structurant de ces paysages forestiers et supra-forestiers dans l'espace montagnard.

Trois observations au sujet de la dynamique de la limite supérieure de la forêt peuvent d'emblée être faites à partir de la synthèse d'articles réalisées par Harsch *et al.* (2009) :

1) La position en altitude de la limite supérieure de la forêt, est tout d'abord généralement abaissée, en deçà de l'altitude maximale potentielle telle qu'elle serait définie par les théories écologiques et de l'étagement de la végétation en montagne.

2) La dynamique altitudinale de la limite apparaît principalement progressive depuis plusieurs décennies ; que le climat ne peut seul expliquer cette progression, en particulier pour les montagnes européennes.

3) La variabilité de la position de cette limite à des échelles locales est enfin forte, ce qui se traduit par des secteurs dans lesquels cette position est soit stable, soit en progression plus ou moins importante ou, dans un plus faible nombre de cas, en régression.

Ces trois premières observations - surbaissement altitudinal par rapport aux seuls critères écologiques, remontée actuelle en altitude de la limite, variabilité de la dynamique altitudinale - ainsi que la multiscalarité du phénomène constituent les éléments centraux de la problématique de cette thèse, détaillée dans l'introduction générale. Pour résoudre cette problématique, il est nécessaire que les approches employées permettent de révéler, de décrire et d'expliquer les structures spatiales et les processus multiscalaires associés à la dynamique de la limite supérieure de la forêt. Ces éléments seront pris en compte que par le couplage d'une approche nomothétique à même de révéler les structures générales et d'une approche idiographique explorant les singularités mises en évidence par la première approche.

La première approche employée est donc une approche nomothétique au travers de la théorie de l'analyse spatiale qui se veut par essence quantitative dans la lignée des travaux de Peter Haggett (1965). Cette approche, née au milieu du XX^e siècle se différencie de l'approche descriptive et particulariste de la géographie

régionale classique ou de la géographie « des lieux » que l'on retrouvera ensuite en aval dans l'analyse du cas pyrénéen. Jean-Jacques Bavoux (2016) définit plus précisément les objectifs de l'analyse spatiale à savoir qu'elle « [...] repère, révèle, analyse, classifie et explique les configurations récurrentes [...] (p.163). En ce sens, elle est donc en mesure, comme l'explique l'auteur, de faire « [...] apparaître des structures [...], des fonctionnements [...] et des dynamiques [...] » . Cette théorie repose sur deux lois principales, intrinsèques à l'analyse spatiale. La première loi établit que « [...] Tout interagit avec tout mais les choses proches interagissent plus que les choses éloignées » (Tobler, 1970, p.236 [Traduction libre]). Cette loi se décline en deux concepts majeurs : la dépendance spatiale et l'interaction spatiale. Ces deux concepts traduisent respectivement des ressemblances et des relations plus importantes entre deux objets proches. La deuxième loi dite loi de l'hétérogénéité spatiale (Feuillet *et al.* 2019) désigne la variabilité d'un paramètre dans l'espace. L'analyse spatiale s'appuie sur la géomatique et l'outil constitué par les Systèmes d'Information Géographiques (SIG).

La deuxième approche vise à appréhender les cas complexes qui s'éloignent des tendances générales révélées par l'analyse spatiale. Ces nuances ou particularités locales, révélées mais ne pouvant être expliquées par la première approche doivent être inventoriées individuellement. À ce titre, des relevés sur terrain ont été réalisés. L'approche ici est alors plutôt idiographique et vise à décrire et analyser les singularités locales. L'articulation des deux approches, nomothétique et idiographique, permet ainsi d'étudier la complexité du processus dans son ensemble.

Les objets de cette première partie sont :

1- de définir (**Chapitre 1**) les composantes du système complexe dans lequel s'intègre le processus de dynamique de la limite supérieure de la forêt,

2- de présenter le terrain pyrénéen exploré dans cette thèse, montrant comment les composantes exposées dans le chapitre 1 y sont agencées, et la spécificité de ce terrain au regard de la problématique (**Chapitre 2**),

3- de présenter les conséquences méthodologiques (**Chapitre 3**) qui découlent des approches de l'analyse spatiale et de l'écologie spatiale et qui seront employées au cours de ce travail de recherche doctoral.

Chapitre 1 - La limite supérieure de la forêt, un objet mobile

Introduction du chapitre 1

« Toutes les lisières de forêt de haute latitude ou de haute altitude ne sont pas une limite forestière »¹. Dans le titre d'un article, Christian Körner et Günter Hoch (2023) énoncent ainsi que les lisières forestières arctiques et montagnardes ne correspondent pas nécessairement à la *climatic treeline*, limite forestière définie par des critères climatiques. La limite supérieure de la forêt, latitudinale ou altitudinale, correspond à l'une des frontières biogéographiques les plus répandues sur Terre. Ici, son étude sera bornée à la limite altitudinale en montagne, mais celle-ci concerne également les hautes latitudes, surtout dans l'hémisphère boréal. Cela concerne pratiquement 25 % des terres émergées situées en montagne (Körner, 2007, Fagre, 2009 ; Figure 1) et la limite de la forêt court sur 13 400 km, tout autour de l'hémisphère nord en zone boréale (Callaghan *et al.*, 2002).

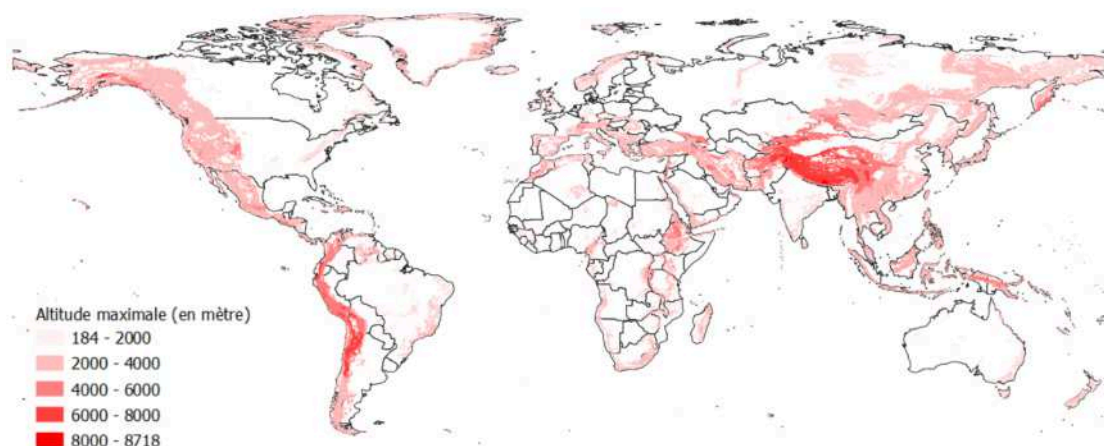


Figure 1 - Délimitation des zones montagneuses à l'échelle mondiale selon l'inventaire réalisé par le *Global Mountain Biodiversity Assessment v2* en fonction de leur altitude (en mètres). D'après World Food Programme (UN agency, 2019) ; Snethlage *et al.* (2022a et 2022b)

¹ Traduction libre d'après le titre de l'article publié par Körner & Hoch (2023) : Not every high-latitude or high-elevation forest edge is a treeline. *Journal of Biogeography*.

Si un isotherme commun permet de définir la limite supérieure théorique de la forêt au sein de ces espaces, les arbres peuvent, sous l'effet de facteurs multiples locales ou régionales, être absents, ce qui décale et complexifie parfois notablement cette limite. Körner et Hoch (2023, p.838) illustrent bien ce décalage en distinguant « *what could be and what actually occurs* » (« ce qui pourrait être et ce qui se produit réellement » [Traduction libre]). Concrètement, la limite climatique correspondant à la *treeline*, limite supérieure de vie des arbres est une limite théorique rarement réalisée et au niveau de laquelle les arbres sont souvent absents malgré des conditions climatiques favorables. Cette absence de l'arbre au niveau de sa limite climatique est un phénomène courant en particulier en Europe du fait des usages anthropiques anciens de la forêt qui abaissent artificiellement sa position.

Le constat du décalage entre position théorique gouvernée par le climat de la limite supérieure de la forêt et position réalisée en fonction des conditions locales ou régionales est au cœur de cette thèse. L'objectif de ce chapitre 1 est d'exposer les caractéristiques générales de cette discontinuité paysagère et détaillera les conditions climatiques nécessaires à la mise en place de la *treeline* (**section 1.1**). Les manifestations de découplage entre le climat et la présence de l'arbre seront ensuite soulevées et décrites (**section 1.2**) et les facteurs potentiellement impliqués dans ce décalage seront identifiés (**section 1.3**).

1.1 Position théorique de la limite supérieure de la forêt

La limite supérieure de la forêt constitue l'une des frontières végétales les plus évidentes à observer, en particulier en milieu montagnard, sa délimitation précise n'est pas aisée. En effet, cette limite ne présente pas l'aspect d'une ligne

mais plutôt l'aspect d'une bande de transition plus ou moins large (Körner, 2012). La limite supérieure de la forêt, au sens large, correspond en cela aux zones de transitions entre la forêt subalpine et la pelouse alpine en montagne d'une part, mais aussi entre la forêt subarctique (la *taïga*) et la pelouse arctique (la *toundra*) en zone boréale d'autre part (Figure 2). Par cette dernière définition, la zone de transition entre la forêt subalpine / subarctique et la pelouse alpine / arctique correspond à un écotone respectivement nommés **Alpine Treeline Ecotone**, abrégé **ATE** et **Forest Tundra Ecotone**, abrégé **FTE** dans la littérature scientifique et couramment repris sous le terme générique de **treeline-ecotone**.

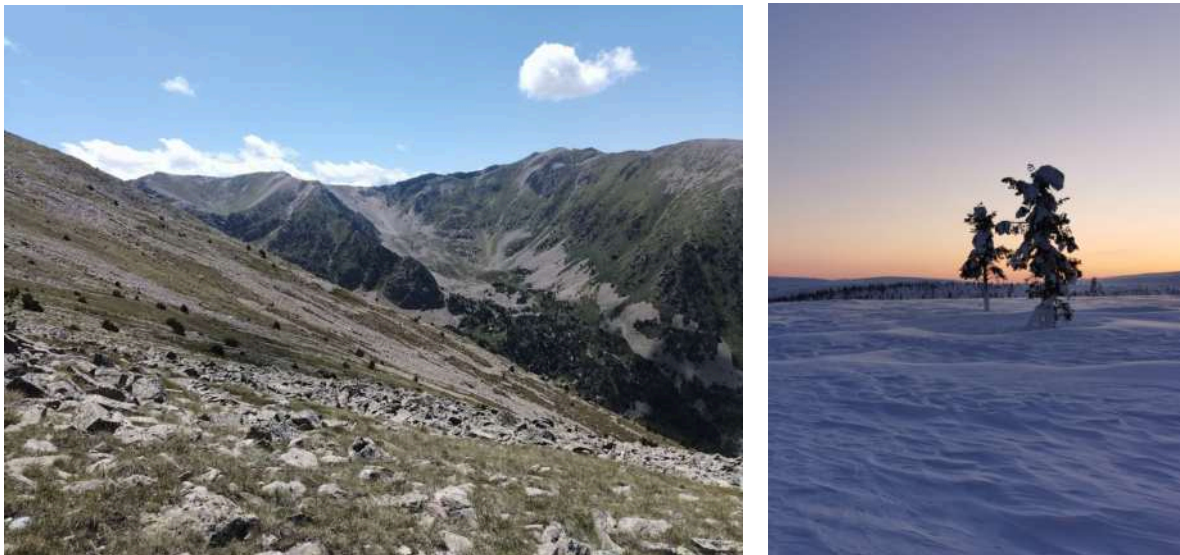


Figure 2 - Écotone entre la forêt et la pelouse : à gauche, en milieu montagnard (Canigou, France, 2021) ; à droite, en zone boréale (Laponie, [photo inédite] © 2022 par Gregory Marty).

Avant de rentrer dans le vif du sujet, il est nécessaire de décrire précisément l'objet d'étude. La limite supérieure de la forêt est une notion plus complexe que cette dénomination ne le laisse penser.

S'il s'agit d'une discontinuité majeure du paysage montagnard, cette notion de limite est en réalité plurielle – comme démontré dans la **sous-section 1.1.1**

ci-dessous – du fait de la multiplicité des limites de la forêt puis de l’arbre en montagne. Le rôle du climat, à une échelle globale, a une importance majeure dans sa mise en place et sera discuté dans la **sous-section 1.1.2**. Du fait de la grande variabilité climatique le long du gradient altitudinal propre au milieu forestier, ces espaces qui mettent au contact des flores et des faunes de chorologie et d’écologie très diversifiées, possèdent une biodiversité importante, ce qui en fait donc des espaces à forts enjeux environnementaux. Cet aspect sera discuté dans la **sous-section 1.1.3**.

1.1.1 La limite supérieure de la forêt : une discontinuité paysagère majeure

La limite supérieure de la forêt (*timberline*) à laquelle succède en altitude la limite de l’arbre (*treeline*) définit un espace qui peut être qualifié de marge écosystémique, c’est-à-dire d’écotone (Figure 3). En effet, il se situe à la fois en marge du milieu forestier dominant dans les basses altitudes et d’un milieu arbustif ou buissonnant puis herbacé plus haut en altitude. Ce dédoublement qui rend la limite particulièrement visible mais aussi complexe dans le paysage montagnard sera détaillée dans le **point 1.1.1.1**. L’arbre, tel que défini et décrit dans le **point 1.1.1.2**, est l’unité de base des formations de la limite supérieure de la forêt. Il discrimine un ensemble de limites paysagères qui rend la notion de limite supérieure de la forêt multiple et sera décrit dans le **point 1.1.1.3**.

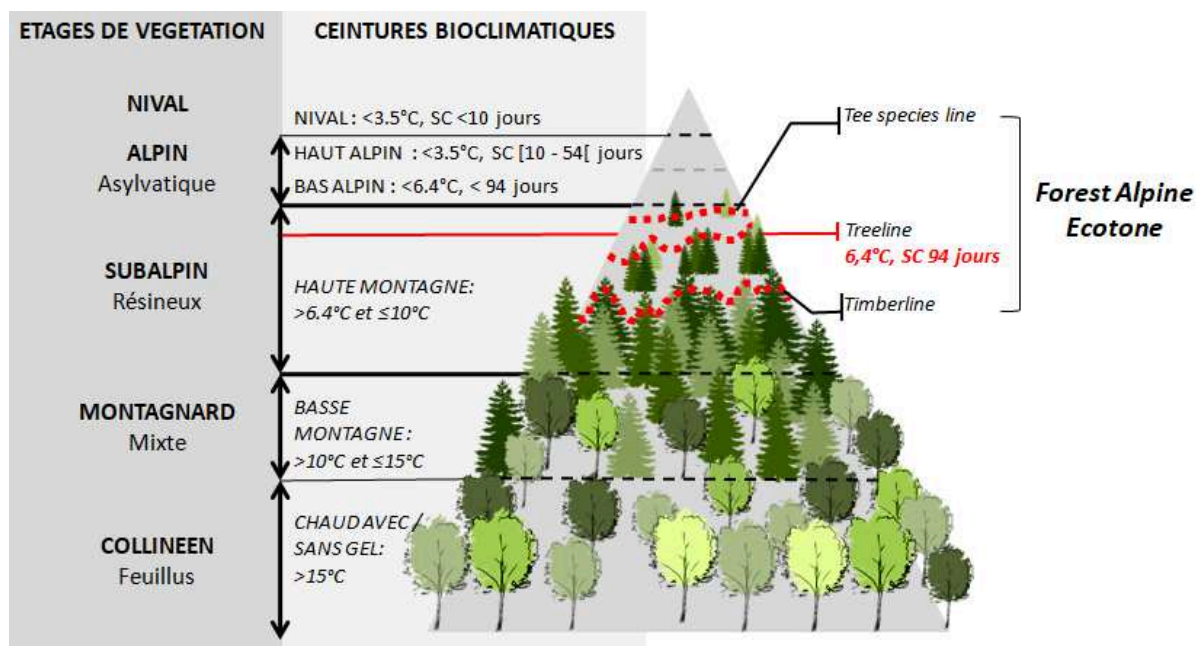


Figure 3 - L'Alpine Treeline Ecotone dans le modèle de l'étagement de la végétation en montagne et la position théorique de la limite supérieure de la forêt (*treeline*), climatique au sein des ceintures bioclimatiques définies par Körner *et al.* (2011).

1.1.1.1 Un espace remarquable au sein des paysages de montagne

Au sein du modèle de l'étagement de la végétation décrit en introduction, les limites entre les étages les plus bas (collinéen, montagnard, subalpin) sont identifiables par le passage de la dominance ou co-dominance de différents types d'essences arborescentes (feuillus, conifères). Cependant, la frontière entre les étages subalpins et alpins est marquée par la transition non pas entre type d'essences, mais entre formes de vie. Cette zone de transition marque en effet le passage de la dominance de formes de vie ligneuses de grande taille, de type arborescentes, vers des formes de vie de plus petite taille : ligneuses basses – arbustives, buissonnantes - ou herbacées. Cette transition est clairement visible dans le paysage et est, comme le décrivent de nombreux auteurs, une frontière évidente au sein des paysages montagnards (Körner et Paulsen, 2004 ; Tranquilini,

2012). Cette frontière semble, à une petite échelle, être une transition relativement abrupte entre deux milieux, comme l'illustre bien la la figure 4.

En effet, sur la photographie ci-après (Figure 4), la nature de la forêt évolue depuis les basses vers les hautes altitudes. Depuis la plaine, la forêt est successivement formée de feuillus puis d'un mélange de feuillus et de résineux et finalement uniquement de résineux. Ces bandes de végétation matérialisent respectivement les étages collinéen, montagnard et subalpin. Au-delà de cette dernière bande dominée par les ligneux, la forêt, puis la lande disparaissent au profit d'une végétation basse formée d'herbacées et de ligneux nains à l'étage alpin. La limite supérieure de la forêt correspond en fait à cette transition.



Figure 4 - Vue sur les Alpes autrichiennes (photographie D. Birre; septembre 2022) depuis Innsbruck. La limite supérieure de la forêt est bien visible dans le paysage entre la forêt subalpine (vert foncé) et la pelouse alpine (vert clair). Au-delà de la pelouse alpine, on remarque la quasi absence de végétation

Cette bande de transition entre les étages subalpin et alpin se situe à la marge à la fois de l'écosystème forestier et de l'écosystème herbacé. Par cette

position d'interface, cette marge écosystémique renferme les caractéristiques des deux écosystèmes qu'elle délimite (Depraz, 2017, Figure 3).

1.1.1.2 L'arbre, unité de base des formations constitutives de la limite supérieure de la forêt

Considérer la limite supérieure de la forêt comme une bande de transition plutôt que comme une frontière nette renvoie en réalité à un **triptyque de limites associées à l'arbre** : la limite de la forêt, donc d'une formation dense, fermée (*timberline*), la limite de l'arbre (> 2 mètres, *treeline*), la limite des espèces arborées, y compris donc les individus qui, en raison des contraintes de leur croissance en altitude peuvent avoir une taille inférieure à 2 mètres, mais non compris les chaméphytes et les sous-ligneux (*tree species line*). Pour bien comprendre ce qui est entendu par chacune de ces limites, il est nécessaire de définir ce qu'est un arbre en tant que forme de vie et ce que cette forme implique pour son développement. Körner (2021b, p. 983) définit les arbres comme étant « [...] woody plants, with a single, upright stem that reaches a height of at least 2–3 m » (des plantes ligneuses, avec une seule tige dressée qui atteint une hauteur d'au moins 2 à 3 m [Traduction libre]).

Ainsi, les arbres présents au niveau de la *treeline* sont, en raison de leur port, plus exposés aux conditions climatiques que lors des autres stades (graine, arbuste ou arbre jeune). Leur couronne est également hors du manteau neigeux. En effet, les arbres, du fait de leur stature et contrairement aux formes végétales plus basses herbacées ou buissonnantes retrouvées au-delà de la limite supérieure de la forêt, sont soumis avec les conditions de l'air ambiant (Stevens et Fox, 1991 ; Körner, 2021a), notamment au niveau de leurs bourgeons. De ce fait, les arbres, durant leur

cycle de vie ou suivant les conditions dans lesquelles ils se développent, ne répondent pas toujours à la précédente définition de la forme de vie « arbre » , soit en n'atteignant pas la taille précédemment indiquée (2 à 3 mètres) et restant ainsi à un stade d'arbustes rabougris, soit en restant à l'état de graines (Figure 5, Körner, 2012b).

Cette forte dépendance des arbres aux conditions atmosphériques est donc à l'origine de leur disparition progressive au-delà de la *treeline*. Les espèces arborées sont alors réduites à une présence relictuelle sous forme d'arbres très courts aux formes tortueuses. Ces derniers sont connus sous le nom de *krummholz* et sont à distinguer des espèces qui ont une forme d'arbuste du fait de leur jeunesse ou de la génétique (Körner, 2012a). A l'inverse, les végétaux de petite taille (arbustes, buissons, notamment les chaméphytes [$> 0,5$ m], et herbacées) profitent du microclimat offert par le couvert végétal et bénéficient de la protection du manteau neigeux durant les froids les plus intenses et sont, de ce fait, soumis moins directement aux conditions atmosphériques, ce qui leur permet de se développer au-delà de la *treeline*. Il résulte de ces positions respectives par rapport au sol et aux éléments protecteurs (végétation, neige) des températures plus élevées que celles de l'air au niveau des plantes de petite taille, tandis qu'elles sont très proches pour les plantes de plus haute stature (Grace et al., 1989 ; Grace et al., 2002).

De ce fait, la forme buissonnante (chaméphyte), caractérisée par l'absence de tronc avec des ramifications dès la base, se distingue de la forme arborescente (phanérophyte), qui se caractérise par la présence d'un tronc bien défini. Les conséquences des changements des conditions thermiques ou pluviométriques en altitude ne seront pas les mêmes pour les phanérophytes, dont les méristèmes sont exposés aux froids extrêmes, et pour les chaméphytes, a priori protégés par le

manteau neigeux. L'atténuation des températures négatives extrêmes et la moindre couverture neigeuse, surtout dans la partie orientale du massif pyrénéen, devraient donc favoriser les phanérophytes plutôt que les chaméphytes.

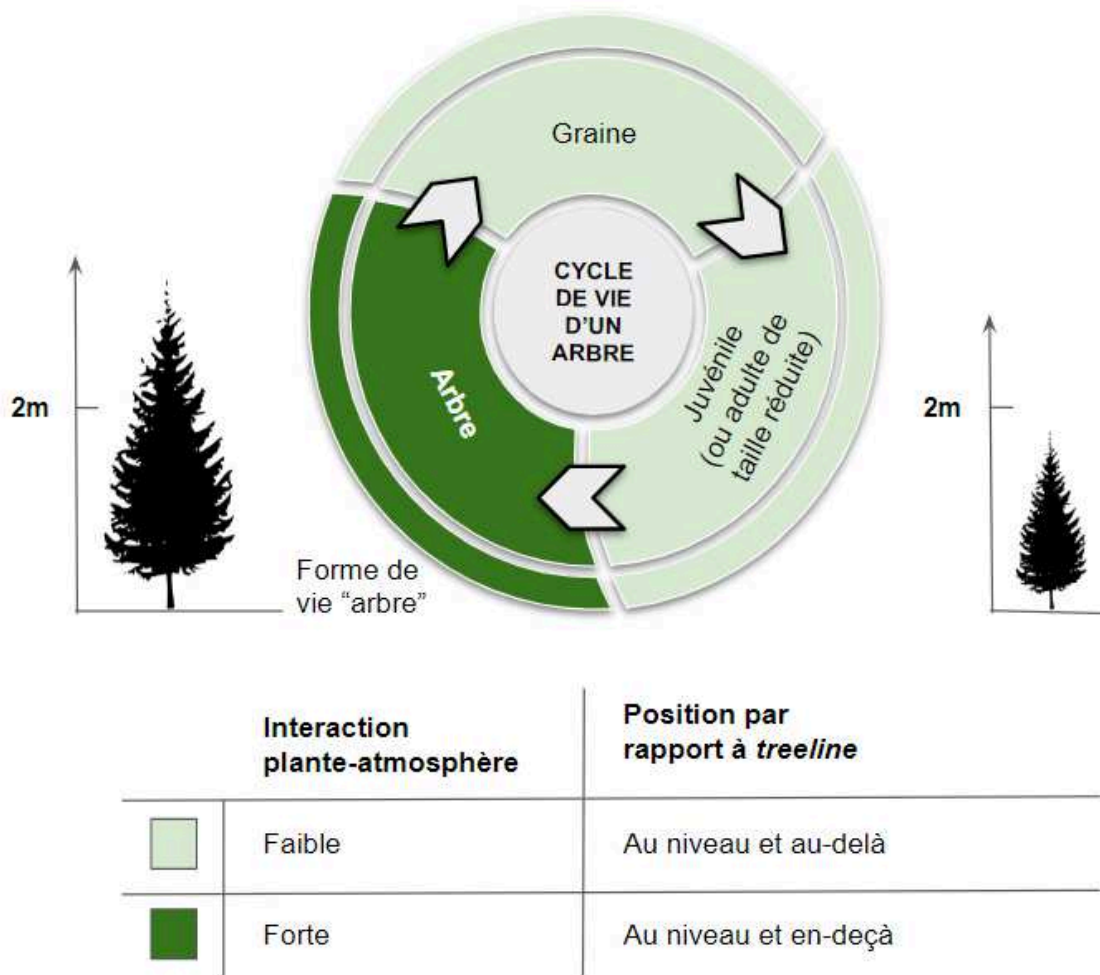


Figure 5 - Stades de développement de l'arbre pendant son cycle de vie (d'après Körner, 2021b) et position de ces stades par rapport au *treeline ecotone* selon Körner.

1.1.1.3 La limite supérieure de la forêt, une limite multiple

A la lumière de ces définitions concernant la forme de vie « arbre », la première limite, la *timberline*, correspond à la disparition en altitude de **la forêt fermée dense**, constituée d'arbres hauts et regroupés. Au-delà de cette limite, les arbres sont plus dispersés et de taille inférieure. La seconde, la *treeline*, marque la

limite supérieure de la forêt et relie les îlots dont les arbres ont une taille supérieure à 2 mètres. Enfin, la *tree species line* marque la **limite supérieure des espèces arborées** et relie les arbres isolés au-delà de laquelle s'étend l'étage asylvatique alpin. Cette dernière limite qui relie donc les arbres isolés situés au-delà de la *treeline* est également entendue sous le nom de *outpost treeline*, ce que l'on peut traduire par *treeline* d'avant-poste (*outpost treeline* ; Körner, 2012 ; Körner et Paulsen, 2004 ; Körner, 2021 ; Figure 6).

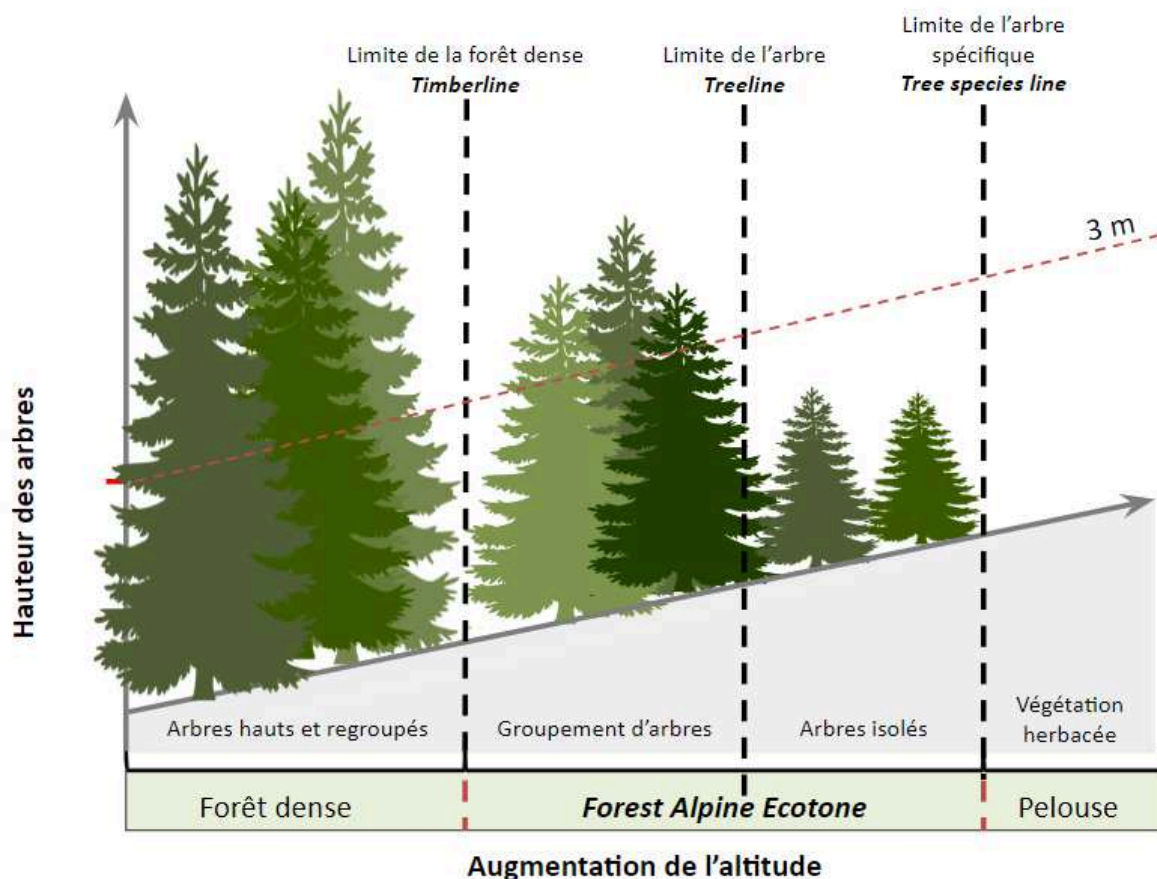


Figure 6 - Représentation schématique de la limite supérieure de la forêt et de la composition de l'écotone entre forêt dense et pelouse alpine en montagne. D'après Körner & Paulsen (2004).

Il se confirme donc que la limite supérieure de la forêt, à l'instar d'autres limites naturelles, ne correspond pas à une ligne mais plutôt à une bande de transition caractérisée par une limite basse elle-même non strictement réductible par

une ligne (la *timberline*) et une limite haute (la *tree species lies*) qui est tout aussi rarement strictement linéaire et constituent toutes des zones de transition de superficie variable (Armand, 1992).

La timberline : la limite de la forêt fermée

La *timberline* correspond à la limite inférieure de l'*Alpine Treeline Ecotone* (ATE). Cette première limite est la plus difficile à caractériser (Körner, 1998). Celle-ci marque le passage entre la forêt dense formée d'arbres hauts et resserrés qualifiée, par cette description, de « forêt fermée » vers une forêt dite « ouverte » (Körner, 2012a). Surtout, la *timberline* marque le début de la « zone de combat » (ou *kampfzone*), expression imagée qui évoque les adversités climatiques rencontrées par les arbres, responsable de la disparition de la forêt disparaît peu à peu au profit de la lande subalpine puis de la pelouse alpine. Au sein de cette zone de combat, la microtopographie n'a que peu d'influence, notamment sur la durée de l'insolation. Les arbres étant hauts et poussant encore serrés, les vents, ralentis, pénètrent peu le couvert végétal. L'humidité du sol est relativement homogène et la durée d'enneigement également (Holtmeier et Broll, 2005).

La treeline : la limite de l'arbre comme forme de vie

La *treeline* occupe une position intermédiaire entre la *timberline* et la *tree species line*. Elle relie les arbres et îlots d'arbres répondant à la définition donnée à la forme de vie arborée en termes de taille des individus adultes.. Ainsi cette ligne discontinue marque-t-elle la limite à partir de laquelle les arbres ne peuvent plus dépasser une hauteur de deux mètres (voir 1.1.1.2). Dans cette zone, les arbres sont plus espacés qu'en deçà de la *timberline* et sont de taille plus réduite (Körner, 2012a). Au niveau de la *treeline*, la microtopographie a cette fois une influence plus

grande sur la durée d'insolation et donc sur la présence d'arbres. Par ailleurs, les arbres étant plus bas et plus dispersés, la vitesse des vents est plus élevée qu'au niveau de la forêt fermée. L'humidité modulée par la microtopographie et la durée d'enneigement (allongée dans les combes à neige) joue un grand rôle sur les conditions hydriques favorables ou défavorables pour les arbres (Holtmeier et Broll, 2005).

La tree species line : la limite de l'arbre

Le passage de la *treeline* à la *tree species line*, dernière frange de l'ATE, marque la fin de la présence de l'arbre au sens de l'espèce. Cette limite marque également le changement de stature des arbres, avec des arbres plus petits et n'entrant donc plus dans la définition de l'arbre comme forme de vie (Körner, 2012a ; Millar *et al.*, 2020). En effet, si les arbres présents entre la *treeline* et la *tree species line* ne présentent plus la taille d'un arbre en tant que forme de vie et le recrutement dans cette dernière partie de l'ATE est avéré. Cependant, les contraintes du milieu étant plus fortes qu'aux altitudes plus basses, le taux d'échec des jeunes plants peut être important et le stress subi par l'arbre au cours de sa croissance est à l'origine d'individus de taille réduite et de forme rabougrie (Körner, 2012b).

1.1.2 La décroissance des températures avec l'altitude : déterminant spatial de la treeline climatique à l'échelle mondiale

Les températures, et notamment leur décroissance qui déterminent la réduction période d'activité de la végétation en altitude, sont admises comme étant la principale contrainte de survie de l'arbre en haute montagne. Elles expliquent notamment l'organisation spatiale des différentes franges de l'ATE par réduction puis

disparition de certaines formes végétales. Elles sont en particulier à l'origine de la réduction de la taille des arbres puis de leur disparition en altitude. Les valeurs de température sont également utilisées pour déterminer la position potentielle de la limite supérieure de la forêt, correspondant donc en fait à la *treeline*, la limite théorique jusqu'à laquelle une forêt pourrait se reconstituer en altitude.

Dans un **premier point**, les causes biologiques déterminant la présence de l'arbre (> 2 mètres) ou de sa disparition en latitude seront détaillées. Ces contraintes biologiques déterminent la position de la limite supérieure de la forêt et varie donc forcément en fonction de la position géographique, notamment de la latitude, comme cela sera détaillé dans un **deuxième point**. Les formes dites climatiques de la limite supérieure de la forêt constituent ainsi des sentinelles de l'évolution des températures en altitude, là où les mesures manquent, comme cela sera vu dans un **dernier point**.

1.1.2.1 Le concept de niche écologique, central dans la compréhension de la mise en place de l'ATE

Les étages de végétation (collinéen, montagnard, subalpin, alpin et nival, Figure 4) habituellement reconnus en montagne sont associés à un ensemble de ceintures bioclimatiques dont la position varie avec la latitude du fait des variations des conditions climatiques. Körner *et al.* (2011) ont défini à partir des températures sept ceintures bioclimatiques au sein desquelles la position théorique de la *treeline* dite climatique - puisque fondée sur les exigences thermiques des arbres - délimitent en altitude les milieux sylvatiques des milieux asylvatiques.

En effet, la présence de l'arbre en tant que forme de vie que matérialise la *treeline* au sein de l'ATE est essentiellement conditionnée par les températures

quelle que soit la latitude. Les arbres, comme tout être vivant, présentent une gamme d'exigences écologiques qui conditionnent sa survie, définissant la niche écologique potentielle de chaque espèce, distincte de la niche écologique réalisée qui correspond à la position effectivement occupée par une espèce (Figure 7, Guisan *et al.* 2017). La notion introduite par Hutchinson (1957) permet de définir clairement l'hyperespace écologique théorique comme étant le domaine conceptuel dans lequel se situe la niche écologique potentielle, en distinction de l'espace géographique réel où la niche écologique réalisée peut être effectivement cartographiée. Pour les espèces de montagne, les températures sont le paramètre essentiel, au sein des innombrables paramètres qui définissent leur niche écologique d'une espèce (c'est-à-dire la gamme des conditions environnementales qui lui permettent d'assurer son cycle de vie). Les arbres en altitude sont principalement contraints par ces dernières et présentent une gamme de températures, notamment minimales, en deçà desquelles ils ne peuvent subsister (Körner, 2021).

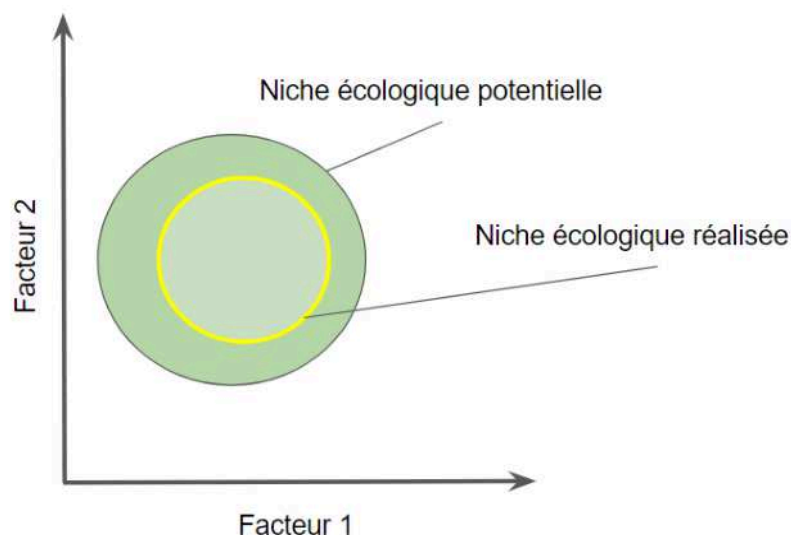


Figure 7 - Niches écologiques potentielle et réalisée : projection sur un plan prenant en compte deux facteurs environnementaux (D'après Guisan *et al.* 2017).

Körner et Paulsen (2004, 2014), ont déterminé un ensemble de paramètres thermiques permettant de prédire efficacement la position la *treeline* à l'échelle mondiale. Le premier paramètre est la durée de la saison de croissance qu'ils définissent comme la période pendant laquelle les températures sont supérieures à 0,9°C. Les auteurs ont déterminé que sa longueur minimale devait être de 94 jours. Ils ont également déterminé que la température au niveau de la zone racinaire moyenne pendant cette saison de croissance devrait être de 6,4°C. L'isotherme annuelle de 6,4°C permet ainsi de prédire la position des *treelines* dites climatiques : cette valeur théorique ne correspond évidemment que très partiellement aux situations concrètes, beaucoup plus variables dans l'espace et dans le temps, mais elle a le mérite de permettre le suivi cartographique de son évolution à l'échelle globale. Cet isotherme définissant la position potentielle de la *treeline* climatique sépare la haute montagne, dernières ceintures bioclimatiques arborées comprises entre 10°C et 6,4°C, et la zone basse alpine où la température moyenne annuelle est inférieures à 6,4°C et la saison de croissance inférieure à 94 jours.

Cependant, si cette limite globale théorique de l'arbre en tant que forme de vie est fixée par les critères précédents, chacune des espèces d'arbres présente une limite altitudinale maximale au-delà de laquelle leur croissance et leur survie n'est plus possible, et qui est donc dépendante de la température. Ainsi, seul un nombre restreint d'espèces arborescentes peut survivre au niveau de la *treeline* climatique (Figure 8 ; Körner, 2012 ; Holtmeier, 2009).

Par ailleurs, si les arbres de grande taille ne peuvent plus subsister au-delà de la *treeline*, les arbres en tant qu'espèce (< 2 mètres) peuvent, on l'a vu précédemment, néanmoins être présents à des altitudes plus élevées (jusqu'à la *tree species line*). En effet, les jeunes pousses d'arbres bénéficient des mêmes

avantages que les plantes herbacées de plus petite taille : le découplage avec les températures de l'air. Au stade juvénile, ces individus se développent mais ils cessent de croître à partir d'une certaine taille, ne persistent pour certains d'entre eux sous la forme d'arbres de petite taille et au port tortueux (*krummholz*) (Grace et al., 2002).

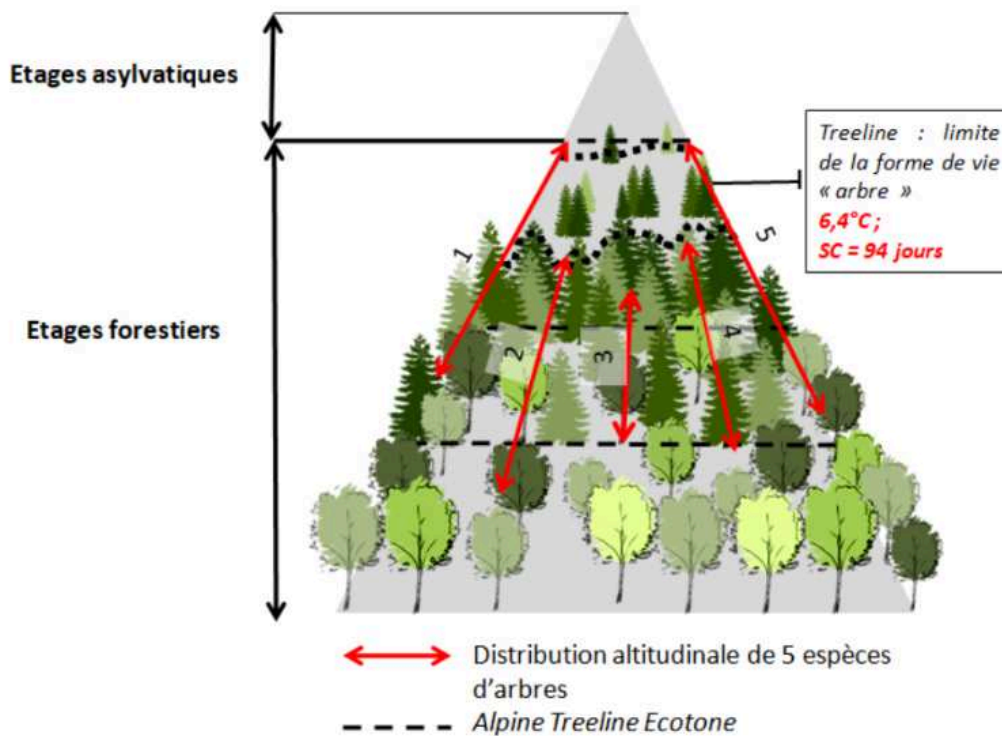


Figure 8 - Distribution altitudinale théorique de 5 espèces d'arbres par rapport à la position de la *treeline* climatique (D'après Körner, 2021).

1.1.2.2 Variation altitudinale de la position de l'ATE en fonction de la latitude

Le seuil de température est le point commun à l'ensemble des *treelines* à l'échelle mondiale. Cependant, les températures correspondant à ce seuil sont retrouvées à des altitudes variables principalement selon la latitude ce qu'Alexander

Von Humboldt (1807) avait déjà observé à partir de la position de la limite supérieure de la forêt. L'altitude de cette limite et sa composition spécifique (qui ne dépend pas seulement des critères thermiques, mais aussi pluviométriques ou édaphiques) varient en fonction de la latitude du massif considéré, avec une *treeline* plus haute vers les basses latitudes et, *vice versa*, plus basse vers les hautes latitudes où elle finit par rencontrer l'écotone forêt-toundra. Par exemple, on retrouve la *treeline* à des altitudes inférieures à 500 m dans l'hémisphère nord (vers 70°) comme dans l'hémisphère sud (vers 50-60°). À l'inverse, au niveau des tropiques et en particulier aux alentours du tropique du Cancer (environ 25°), la position de la *treeline* atteint environ 4 000 m (Körner, 1998, Figure 9).

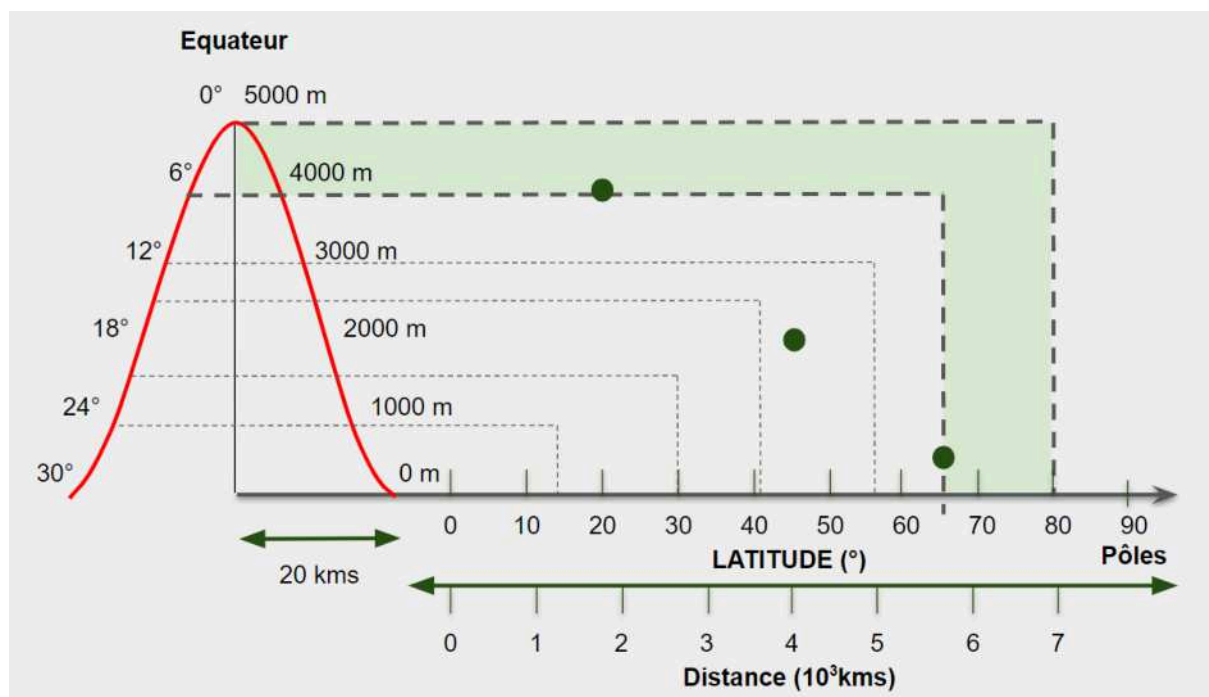


Figure 9 - Transposition des conditions retrouvées au niveau de l'Équateur en fonction de la latitude (en rouge) et position de la *treeline* au niveau de quelques latitudes (points verts). D'après Körner (1998 et 2021a).

1.1.2.3 La treeline, indicatrice de l'évolution du climat et monitrice de la biodiversité en haute montagne

La haute montagne, un espace à forts enjeux pour la biodiversité

Les écotones tels que celui de l'ATE sont des zones particulièrement riches pour la biodiversité (Grytnes *et al.*, 2006). Dans sa partie asylvatique, l'ATE présente une richesse spécifique élevée avec le recensement de 10 000 espèces dans le monde. Ces écotones forment en cela de véritables *hotspots* de biodiversité (Spehn et Körner 2005 ; GIEC/IPCC 2022). Cette richesse s'explique pour partie par la forte variation des conditions climatiques en altitude le long des versants montagneux et ce sur de courtes distances (quelques centaines de mètres) ; pour une autre partie, cela tient à la coexistence d'espèces d'ombre et de lumière. En comparaison, tel qu'illustré dans la figure 9, les variations environnementales concentrées sur quelques kilomètres en altitude correspondent à ceux observés sur des milliers de kilomètres en latitude.

Manifestations des changements climatiques en montagne

Les milieux de montagne, en tant qu'espace où se produit une variation climatique altitudinale extrêmement rapide sont particulièrement sensibles aux perturbations diverses et aux fluctuations du climat.

Dans son 6^e rapport (GIECC / IPCC, 2022), le GIEC a recensé les impacts et risques potentiels spécifiquement attendus dans les zones montagneuses. Il est en particulier attendu que les changements climatiques soient plus prononcés en altitude, notamment par une hausse plus rapide des températures (Pepin *et al.*, 2015). Les effets de ce changement thermique comprennent la modification

structurelle des écosystèmes, la disparition d'espèces notamment par la rétraction de leurs habitats potentiels, le déplacement de l'aire de répartition des espèces et des changements phénologiques (GIEC/IPCC, 2022). Les montagnes (mais également les hautes latitudes) pourraient aussi être sujettes à des précipitations plus fortes que le reste des espaces terrestres (Hoegh-Guldberg et al., 2018). Elles pourraient aussi changer de nature (enneigement moins fréquent).

La dynamique de l'ATE et le suivi de la hausse des températures

Des chercheurs (Neilson, 1993 ; Risser, 1995) ont montré que les écotones constituent des sites privilégiés pour étudier les changements climatiques actuels du fait de la plus grande sensibilité de ces espaces aux changements environnementaux. En réponse à la hausse rapide des températures associée aux changements climatiques en cours, l'aire de répartition des espèces est amenée à évoluer, et ce de manière particulièrement marquée en montagne en raison de l'intensité des gradients altitudinaux qui entraînent de grandes variations des conditions climatiques sur de courtes distances (Becker et Bugmann, 2001; (Pecl *et al.*, 2017).

Les étages de végétation et les communautés végétales associées devraient ainsi connaître une modification de leur distribution spatiale, voire de leur composition ceci se traduisant par une ascension de chacune de ces bandes de végétation (Lenoir et Svenning, 2013 ; Holtmeier et Broll, 2017 ; Liang *et al.*, 2018 ; Figure 10).

Les températures étant le premier facteur déterminant la position de la limite de la forêt et de l'arbre en montagne, la position de la *treeline* devrait théoriquement progresser en altitude (Grace *et al.*, 2002). Les semis, jusqu'ici limités dans leur

développement entre la *treeline* et la *tree species line*, devraient finalement croître pour atteindre la taille d'un arbre (> 2 mètres) au stade adulte.

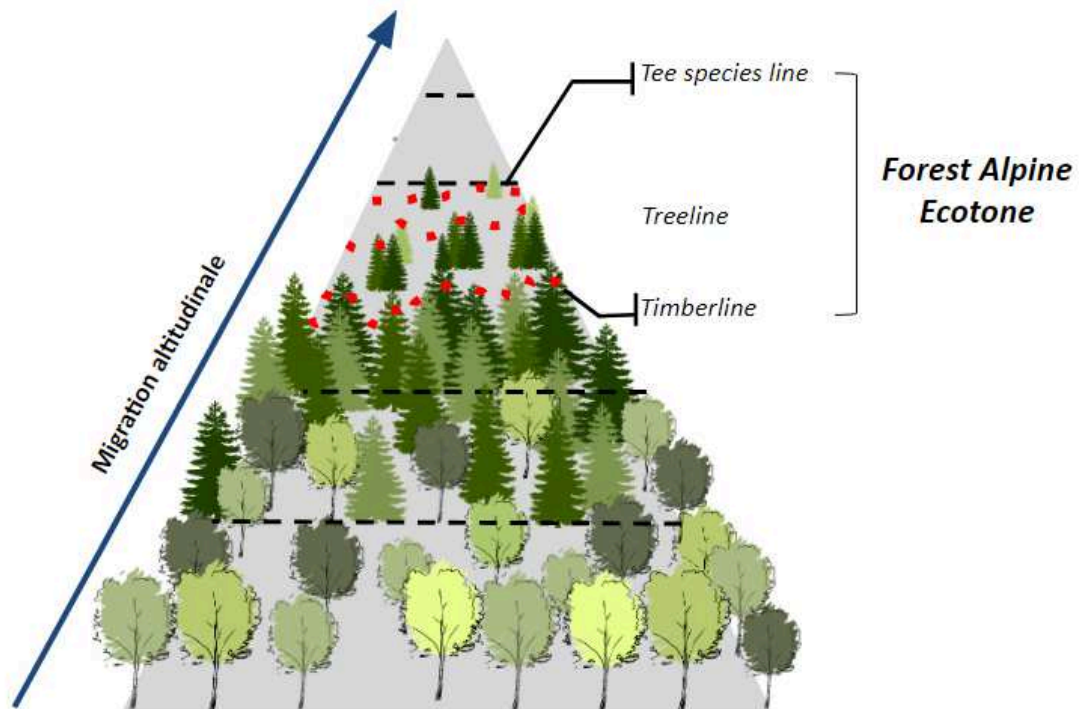


Figure 10 – Migration théorique des étages de végétation en altitude en lien avec la hausse des températures liée aux changements climatiques d'origine anthropique.

1.2 Description de l'ATE et de sa dynamique

L'ATE constitue un espace de transition dont la position théorique est régie à l'échelle globale, en première instance, par les températures comme exposé dans la première section. Cet espace marque le passage plus ou moins graduel entre un milieu arboré à un milieu dépourvu d'arbres. Cependant, lorsque l'on étudie et cartographie concrètement ce passage, il est souvent en décalage plus ou moins profond avec le seul jeu des facteurs climatiques et écologiques et apparaît profondément remodelé par l'action des sociétés humaines. En partie donc du fait de l'évolution du climat, mais pas seulement, la position de l'ATE n'est pas fixe dans le

temps et revêt un caractère dynamique aussi bien dans le temps que dans l'espace. Dans cette deuxième section, les fondements de la description de l'ATE et de sa dynamique seront posés. Les formes, issues de sa dynamique sont multiples et se traduisent au sein des paysages montagnards d'une part par un changement d'altitude (1.2.1) mais également par une reconfiguration spatiale de la limite supérieure de la forêt (1.2.2).

1.2.1 L'évolution altitudinale de l'ATE

Le changement de position altitudinale est un indicateur couramment employé dans la littérature scientifique pour décrire la mobilité de la limite supérieure de la forêt (Feuillet *et al.*, 2020). Si l'on suit l'hypothèse que sa position est principalement déterminée par la contrainte thermique, cette position devrait suivre l'évolution récente du climat pour tendre vers la position actuelle de l'isotherme 6,4°C, valeur déterminée par Körner et Paulsen (2004). Si globalement, une remontée générale en altitude de la *treeline* en accord avec le changement est effectivement mesurée (1.2.1.1), aux échelles régionales et locales les réponses de la *treeline* sont plus hétérogènes (1.2.1.2 ; Figure 11) ce qui laisse à penser que les mécanismes sous-jacents à la dynamique de l'ATE sont complexes, faisant par exemple intervenir la topographie ou les reconfigurations anthropiques.

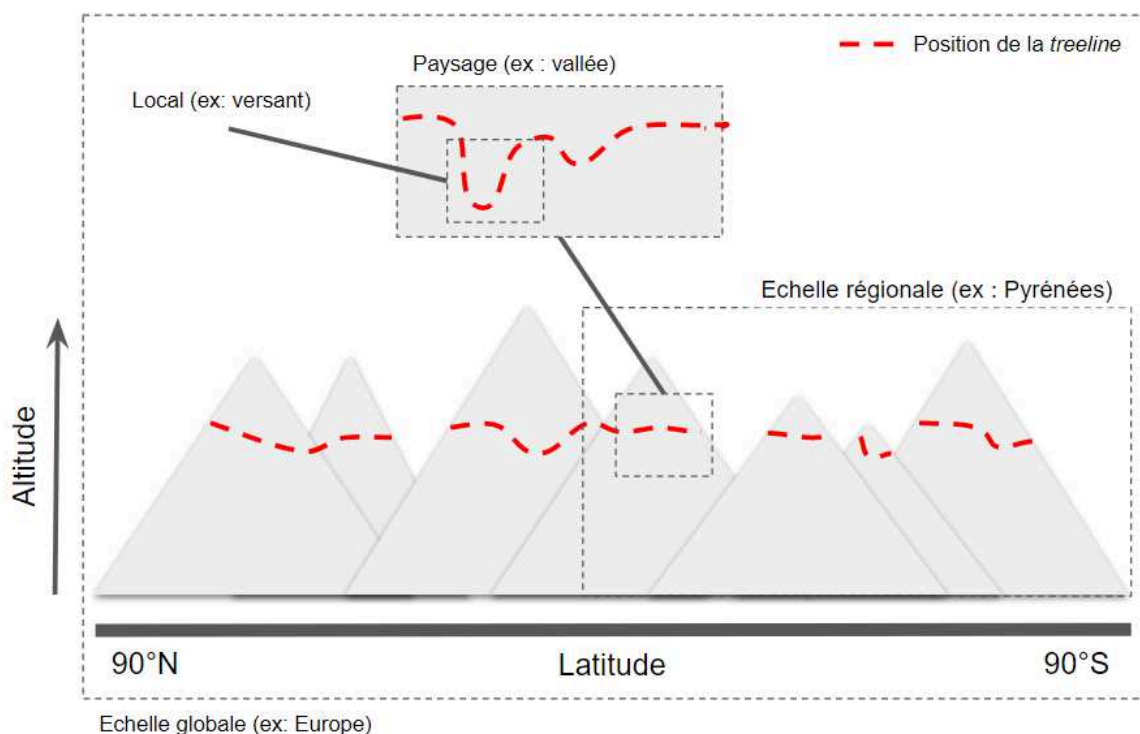


Figure 11 - Emboîtement des échelles : complexité croissante des mécanismes à l'origine de la position de la *treeline* aux échelles régionale et locale.

1.2.1.1 A l'échelle zonale : le couplage entre évolution des températures et position de l'ATE.

Les températures sont, comme détaillées précédemment, la principale cause de la formation de l'ATE. A une échelle globale, la position altitudinale de la *treeline* étant contrainte par les températures, celle-ci devrait effectivement remonter en altitude en réponse à la hausse des températures en cours (Körner et Paulsen, 2004). De ce point de vue, la *treeline* peut effectivement, si l'on raisonne à l'échelle globale, être considérée comme indicatrice des changements actuels du climat caractérisés notamment par la hausse tendancielle des températures. En tant que telle, sa position future peut de fait être prédite par l'évolution des températures globales puisqu'elle va tendre vers la nouvelle position de l'isotherme. Camarero et ses co-auteurs (2021) ont effectivement montré, en réalisant un échantillonnage de

37 *treelines* situées à différentes latitudes, que la hausse des températures a bien eu pour conséquence associée la croissance des arbres au niveau de la *treeline* durant le XX^e siècle.

Cependant, Körner (2012) rappelle que l'évolution de la position de la *treeline* demande un certain délai par rapport à la hausse des températures. L'auteur indique à ce titre que la position de la *treeline* principalement déterminée par les conditions climatiques présente un décalage temporel d'environ 50 à 100 ans sur sa position attendue. Ce retard serait notamment expliqué par les phases de recrutement qui ne réussissent pas toujours, en fonction des situations météorologiques concrètes. La croissance d'un arbre adulte est par ailleurs un processus lent.

1.2.1.2 À une échelle plus fine : le décalage entre *treeline* potentielle et *treeline* réalisée

Harsch *et al.* (2009) ont réalisé une analyse mondiale de l'évolution de l'altitude de la *treeline* à partir de 166 sites. Ils ont quantifié une remontée en altitude sur 52 % de ces sites. Au sein des autres sites, la *treeline* n'a pas changé d'altitude ou était à une altitude plus basse. Cette étude fait donc un constat majeur : la progression en altitude de la forêt est non systématique et spatialement hétérogène. Cela se traduit par une position effective de la *treeline* localement plus basse que la position potentielle de la *treeline* définie selon Körner et Paulsen (2014 ; Figure 12). Cette dernière correspond en fait à une *treeline* climatique, décalque des contraintes biologiques du développement de l'arbre.

Si les arbres peuvent être présents au niveau de la limite potentielle supérieure de la forêt ceux-ci peuvent, indépendamment de raisons biologiques, être absents à cette altitude malgré des conditions théoriquement favorables à leur

présence. C'est pourquoi on parle alors de *treeline* réalisée. Ce constat confirme que le climat ne régit pas seul la présence de l'arbre aux échelles subrégionales et que le décalage entre ces deux limites doit être expliqué par d'autres mécanismes écologiques ou par l'action anthropique. Il se traduit notamment par une progression hétérogène, une stagnation, voire une régression de la position de la *treeline* localement (Holtmeier et Broll, 2005).

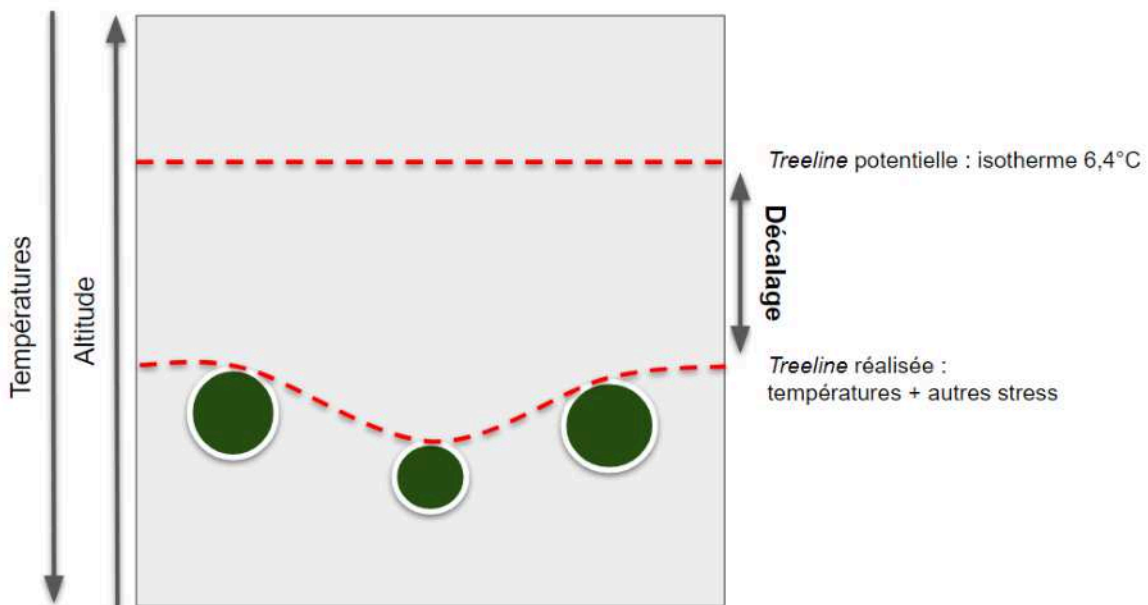


Figure 12 - Décalage entre la position attendue (*treeline* potentielle) et sa position effective (*treeline* réalisée) d'après les critères établis par Körner et Paulsen (2014). D'après Case et Duncan (2014).

1.2.2 Les différentes formes de l'ATE

La forme de l'ATE désigne la distribution spatiale des arbres au sein de la bande de transition. La lecture de la réponse de la *treeline* aux changements de conditions du milieu revêt un caractère majeur dans la compréhension de la dynamique de l'ATE (Harsch et Bader, 2011 ; Dearborn et Danby, 2020 ; Bader *et al.*, 2021 ; Birre *et al.*, 2023).

La diversité de la structure spatiale correspondante a été décrite par Bader *et al.* (2021) en coupe ou en plan. Cette description de la structure spatiale doit permettre de révéler les processus biologiques sous-jacents et donc d'interpréter le changement d'altitude de l'ATE et les écarts quantifiés entre treeline potentielle et treeline réalisée.. En particulier, la combinaison des typologies de forme vues en coupe ou en plan permettent de révéler des processus écologiques sous-jacents potentiellement à l'œuvre (Bader *et al.*, 2021 ; Figure 13).

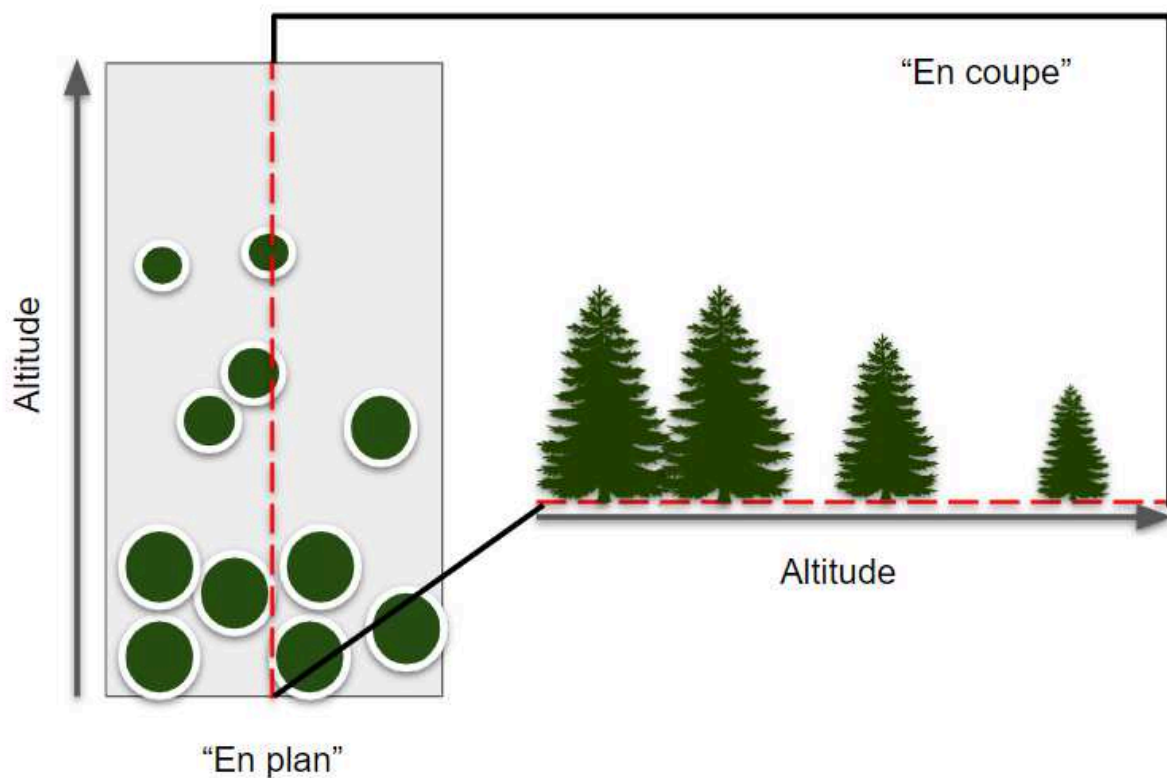


Figure 13 - Angles de description selon lesquels sont définies les deux typologies de Bader *et al.* (2021).

En tant que telle, la forme constitue, comme Harsch et Bader (2011) le soulignent, « une clé potentielle pour comprendre la dynamique de la *treeline* »².

² Traduction libre du titre de l'article publié par Harsch et Bader (2011) : Harsch, M. A., & Bader, M. Y. (2011). Treeline form – a potential key to understanding treeline dynamics. *Global Ecology and Biogeography*, 20(4), 582-596.

Harsch *et al.* (2009) montrent aussi la complémentarité de l'analyse de la forme avec celle de l'altitude, certaines formes étant plus ou moins associées à une progression altitudinale de l'ATE. Les deux typologies de Bader et de ses co-auteurs (2021) seront décrites ci-dessous. La combinaison de ces deux typologies permet d'envisager les différents cas de figure observables et ainsi de guider notre étude des sites pyrénéens.

1.2.2.1 En plan

Bader et ses co-auteurs (2021) ont proposé une première typologie de formes de l'ATE à l'échelle d'un versant, décrivant ainsi trois formes principales de la limite supérieure de la forêt distinguant les formes discrètes, diffuses et en îlots. Cette dernière catégorie est elle-même divisée en îlots isotropiques et anisotropiques. Cette première typologie de formes considère la distribution spatiale des arbres indépendamment de leur taille (Figure 14). Les auteurs caractérisent les types en fonction de deux critères : le changement de densité des arbres et le degré de regroupement des arbres si l'écotone se prolonge jusqu'à la *tree species line*.

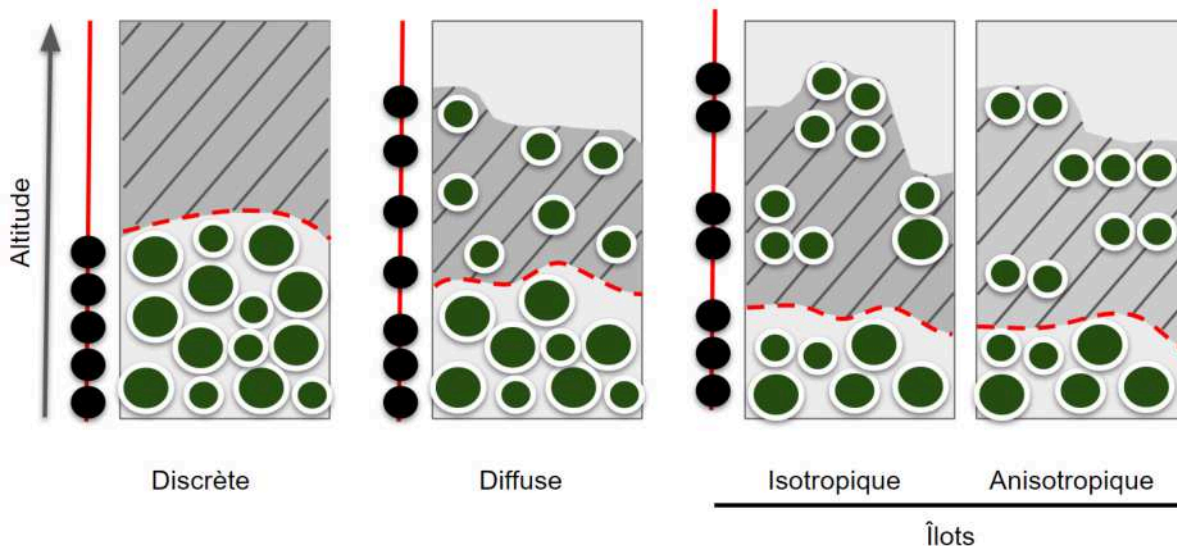


Figure 14 – Typologie de la forme de l'ATE en plan. Les rectangles correspondent à un versant et les points verts aux arbres. La ligne en pointillé rouge délimite la *timberline*. La ligne rouge correspond à un transect altitudinal sur lequel est schématisé la densité des arbres en fonction de l'altitude. La zone hachurée correspond à la zone dans laquelle la mortalité est trop élevée pour que des semis se développent de manière optimale. D'après Bader *et al.*, 2021.

Ainsi selon ces deux axes, **la forme discrète** est caractérisée par un changement abrupt de la densité des arbres au sein de l'écotone. En effet, celui-ci se termine de manière nette avec le passage sans transition d'une zone densément arborée vers une zone asylvatique. Du fait de cette configuration, au-delà de la limite de l'arbre, les jeunes plants sont peu présents, voire absents.

Dans le type **forme diffuse** à l'inverse, le changement de densité du couvert arboré est faible, la densité étant similaire ou diminuant très graduellement depuis la *timberline* vers la *tree species line*. Le degré d'agrégation est lui-aussi faible au sein d'écotones diffus, ceux-ci étant caractérisés par une dispersion des arbres relativement homogène au sein de la bande de transition.

De manière générale, **la forme en îlots** est caractérisée, comme la forme diffuse, par une densité d'arbres au-delà de la *timberline* qui reste relativement

régulière au sein de l'ATE. Cependant, la distinction majeure entre ces deux formes réside dans le degré de regroupement des arbres au-delà de la *timberline*. Pour la forme en îlots, le regroupement des arbres plus élevé qu'au sein de la forme diffuse. La distribution des îlots peut être isotropique, lorsque les îlots sont de forme arrondie ou anisotropique s'ils sont étirés suivant un axe.

1.2.2.2 En coupe

En coupe, Bader *et al.* (2021) décrivent quatre types principaux tenant compte cette fois-ci de la taille et de la forme des arbres (Figure 15). Cette seconde typologie distingue 4 formes principales : abrupte, graduelle, changement abrupte vers un *krummholz* et changement graduel vers un *krummholz*. Deux critères de variation sont ainsi pris en compte pour cette typologie : la taille des arbres et leur degré de déformation.

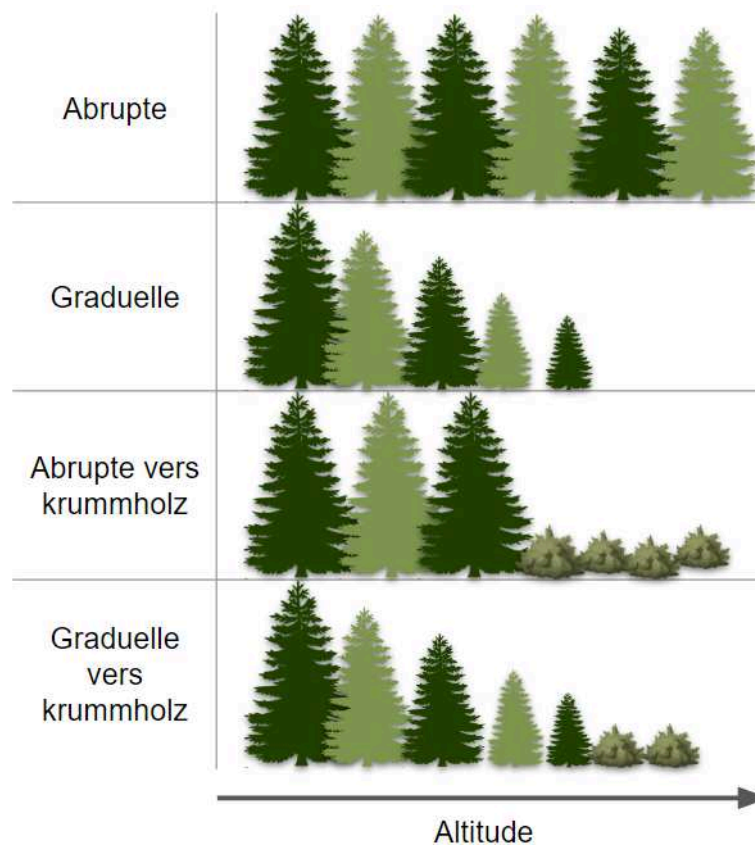


Figure 15 - Formes de l'ATE en coupe (d'après Bader *et al.*, 2021).

La forme abrupte caractérise le passage net entre une forêt formée de grands arbres vers l'absence de végétation arborée. Dans ce cas de figure, la taille de l'ATE est très réduite à une ligne de part et d'autre de laquelle la taille des arbres change brusquement avec en aval des arbres de grande taille et en amont une disparition de l'arbre, même sous forme rabougrie.

La variante de **la forme abrupte vers un *krummholz*** désigne cette fois-ci le passage net de la forêt à une formation comprenant des arbres rabougris. La taille des arbres change également brusquement, depuis une forêt vers une formation aux arbres très déformés et de petite taille.

Pour **la forme graduelle**, la sortie de la forêt s'effectue de façon très progressive, la taille des arbres décroissant avec l'altitude pour atteindre finalement la formation asylvatique. Dans ce troisième cas, la taille des arbres décroît graduellement sans que des arbres déformés apparaissent en lisière supérieure.

À l'inverse, comme pour la forme abrupte, une **forme de transition graduelle vers un boisement en *krummholz*** peut être observée sur certains versants. Dans ce quatrième cas, la taille des arbres décroît progressivement avec des arbres rabougris aux formes déformées en *krummholz*.

1.3 Causes écologiques et anthropiques de la dynamique de l'ATE

Du fait de leur position marginale, l'ATE constitue un objet particulièrement sensible aux évolutions de l'environnement et notamment aux changements climatiques, mais aussi à l'emprise ou la déprise des sociétés rurales. Sous l'effet

des changements climatiques et de ceux des usages et des pratiques agro-sylvo-pastorales, les transformations qui affectent les paysages de montagne sont plus ou moins fortes et complexes.

Du fait de cette combinaison de changements socio-environnementaux, la progression de la forêt en altitude n'est ni systématique ni homogène comme détaillé dans les sections précédentes . La seule hausse des températures n'explique donc pas la dynamique de l'ATE. Cette troisième section détaille les facteurs pouvant avoir un impact sur la dynamique de l'ATE précédemment décrite.

L'hypothèse centrale de cette thèse est que l'évolution de la position et de la structure spatiale de l'ATE dans le temps est intrinsèquement modulée par un ensemble de processus se combinant à différentes échelles d'espace et de temps (Figure 16 ; Harsch *et al.*, 2009 ; Hansson *et al.*, 2021 ;). La combinaison locale de ces facteurs peut, dans le contexte de la hausse des températures actuelles, soit accentuer les effets des changements climatiques au sein de ces paysages, soit au contraire les atténuer.

Dans cette section sont d'abord décrits les processus biologiques et écologiques (mortalité, dépérissement, croissance, formation des tissus, etc.) potentiellement impliqués dans les dynamiques précédemment décrites (**1.3.1**). Ensuite, dans les sous-sections **1.3.2 à 1.3.4** seront décrits les principaux facteurs atténuateurs ou amplificateurs de ces processus et les effets potentiels de forçage de la dynamique de l'ATE qu'ils impliquent.

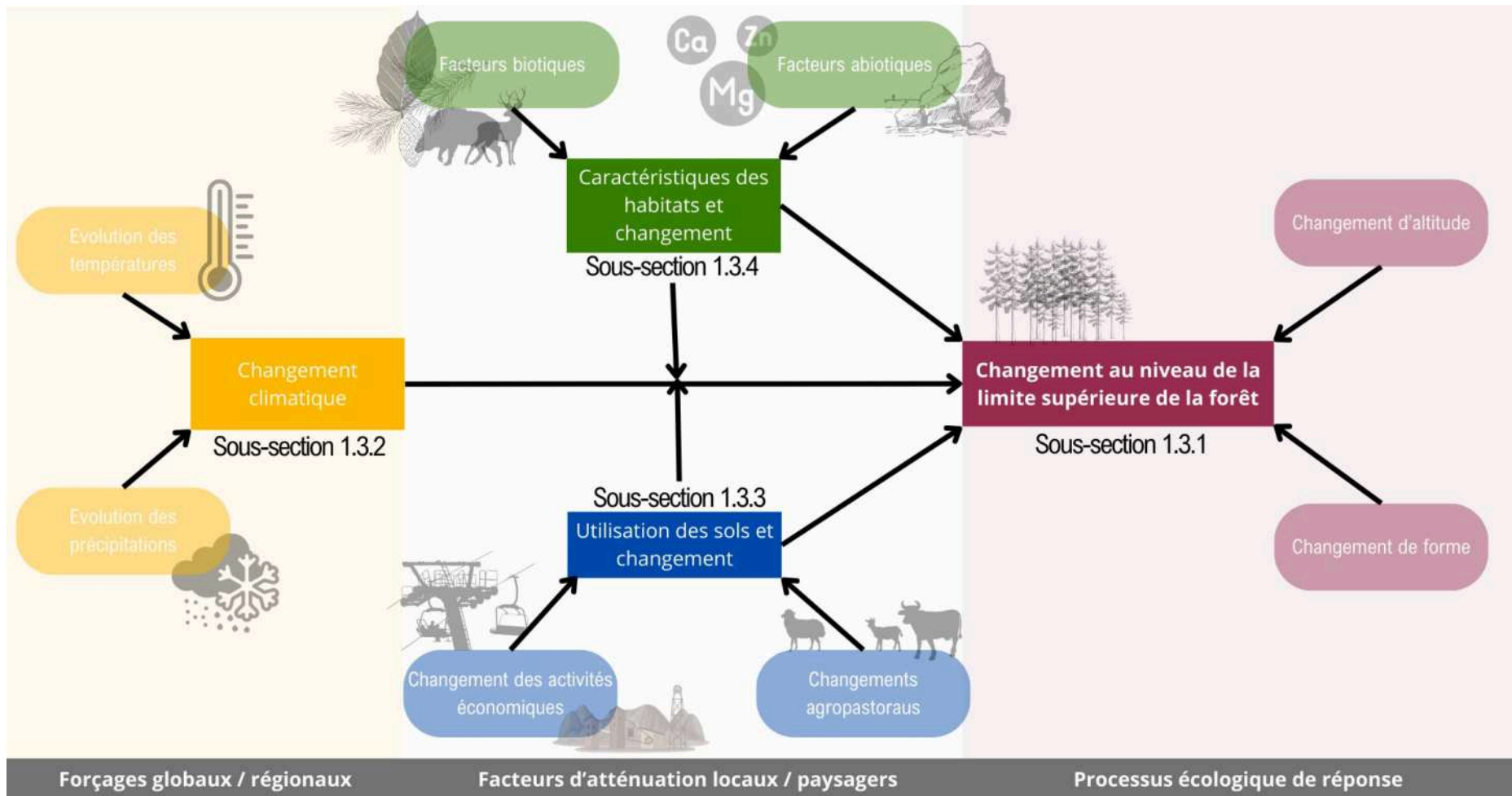


Figure 16 - Synthèse des principaux forçages de la dynamique d'Alpine Treeline Ecotone.

1.3.1 Les processus écologiques et biologiques sous-jacents

1.3.1.1 Processus écologiques sous-jacents aux types de forme de l'ATE

Bader et ses co-auteurs (2021) et Harsch et Bader (2011) ont déterminé pour chacun des types de forme précédemment décrits les processus écologiques et biologiques déterminant l'ATE et à l'origine de la forme que la limite affecte. Ils distinguent des processus écologiques de premier, second et troisième niveau. Les processus de premier niveau incluent la limitation de la croissance de l'arbre, le dépérissement des individus ou leur mortalité. Ils désignent en fait les processus qui affectent le bon développement de l'arbre. Les mécanismes de second niveau sont considérés par les auteurs comme induits par les précédents et, comme tels, à l'origine de la variabilité des processus de premier niveau. Ces derniers agissent comme un stress, modulant plus ou moins les processus de premier niveau. Enfin, dans la même logique les processus de troisième niveau modulent quant à eux les processus de second niveau. Ceux-ci correspondent en particulier à des effets de voisinage (ombre par exemple). La localisation de l'ATE (latitude, exposition par exemple) qui fait varier les conditions locales et les caractéristiques des espèces présentes module, quant à elle, ces trois niveaux de processus. Ci-après sont décrits, selon Bader et ses co-auteurs (2021), ces différents processus en fonction de la forme observée et l'angle sous lequel il est décrit (« en coupe », ou « en plan »).

- « En plan »

Que les formes soient discrètes, diffuses ou en îlots (sans distinguer les formes isotropiques ou anisotropiques), c'est la mortalité au sein ou au-delà de l'ATE qui constitue le processus de premier niveau révélé par cette description. Ainsi la forme discrète est-elle caractérisée par une mortalité au-delà de l'ATE et non en-deçà, en raison de la présence d'arbres densément regroupés. A l'inverse, les formes diffuses ou en îlots sont marquées par une mortalité plus forte au sein de l'ATE.

Pour la première forme (discrète), d'autres éléments de stress ou des dommages causés par diverses sources (par exemple, la présence d'herbivores) peuvent être à l'origine d'une mortalité élevée au-delà de l'ATE et empêchant soit l'implantation des semis, soit la survie de jeunes plants. Concernant les formes diffuse ou en îlots, l'hétérogénéité de l'environnement au sein duquel se met en place l'ATE serait en cause, ainsi que le hasard pour la forme diffuse. Plus particulièrement, la forme diffuse pourrait aussi être causée par une production limitée de graines, en nombre de graines ou d'années favorables à leur germination. Pour la forme en îlots, les auteurs avancent l'hypothèse de plusieurs autres facteurs de contrôle tels que la « [...] dispersion regroupée des graines, la reproduction clonale, des rétroactions positives avec le couvert arboré - microclimat *via* la redistribution du vent et de la neige (abrasion, moisissures des neiges, courte saison de croissance) »³ (Bader *et al.*, 2021, p.270 [Traduction libre]).

³ « ...clustered seed dispersal, clonal reproduction, or positive feedback tree cover– microclimate via wind and snow redistribution (abrasion, snow moulds, short growing-season)» (Bader *et al.*, 2021 p. 270)

- « En coupe »

Observée « en coupe », la configuration de chacun des ATE en fonction cette fois-ci de la position et de la stature des arbres permet de poser l'hypothèse de l'existence de processus écologiques indiscernables par une vision « en plan » .

Ainsi la forme abrupte est-elle associée, toujours selon les auteurs, à une forte mortalité des semis. Cette mortalité est souvent associée à une dessiccation de la plante, en hiver par le froid, mais aussi à une évapotranspiration forte en période estivale, à la photoinhibition liée à un excès de lumière et réduisant la vitesse de la photosynthèse, au gel ou aux caractéristiques du sol. Lorsque cette forme abrupte est associée à une formation à *krummholz*, cela suggère sinon un dépérissement, du moins une grande difficulté à croître au niveau de ces ligneux qui ne deviennent jamais vraiment des arbres. Ce passage vers des arbres bas et déformés serait ainsi lié à un processus de dessiccation notamment l'hiver, auquel il faut ajouter le rôle des moisissures liées à la présence de neige, celui du broutage ou encore celui de l'abrasion, qui désigne l'action d'usure ou de frottement causée par des éléments extérieurs tels que le vent ou des particules de glace.

Dans la forme graduelle, la croissance des arbres est limitée du fait de la remontée en altitude. Associée à un déficit de chaleur, elle ne permet plus la formation des tissus et donc la croissance de l'arbre. Lorsque la forme graduelle passe par la présence de *krummholz*, la croissance est également limitée, mais elle est plus clairement associée au dépérissement d'un certain nombre d'individus. Ces deux processus de premier niveau sont là encore associés à une limitation de la formation des tissus, mais aussi, comme dans le cas de la forme abrupte avec *krummholz*, à la dessiccation hivernale, au broutage ou encore à l'abrasion.

1.3.1.2 Lien entre forme et progression altitudinale

Les formes et leurs processus écologiques sous-jacents décrits d'une part « en plan » et « en coupe » permettent de décrire 12 types d'ATE dont les processus liés à leur formation varient en fonction de ces combinaisons (Tableau 1).

Tableau 1 - Processus écologiques de premier niveau impliqués dans les différentes formes. D'après Bader *et al.* (2021).

	Discrète	Diffuse	Îlots
Abrupte	Mortalité	Mortalité	Mortalité
Graduelle	Limitation de croissance	Limitation de croissance et mortalité	Mortalité, limitation de croissance
Abrupte krummholz	+ Limitation de croissance, dépérissement	Limitation de croissance, dépérissement, mortalité	Mortalité, dépérissement, limitation de croissance
Graduelle krummholz	+ Limitation de croissance et dépérissement	Limitation de croissance, dépérissement et mortalité	Mortalité, dépérissement, limitation de croissance

Bader *et al.* (2021) distinguent les formes dans lesquelles la densité du couvert forestier est homogène sur l'ensemble de l'ATE de celles dont le couvert est hétérogène. Les premières concernent les formes discrètes et les deuxièmes renvoient aux formes diffuses et en îlots. Dans le premier cas, l'établissement des arbres serait possible dans l'ensemble de l'ATE. Dans le cas des formes diffuses ou en îlots, l'établissement des arbres n'est possible que partiellement sur l'ATE et, si, par le passé, des arbres étaient présents, ils n'ont pas survécu. Les auteurs avancent trois causes majeures potentielles pouvant expliquer cette disparité dans la présence des arbres : 1) La *treeline* est en train de progresser en altitude ; 2) Les sites propices à l'établissement des arbres sont en faible nombre ; 3) les arbres présents sont des vestiges : la forêt était plus dense par le passé et s'est ouverte (Figure 17).

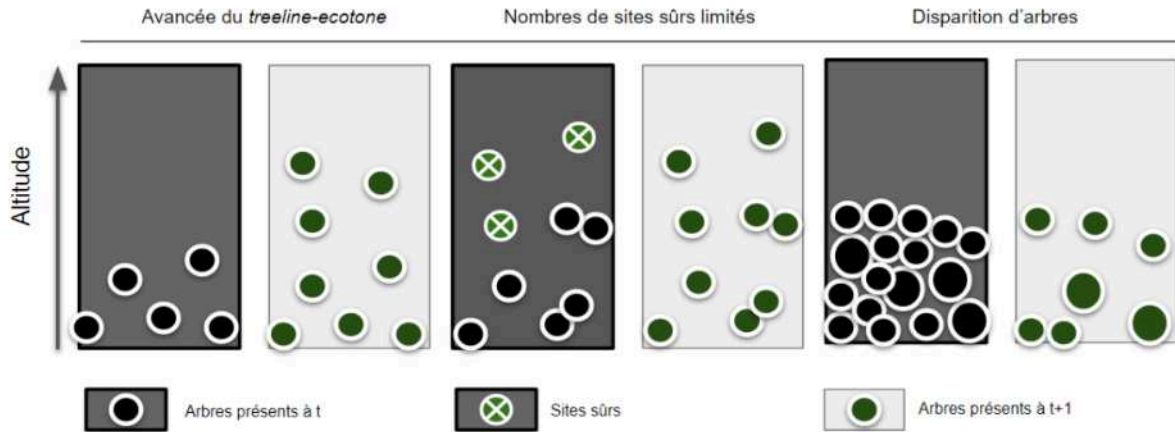


Figure 17 - Hypothèses posées par Bader *et al.* (2021) quant à l'existence des formes diffuses ou en îlots. Les sites favorables à l'implantation d'arbres correspondent aux sites dits sûrs.

En plus de la disparité dans l'évolution de la position de la *treeline*, Harsch *et al.* (2009) ont observé un lien entre la configuration spatiale des arbres au niveau de la *treeline* et la progression de cette dernière. En particulier, ils ont observé que 80 % des *ATE* graduels (diffuses dans leur étude) ont progressé en altitude, pour 25 % des *ATE* abrupts, en îlots ou avec *krummholz*. La mobilité spatiale des *ATE* graduels n'étant limitée que par la croissance des individus, elle-même contrainte par les températures, l'élévation des températures favorise donc la progression en altitude de ce type de forme.

Treml et Veblen (2017) ont eux-aussi comparé les réactions des formes de l'*ATE* en réponse aux changements climatiques, particulièrement de la hausse des températures. Ils ont inventorié sept sites au sein desquels ils ont distingué trois formes principales : diffuse, abrupte et avec *krummholz*. Si cette typologie est moins précise que celle proposée ultérieurement par Bader *et al.* (2021), elle permet néanmoins d'éprouver le constat fait par Harsch *et al.* (2009). Les auteurs ont montré l'importance de la contrainte par la sécheresse, plus forte lorsque les limites

sont abruptes. Concernant les *ATE* diffus où la limitation se situe dans la longueur de la saison de croissance de la végétation dépendante de la température moyenne, , les auteurs ont montré que la croissance est en augmentation pendant la période étudiée. La plus grande augmentation de croissance des arbres concernent les formes en *krummholz*, ce qui amène les auteurs à suggérer que ces formes sont celles qui réagissent le plus à la limitation de croissance est la plus prononcée du fait des températures.

1.3.2 Autres éléments du forçage climatique

Outre les températures et leurs effets sur la position de l'*ATE* décrits au travers des deux premières sections, les précipitations et les caractéristiques générales du climat ont, en fonction de l'échelle considérée (globale vers régionale), une incidence sur la dynamique de l'*ATE*. Trois facteurs climatiques sont ici examinés, le gel (1.3.2.1), le vent (1.3.2.2), les précipitations sous forme de neige (1.3.2.3).

1.3.2.1 Le gel

Si les valeurs des températures et la durée de la saison d'activité de la végétation sont effectivement indissociables de la limite potentielle de la *treeline*, les fluctuations des températures ont des incidences sur la physiologie des arbres ou sur certains paramètres écologiques qui peuvent influencer la dynamique de l'écotone à des échelles plus fines.

Le premier point concerne **la formation des tissus végétaux**. Un des stress pesant sur les arbres est causé par le gel et les dommages qu'il peut occasionner. Bien que les arbres situés à ces altitudes aient développé des mécanismes de résistance au

froid, les conséquences du gel sont importantes (Körner, 2012a). Le gel, c'est-à-dire la changement d'état de l'eau (du liquide au solide) lors du passage des températures en-deçà de 0°C, s'accompagne d'une augmentation de volume de l'eau avec les dommages que cela peut provoquer sur les tissus. Le gel hivernal a en particulier un impact important sur la croissance, le développement et la survie des graines (Bigras *et al.*, 2014). Si les périodes de gel sont généralement hivernales, des périodes de gel tardif peuvent également avoir lieu pendant la saison de croissance et causer des dommages importants notamment au niveau des méristèmes apicaux mais aussi latéraux. Ces moments de gel tardifs, surtout lorsqu'ils s'inscrivent dans des périodes de faibles précipitations, diminuent ainsi aussi bien la croissance verticale que la croissance radiale des arbres (Sakai et Larcher, 2012).

D'autres phénomènes se situent au niveau des sols. Le gel pénétrant dans le sol présente également des effets non négligeables sur les plantes. Ils limitent notamment la **capacité des arbres à prélever de l'eau et des minéraux dans le sol** (Sakai et Larcher, 2012 ; Mayr *et al.*, 2014)

1.3.2.2 Le vent

Avec l'altitude, la vitesse du vent tend à augmenter. Holtmeier (2009) compare même cette vitesse à celle qui est mesurée au niveau des côtes océaniques à tendances orageuses. Il précise aussi que la vitesse du vent est généralement plus élevée au niveau des zones extratropicales. D'après Holtmeier et Broll (2005), les effets du vent jouent surtout sur les modulations de la position de la *treeline* à une échelle fine (du local au microsite). La vitesse varie également en fonction de la position du massif considéré par rapport à la direction des vents

dominants et elle est généralement inférieure dans les zones intérieures (Fliri, 1975). Holtmeier et Broll (2010) ont fait la revue de la littérature concernant les effets du vent sur les arbres au niveau de l'ATE par une. Ils indiquent ainsi que le vent affecte les arbres et leur environnement tant sur des aspects physiologiques que physiques.

L'amplification de la dessiccation

Les arbres exposés à des vents forts et récurrents subissent des pertes en eau qui peuvent, si son intensité et sa vitesse sont élevées, amplifier la dessiccation de l'arbre au niveau de l'ATE. Néanmoins, cette dessiccation occasionnée par le vent et les pertes en eau qui en résultent sont inférieures à l'évapotranspiration occasionnée par des températures élevées (Baig et Tranquilini, 1980).

Le rôle du vent sur les propriétés du sol

Outre l'érosion éolienne sur les sols nus ou à couvert végétal discontinu, le vent est un agent qui modifie profondément les propriétés du sol, notamment en termes de capacité de rétention de l'eau nécessaire à la survie des arbres. Le déficit en humidité et en nutriments lorsqu'il y a érosion éolienne agit défavorablement dans la régénération de la forêt au niveau de ces sites (Kullman, 2005, 2021).

La dispersion des graines par anémochorie

Le vent est, en revanche, un agent favorable à la progression altitudinale de la limite supérieure de la forêt, en transportant et en dispersant les graines (anémochorie). En effet, parmi les modes, le vent compte parmi les modes les plus fréquents de dissémination des graines, notamment pour les espèces d'arbres retrouvées au niveau de la limite supérieure de la forêt. De nombreuses études menées sur différentes espèces d'arbres retrouvés au niveau de l'ATE mentionnent

ce mode de dispersion, telles que celle de Sindewald *et al.* (2020) concernant deux espèces nord-américaines, l'épinette d'Engelmann (*Picea engelmannii*) et le sapin subalpin (*Abies lasiocarpa*) ou encore celle de Vitali *et al.* (2019) à propos du pin de Bosnie (*Pinus heldreichii*).

Le rôle du vent sur le couvert neigeux

L'emplacement, la profondeur, la durée et la densité du couvert neigeux sont largement déterminés par la vitesse du vent et sa direction (Holtmeier et Broll, 2010). Les arbres constituent des obstacles qui entraînent autour d'eux, en fonction de la direction du vent et de sa vitesse, une accumulation d'une quantité variable mais parfois importante de neige et donc une profondeur et une densité neigeuse plus importante à l'entour des arbres. En particulier, les îlots plus ou moins linéaires et continus au sein des ATE sont propices à l'accumulation de neige. Ces secteurs agissant comme des pièges à neige restent enneigés tardivement (Hiemstra *et al.*, 2002 ; Holtmeier, 2009 ; Paradis *et al.*, 2016 ; Figure 18).

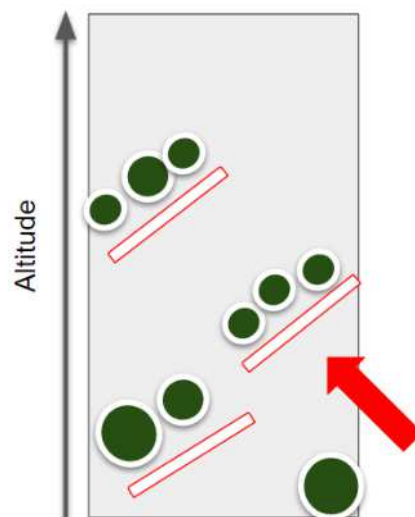


Figure 18 - Secteurs favorables à l'accumulation de neige (rectangles rouges) par rapport à la direction du vent dominant (flèche rouge) au sein d'un ATE dont les arbres (cercles verts) sont regroupés îlots allongés.

Anémomorphoses et l'ATE

Les formes liées au vent (anémomorphoses ; Holtmeier et Broll, 2010 ; Lacoste et Salanon, 2010, p. 101 ; Kašpar *et al.*, 2017) sont fréquentes pour les arbres situés sur l'ATE. L'action du vent se traduit dans le paysage subalpin par la présence d'arbres aux formes rabougries ou dites « en drapeau », liées au fait que les rameaux situés « au vent » se développent mal, le vent atrophiant les bourgeons (Figure 19). Dans la même logique, la taille des arbres affectés par des vents réguliers et forts est plus réduite que celle des arbres qui en sont protégés (sous le vent). Les arbres situés au sein de sites exposés au vent présentent en particuliers des cimes irrégulières. Les arbres exposés au vent ont tendance à voir leur croissance radiale plus importante que la croissance axiale (Bonnesoeur *et al.*, 2016) bien que cette croissance axiale soit asymétrique.

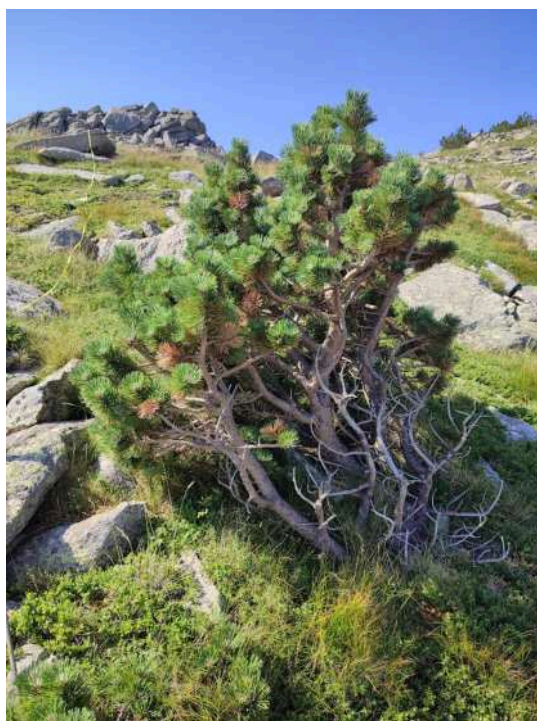


Figure 19 - Pin à crochets (*Pinus uncinata*) régulièrement exposé à des vents forts. La croissance des branches étant inhibée par l'action du vent, la partie de l'arbre la plus exposée est atrophiée (photographie D. Birre , 2022).

Effets du vent sur la disposition des arbres au sein de l'ATE

Par-delà la morphologie même de l'arbre, le vent affecte également la disposition de ces derniers en favorisant la présence d'îlots d'arbres. De manière générale, le vent agit sur la structure de la végétation en accentuant le contraste entre les sites exposés et les îlots où les arbres créent leur propre abri (Kašpar *et al.*, 2017).

1.3.2.3 Le rôle des précipitations sous forme de neige

Rôle de protection des semis

Protection contre le froid - Au niveau de l'ATE, les conditions climatiques hivernales accentuent la rudesse de l'environnement dans lequel se développent les arbres à cette altitude. La neige joue, dans ces conditions, un rôle majeur dans la protection des semis, des jeunes plants durant les premiers stades de développement, ainsi que des ligneux bas notamment en maintenant une température au niveau du sol plus élevée pendant la période hivernale et en réduisant les effets inhibiteurs du vent et protègent les semis du gel (Baumeister et Callaway, 2006 ; Danby et Hik, 2007 ; Renard *et al.*, 2016). Battlori *et al.* (2009) ont montré, à partir de l'exemple du Pin à crochet (*Pinus uncinata*), que les semis se développant pendant des hivers faiblement enneigés ont un taux de mortalité supérieur à ceux qui ont connu des hivers avec une couverture neigeuse plus abondante.

Protection contre l'action de la faune - La couverture neigeuse, si elle est suffisamment importante fournit également une protection aux jeunes arbres contre

la faune qu'elle agisse par prédation ou en occasionnant des dégâts sur les individus (Baumeister et Callaway, 2006 ; Holtmeier, 2009).

Protection contre la photoinhibition - L'excès de lumière en altitude peut provoquer un ralentissement de la photosynthèse (photoinhibition). Les semis recouverts d'une couche de neige sont protégés de cet excès de lumière. En l'absence de cette protection, les semis sont prédisposés à la photoinhibition (Ball *et al.*, 1991 ; Baumeister et Callaway, 2006)

Couvert neigeux et durée de la saison de croissance

Le maintien du manteau neigeux conditionne la durée de la saison de croissance (Körner *et al.*, 2003). Barbeito *et al.* (2012) ont montré qu'une fonte des neiges tardive était la cause d'une mortalité élevée, bien que celle-ci soit modulée en fonction de l'espèce considérée. Cependant, les conséquences d'une fonte des neiges tardive sont contrastées, car elle est aussi associée à une croissance plus importante des arbres. Walsh *et al.* (1994) ont tiré des conclusions similaires : les zones enneigées que ce soit de manière prolongée ou de manière raccourcie ne sont pas favorables à la présence ou au développement des arbres.

Avalanches et forme de l'ATE

La neige, par son action, module également la forme de l'ATE. Camarero *et al.* (2000) ont par exemple constaté que les ATE soumis à des avalanches de neige ont tendance à adopter une forme allongée. Walsh *et al.* (1994) ont aussi démontré que l'ATE est drastiquement modulée par la survenue d'avalanches. Ces phénomènes agissent localement fortement et est à l'origine du décalage entre l'ATE

constaté sur un site impacté par les avalanches et l'ATE tel qu'il serait s'il était contraint uniquement par le climat.

1.3.3 Le forçage anthropique : emprise et déprise des sociétés rurales

Constat majeur de l'introduction de cette partie, la limite supérieure de l'arbre ne coïncide pas avec la limite écologique attendue, celle-ci étant très largement surbaissée en grande partie en raison de l'utilisation humaine souvent plurimillénaire des étages forestiers et supra-forestiers en montagne, y compris dans leur variation spatio-temporelle. Ces usages de l'espace montagnard sont variés, nombreux et évolutifs. Ils ont une influence majeure sur la position, la forme et la dynamique des limites de la forêt et de l'arbre en altitude. L'ampleur des activités humaines et de leurs effets relativise l'utilisation de la position de l'ATE en tant qu'indicateur des changements climatiques (Woods, 2014). Lorsque la déprise des activités agro-sylvo-pastorales intervient, cependant, des indices de la position climatique de l'ATE ne tardent pas à réapparaître (Alexandre, 2003). Dans cette nouvelle sous-section seront détaillées les principales activités pouvant moduler la position de l'ATE et les processus qui y sont associés.

1.3.3.1 L'activité pastorale : un rôle majeur aux étages subalpin et alpin

Le pastoralisme de montagne, correspondant au déplacement de troupeaux jusqu'aux pelouses d'estive, est une activité dont l'emprise est importante aux étages subalpin et alpin, du moins dans les montagnes d'Europe occidentale. Cette activité structure l'ensemble des étages de végétation décrits plus hauts, des fonds de vallée jusqu'aux pelouses alpines (Eychenne, 2018), même si les étages

intermédiaires forestiers ne sont que des lieux de passage des troupeaux. Cependant, si l'empreinte de cette activité au sein des paysages de montagne est visible sur l'ensemble des versants, elle est particulièrement marquée au niveau de l'ATE, les activités agricoles étant généralement absentes à cette altitude et les pelouses alpines étant la ressource de pâturage estival pour les troupeaux. Comme le résume le titre de l'article de Potthoff (2009), « L'histoire du pâturage affecte l'écotone de la treeline [...] » (traduction libre). Il convient donc d'y prêter une attention importante dans le cadre de l'étude de la dynamique de l'ATE.

Le broutage et le comportement alimentaire des troupeaux - La pression exercée par les animaux au sein des pâturages d'altitude a pour résultat, dans le cas où l'activité est maintenue et suffisamment intense, la stabilité de la position de l'ATE en deçà de sa position climatique. Ce maintien est visible aussi bien en termes d'altitude que dans sa configuration spatiale. La cessation de l'activité pastorale est, à l'inverse, associée à une progression localement forte de l'ATE et un changement de sa configuration spatiale (Ameztegui *et al.*, 2016). De nombreux auteurs évoquent l'effet de l'abandon des terrains pastoraux et de la diminution de la pression exercée par le bétail comme un processus d'importance équivalente à celle des changements climatiques pour expliquer les fortes progressions recensées. Pour mieux dire, la déprise pastorale permet de révéler la remontée de l'ATE alors que la forte emprise pastorale constitue un blocage majeur malgré des conditions climatiques favorables à l'extension de la forêt en altitude (Camarero *et al.*, 2007 ; Gehrig-Fasel., 2007 ; Chauchard *et al.*, 2007 ; Bryn 2008 ; Ameztegui *et al.*, 2010 ; Speed *et al.* 2010, 2012 ; Treml *et al.*, 2016 ; Bonanomi *et al.*, 2018 ; Vitali *et al.*, 2018). L'ampleur de ce phénomène est mondiale même si elle n'est pas partout aussi visible qu'en Europe occidentale (Haddaway *et al.*, 2014).

Les préférences alimentaires des animaux de pâturage conditionnent par ailleurs le degré d'ouverture du milieu. Elles peuvent même occasionner une sélection des espèces en présence (Dumont, 1996 ; Speed et Austrheim, 2017). Hofmann (1989) distingue plusieurs catégories de ruminants en fonction de leurs préférences et de leurs exigences alimentaires. Il distingue ainsi les cueilleurs, des paiseurs et les ruminants à type alimentaire intermédiaire (Hofmann, 1989 ; Lefebvre, 2016 ; Figure 20). Les premiers, les cueilleurs, sélectionnent les aliments en fonction de leurs qualités nutritives, ils consomment ainsi une plus faible quantité de nourriture en privilégiant la qualité des parties sélectionnées. Ce régime alimentaire ne concerne aucune espèce domestique, mais comprend des espèces comme le chevreuil (*Capreolus capreolus*) ou encore l'élan (*Alces sp.*). La deuxième catégorie, les paiseurs, consomment davantage d'herbacées, notamment des Poacées (anciennement Graminées) et ce en grande quantité, complétées par d'autres familles comme les Fabacées (anciennement Papilionacées). Ce groupe des paiseurs inclut notamment les ovins comme les moutons et les brebis (*Ovis aries*) et les bovins comme les bœufs et les vaches (*Bos taurus*). Ils présentent un appareil digestif bien adapté à un régime alimentaire riche en fibres. Un troisième groupe comprenant notamment les chèvres (*Capra aegagrus hircus*) a un comportement alimentaire intermédiaire aux deux précédents et adopte un régime mixte. De fait, la gamme de ressources consommées est plus importante, ce qui justifie l'emploi du terme « opportuniste » pour caractériser ce troisième groupe (Lu, 1988). Ceci explique que les chèvres soient jugées responsables du recul de la forêt lorsqu'on les laisse divaguer. Ce recul des ligneux peut aussi résulter du choix des sociétés rurales, les chèvres étant largement employées pour le maintien des milieux ouverts, ces dernières consommant même des espèces au feuillage coriace tels que le pin

d'Alep (*Pinus halepensis*) ou le chêne vert (*Quercus ilex*), entretenant le passage d'un milieu forestier à un milieu ouvert (Bartolomé *et al.*, 1998 ; Wenh *et al.*, 2011 ; Pareja *et al.*, 2020 ; Bartolomé *et al.*, 2020).

Europe : type d'alimentation des ruminants

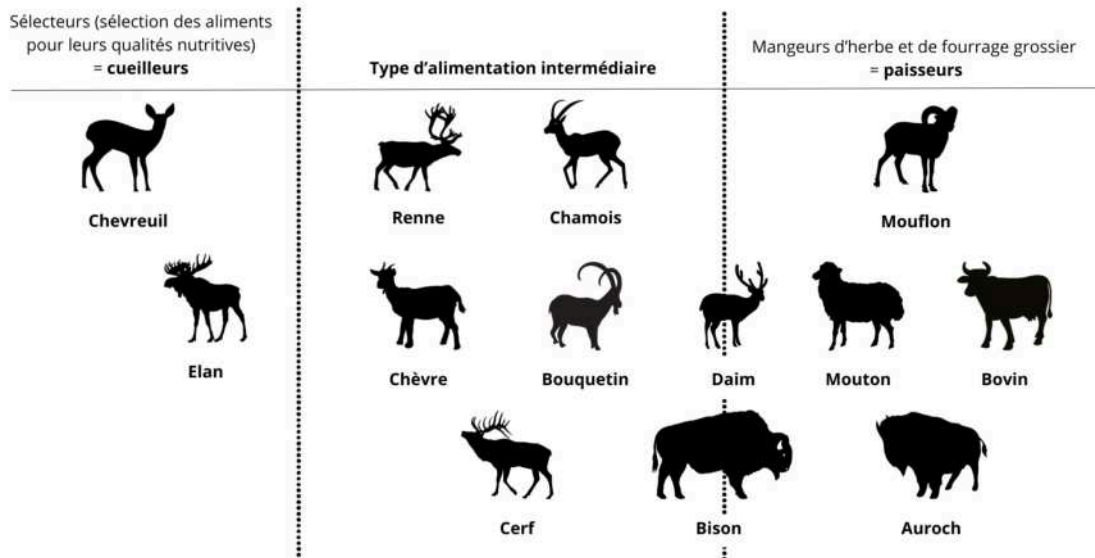


Figure 20 - Types d'alimentation et type des ruminants européens (sélecteurs, intermédiaires et passeurs) d'après Hofmann (1989)

L'étude de l'effet du pâturage sur l'organisation du couvert végétal est, au demeurant, un des champs d'investigation classique de l'agroécologie. Réciproquement, la hauteur et la densité du couvert herbacé, influencent les choix des herbivores (Relyea *et al.* 2000 ; Hopcraft *et al.* 2012). Les ovins (moutons, mouflons) et les caprins (chèvres) auraient une préférence pour les couverts herbacés hauts (Illius *et al.*, 1992 ; Dumont *et al.*, 1995). Les bovins quant à eux favorisent les pelouses denses et hautes ou à défaut, les pelouses denses et basses (Distel *et al.*, 1995). Par ailleurs, ces différents animaux ont des capacités de broutage variables suivant la hauteur du couvert herbacé. Les chèvres sont, ici encore, celles acceptant la plus large gamme de hauteur accessibles (jusqu'à 2,10

mètres contre seulement 1,90 m pour les bovins et 1,17 m pour les moutons d'après Sanon *et al.* 2007 ; Figure 21).

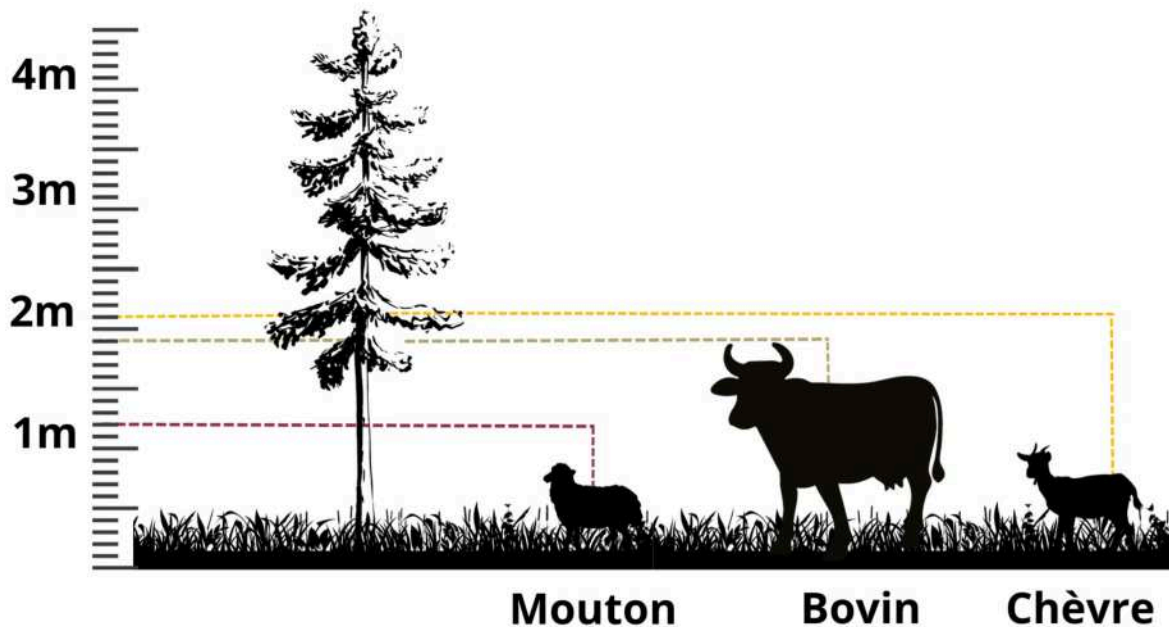


Figure 21 - Hauteur maximale de broutage atteinte par trois herbivores domestiques : mouton, bovin et chèvre (d'après les valeurs de Sanon *et al.* 2007).

Ces éléments font ressortir l'importance de la composition et de la densité des cheptels sauvages ou domestiques. La complémentarité de leurs modes d'alimentation concourt, dans le cas d'une présence conjointe efficace, à une ouverture des milieux forestiers. Ces paramètres ont ainsi un impact fort sur la physionomie et la composition du couvert végétal en étant à l'origine d'une progression en accord avec le changement climatique en cours ou au contraire d'une stagnation, voire d'une régression altitudinale de la forêt.

Le piétinement - Le piétinement est l'autre impact majeur des animaux et notamment des grands mammifères sur la végétation environnante. Den Herder *et al.* (2003) ont souligné que la pression de piétinement exercée par les animaux participe à modifier la végétation en place. Cet impact se traduit localement par

l'absence de végétation ou par sa fragmentation. Le piétinement a un double effet sur la germination, soit en l'empêchant, soit au contraire en participant à créer des sites au sein desquels les sols sont davantage accessibles aux graines qu'en milieu dense. Cierjacks *et al.* (2008) ont par exemple montré que l'abondance des semis était positivement associée au piétinement des animaux qui participent à retirer la partie supérieure de la litière et ainsi à faciliter l'accès au sol pour la germination des semis. Cependant, comme le rappelle l'article de synthèse de Holtmeier (2012) l'action négative du piétinement pour la progression en altitude de la forêt doit aussi être soulignée.. L'auteur évoque notamment le gel plus fréquent des sols, la diminution de leurs capacités de rétention en eau et l'érosion responsable de la perte de nutriments de ces sols.

Les interventions pour l'entretien du paysage sylvopastoral

L'activité pastorale en particulier dans les montagnes européennes est associée à des interventions qui modifient notablement la structure et la position de la limite supérieure de la forêt (Sanjuána *et al.*, 2018). Ces interventions incluent l'arrachage d'arbres ou l'usage des feux, favorables s'ils sont bien conduits, à la repousse d'herbacées appréciées par le bétail. Dans les montagnes méditerranéennes dont les Pyrénées, la limite supérieure de la forêt a largement été modifiée par l'action anthropique et ce depuis le Néolithique. Les transformations du paysage de l'étage ont abaissé le niveau de la limite supérieure de la forêt parfois jusqu'à l'étage montagnard par la pratique de l'écobuage et du brûlage pastoral en vue de maintenir ou de transformer des milieux potentiellement forestiers en champs cultivés et de pâturages (Colombaroli *et al.*, 2010 ; Cunil *et al.*, 2012 ; Garcia-Ruiz *et al.*, 2016). L'ouverture de surfaces pastorales ou leur maintien peut localement être encouragé par différentes aides financières comme celles associées au maintien de

la mosaïque agrosylvopastorale dans le cadre de la Politique Agricole Commune (PAC et du « Paiement Vert » rebaptisé « écorégime ». Le maintien de la mosaïque comprend un certain ratio de prairies permanentes (Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation, 2022).

Dans de nombreux cas, l'abaissement de la limite supérieure forestière correspond ainsi à la volonté de maintenir ou de transformer des espaces forestiers en espaces pastoraux (Métailié et Faerber, 2004 ; Girona-García *et al.* 2019 ; Miehe *et al.*, 2023). Les brûlages ne sont pas de simples défrichements par le feu, mais sont dirigés pour convertir en pâturages de nouveaux milieux forestiers en complément de l'espace déjà consacré à l'activité pastorale (Lambert et Parmain, 1990, Fernandes *et al.*, 2013).

Le débroussaillage se fait par coupe ou arrachage pour ouvrir ou réouvrir des milieux s'embroussaillant ou se reforestant en vue d'une remise en pâturage des secteurs visés, mais ces défrichements peuvent aussi correspondre à une limitation des risques de feux non contrôlés de la forêt (Ricouart, s.d. ; Métailié, 2006). L'arrachage manuel de jeunes arbres sont également des pratiques d'entretien de l'ouverture des milieux (P. Gaultier, communication orale, 2021).

1.3.3.2 Autres activités humaines

Le tourisme

Les activités touristiques telles que les sports d'hiver, les activités d'été (randonnée, *trail*) sont en plein développement et peuvent se substituer au pastoralisme déclinant pour avoir des effets majeurs sur les peuplements forestiers au niveau de l'ATE. Les effets sont évidents lorsqu'il s'agit l'implantation d'une

station de ski (qui nécessite de retirer des arbres et d'en empêcher la progression altitudinale), les activités plus « douces » telles que la randonnée et le *trail* peuvent aussi avoir des effets locaux sinon sur la dynamique du moins sur la configuration spatiale de l'ATE. L'impact des chemins de trail a notamment été évalué par Cole (1978). Dans son étude, il montre que l'effet de la perturbation est variable en fonction du type de couvert végétal considéré, mais que les milieux forestiers fermés sont les plus impactés par cette activité. Klasner (1998) a également montré que la présence de promeneurs, l'utilisation des sentiers, mais également la marche hors sentiers (raccourcis ou sentiers détournés) accentuaient la tendance à la fragmentation en îlots des *krummholz*, plus nombreux mais avec une taille de plus en plus réduite, et ce dans un rayon pouvant atteindre 100 mètres autour des chemins concernés. L'impact est important sur l'érosion des sols le long des cheminements. Bodoque *et al.* (2017) ont quantifié cette érosion à de près de 9 mm par an.

La protection des espaces

La présence d'aires protégées au sein de ces sites a aussi une influence sur la dynamique de l'ATE. Cette influence est fonction des stratégies de conservation mises en place pas nécessairement favorables à la reconstitution de la forêt. Beloiu et Beierkuhnlein (2019) ont par exemple montré des divergences dans la dynamique de l'ATE au sein de sites protégés de manière différentielle à partir de l'étude de sites Natura 2000 et de parcs nationaux. En fonction des usages passés au sein de ces sites et de la gestion forestière, il a été noté que la progression forestière a été majoritaire au sein du parc national de Retezat en Roumanie, signe que les milieux forestiers sont plus souvent protégés que la mosaïque agrosylvopastorale. Ameztegui *et al.* (2021) ou encore Rai *et al.* (2019) ont observé une progression

altitudinale de l'ATE supérieure dans les parcs nationaux de l'Himalaya en comparaison avec d'autres sites protégés et surtout avec les sites non protégés.

1.3.4 Les conditions stationnelles

1.3.4.1 Les facteurs biotiques

La nature des espèces et leurs exigences écologiques

La tolérance aux contraintes environnementales - L'incidence d'un paramètre sur l'ATE est intrinsèquement dépendante des espèces qui le constitue et de leurs valences écologiques propres (notamment face aux paramètres principaux, hydriques ou thermiques). Barbeito *et al.* (2012) ont par exemple montré que les conditions favorables à la croissance et à la survie varient selon les espèces concernant la date de fonte des neiges au niveau de l'ATE. Certaines espèces comme le pin à crochet (*Pinus uncinata*) qui domine les ATE pyrénéens fuient les secteurs longuement enneigés (Cantegrel, 1986). Ameztegui et Coll (2013) ont étudié la survie de quatre espèces d'arbres en altitude était dépendante de l'espèce considérée en comparant (*Pinus sylvestris*, *Pinus uncinata*, *Abies alba* and *Betula pendula*), montrant notamment que la survie était plus difficile lorsque les individus sont situés à des altitudes moyennes supérieures à leur implantation optimale.

Les capacités de régénération - La variabilité de la dynamique de l'arbre au niveau de l'ATE tient aussi aux caractéristiques biologiques de chacune des espèces, en particulier leurs capacités de régénération. Dufour-Tremblay *et al.* (2012) ont par exemple comparé la régénération du mélèze d'Europe (*Larix decidua*) et celle de l'épinette noire (*Picea marina*) au niveau de l'ATE. Ils ont montré que leur différence de régénération était liée, d'une part, au potentiel de dispersion supérieur

pour le mélèze d'Europe, d'autre part, à la faible disponibilité de sites favorables à l'implantation de l'épinette noire. Trant *et al.* (2018) ont établi que les espèces présentant un potentiel reproducteur plus élevé avaient davantage de facilité à s'implanter, ce qui est le cas de l'épinette noire.

L'environnement végétal des semis et jeunes plants

Le couvert végétal existant est un des éléments majeurs de l'habitat pour les semis et les jeunes, créant par exemple des abris constituant une protection contre les éléments (ex : vent, neige ; Figure 20), mais également contre la prédation exercée par les herbivores.

Protection contre la prédation – Ameztegui et Coll (2015) ont montré que certaines caractéristiques d'habitat tenant au type de formation végétale environnante étaient plus favorables à la protection des jeunes individus que d'autres. A très grande échelle (microhabitat), ils ont montré que la proximité d'un arbuste réduisait la pression de prédation sur les semis. Rousset et Lepart (1999) ont comparé la régénération du chêne pubescent (*Quercus pubescens*) au sein de différentes prairies du sud de la France. Ils ont observé que l'effet de facilitation créé par la présence d'arbrisseaux et de jeunes arbres était un élément clé du recrutement du chêne pubescent en montrant que : 1) les jeunes arbres étaient plus nombreux sous le couvert d'arbrisseaux tels que le genévrier (*Juniperus communis*) que dans les pelouses ; 2) que ce phénomène était d'autant plus marqué que les prairies étaient pâturées et 3) qu'avant la présence de bétail la présence de nouvelles pousses étaient indépendantes de la présence d'arbuste. En cela les arbrisseaux tels que les genévriers agissent comme des nurseries pour les jeunes

arbres et est un élément important pour la régénération des jeunes arbres en particulier au sein de terrains pâturés (Figure 22).



Figure 22 - Effet d'abri par voisinage entre deux pins à crochets (*P. uncinata*) (à gauche) et entre un genévrier (*Juniperus communis*) et *P. uncinata* (à droite). Photographies : D. Birre, 2021.

Protection contre les conditions climatiques - La présence d'arbres adultes à proximité des semis crée des situations dites de facilitation dans lesquelles l'arbre adulte fournit un abri vis-à-vis atténuant l'effet des conditions climatiques très changeantes à ces altitudes, notamment en ce qui concerne le vent (Battlori *et al.*, 2009 ; McIntire *et al.*, 2016 ; Renard *et al.*, 2016 ; Kambo et Danby, 2018 ; Bonanomi *et al.*, 2021). Ce processus écologique, en modifiant positivement les conditions microlocales, favorise la survie des semis au niveau de l'ATE. Sur cette question, Grau *et al.* (2012, 2013) ont montré que la présence d'arbrisseaux à proximité de semis remplissait des fonctions favorables à la survie des jeunes arbres bien que la croissance soit à terme diminuée du fait de la concurrence entre individus. De

même, Germino *et al.* (2002) ou Wang *et al.* (2017) ont montré que les semis développés au sein de microsites recouverts d'herbe ou de mousse survivent davantage que ceux implantés sur sols nus. Cette relation positive entre la germination et la présence de végétation est aussi liée au fait que la présence d'arbres augmente la densité du couvert neigeux qui est comme évoqué plus haut (1.3.1.3) favorable à la survie des graines. Comme montré par McIntire *et al.* (2016), les dommages au niveau des aiguilles sont plus élevés pour les semis qui se sont développés sans la protection d'arbustes, le *Rhododendron* dans l'étude de McIntire *et al.* (2016).

Effets positifs sur les sols - La présence de couvert végétal et particulièrement d'arbustes modifient positivement les conditions pédologiques locales comme cela a été montré dans l'exemple de la Sierra Nevada (Espagne) par Gómez-Aparicio *et al.* (2005). Les auteurs soulignent que la présence d'arbrisseaux est importante dans cette région caractérisée par des sécheresses estivales marquées car ils entraînent des transformations locales des sols. En effet, les arbrisseaux peuvent par leur présence mieux garder l'humidité et augmenter la teneur en nutriments du sol, tout en atténuant les fluctuations de la température et en fournissant un ombrage aux nouvelles pousses. Ils participent aussi à enrichir et à modifier la composition spécifique de la flore fongique, permettant la présence de champignons favorables à l'implantation et la survie de jeunes individus. Ce processus de facilitation est néanmoins différentiel suivant les espèces arborescentes considérées et participent donc à une modification de la composition spécifique des arbres au niveau de l'ATE (DeLuca et Zackrisson, 2007 ; Bonfils *et al.*, 2012 ; Myers-Smith et Hik, 2013 ; Allegrezza *et al.*, 2016 ; Chen *et al.*, 2020). La

présence d'arbrisseaux comme le concluent DeLuca et Zackrisson (2007, p. 147) permettent « [...] la formation d'îlots de fertilité du sol⁴ » [Traduction libre].

Le rôle de la faune sauvage

L'herbivorie - Les herbivores sauvages tout comme leurs équivalents domestiques exercent une pression sur les arbres situés au niveau de l'ATE. Néanmoins, du fait de la présence pendant la période estivale d'animaux d'élevage au niveau de l'ATE, il y a un décalage dans la pression de prédation qu'ils exercent. La prédation exercée est également dépendante de l'espèce et pourrait, selon les auteurs, concourir à une modification de la composition de la forêt du fait de la sélection qu'ils opèrent en fonction de leur préférence alimentaire (Herrero *et al.*, 2012 ; Danell *et al.*, 2003). La prédation exercée réduit par ailleurs la taille des arbres concernés par ce phénomène, les pousses terminales des jeunes arbres étant fréquemment consommées (Hester *et al.*, 2010). Cairns et Moen (2004) ont montré que la pression exercée par le renne (*Rangifer tarandus*) est, en fonction de son intensité, particulièrement limitante pour l'extension de la forêt. Au contraire, Sanjuán *et al.* (2018) ont montré que la diminution massive du pâturage dans les montagnes méditerranéennes (Pyrénées) non substituée par les herbivores sauvages se traduit aujourd'hui par une remontée significative du couvert forestier.

La dissémination et la consommation des graines - De nombreuses espèces d'arbres de l'ATE bénéficient de la zoochorie, c'est-à-dire de la dispersion de leurs graines par les animaux consommateurs de graines tels que les rongeurs ou les oiseaux (Hutchins *et al.*, 1996). Ces derniers participent, d'une part, à la

⁴ Traduction d'un extrait de l'article de DeLuca et Zackrisson (2007, p.147).

régénération de la population d'arbres par le transport des graines, d'autre part, à la régulation de cette population par leur consommation. L'écureuil roux (*Sciurus vulgaris*) est spécialisé dans la consommation de graines de certaines espèces d'arbres (par exemple *Pinus cembra*) tandis que d'autres sont évitées par l'animal (Molinaria *et al.*, 2006). Ces préférences modulent la dynamique des populations (la démographie) des espèces concernées (Steele *et al.*, 2005).

Chez les oiseaux, le cas des casse-noix qu'il s'agisse du casse-noix moucheté européen (*Nucifraga caryocatactes*) ou du casse-noix d'Amérique (*Nucifraga columbiana*) est emblématique et bien documenté (Tomback, 1982 ; Tomback, 2005 ; Holtmeier, 2012). L'oiseau est spécialisé dans la dissémination de certaines graines et notamment celles des pins (voir revue bibliographique dans Holtmeier, 2012). En comparaison avec les rongeurs, il disperse les graines sur de plus grandes distances et dans des sites plus appropriés de l'étage subalpin. Tomback (1982) décrit même leur comportement comme étant responsable de la situation pionnière de certaines espèces d'arbres au niveau de l'étage subalpin. Ces éléments en font un agent de dispersion efficace dont l'importance dans la dynamique de l'arbre n'est pas négligeable.

Les infections et pathogènes

La dynamique des populations d'arbres peut être affectée avec un impact localement fort par les infections par divers pathogènes, par la présence d'insectes ravageurs ou par les maladies. Les périodes nivales sont par exemple propices à l'infestation des arbres par des espèces de champignons de neige, cause non négligeable de mortalité des arbres au niveau de l'ATE (Barbeito *et al.*, 2013). Localement, l'effet des pathogènes est bien visible au sein des ATE en réduisant

notamment la densité des arbres et en provoquant leur dépérissement. Dans les environnements particulièrement stressants du fait par exemple de vents forts, l'ajout d'une perturbation telle que la présence de pathogènes affecte durablement la mise en place de l'ATE (Tomback et Resler, 2007 ; Tomback *et al.*, 2016). Les effets des insectes ravageurs doivent aussi être soulignés car ils impactent la croissance et la capacité de reproduction des arbres, comme cela a été montré pour la chenille processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa*). Ces chenilles défoliatrices peuvent occasionner la mort des individus (Hódar *et al.*, 2003).

1.3.4.2 Les facteurs abiotiques

Les caractéristiques édaphiques locales

Le sol est en interaction étroite avec la végétation et les conditions atmosphériques, chacun influençant les caractéristiques de l'autre (Müller *et al.*, 2016b). Le sol joue un rôle majeur pour le développement des végétaux, mais leur type est variable au niveau de l'ATE : il n'existe pas de sol typique des hautes altitudes, mais quelques traits communs comme une inhibition de la pédogenèse en raison des températures froides. Les études réalisées sur la question des sols au niveau de l'ATE recensent comme principaux paramètres ayant une incidence sur la forme de celle-ci, la température, le taux d'humidité, les propriétés physiques et chimiques. Le rôle joué par le sol est modulé par l'altitude à laquelle se situent les ATE réalisées. Les effets de ces différents paramètres peuvent avoir un effet positif ou négatif sur l'ATE (Holtmeier, 2009 ; Mueller *et al.*, 2016a).

La température du sol - Comme évoqué plus haut, les températures atmosphériques à l'échelle globale sont un facteur de contrôle puissant de la croissance des arbres. A échelle fine, les températures des sols peuvent varier de

plusieurs degrés influençant localement la dynamique de l'écotone. Les variations de la température du sol définissent en effet la période d'activité de la végétation et donc de croissance de l'arbre (voir 1.1.2.1 ; Körner et Paulsen, 2004 ; Paulsen et Körner, 2014). Une température trop basse est associée à un empêchement ou une diminution de la photosynthèse. De fait, la croissance des arbres est réduite ou inhibée lorsque les températures sont trop basses (Dong *et al.*, 2011 ; Körner 2012).

Le taux d'humidité dans le sol - Le taux d'humidité dans le sol contrôle aussi la croissance des arbres et la survie des semis, un taux d'humidité trop faible les réduisant en particulier si la saison de croissance est défavorable (Hertel *et al.*, 2007 ; Holtmeier, 2009 ; Moyes *et al.*, 2015).

La disponibilité en nutriments des sols – La croissance des arbres au niveau de l'ATE est contrainte par la disponibilité en nutriments des sols, celle-ci modulant les effets positifs attendus de la hausse des températures : une disponibilité en nutriments trop faible réduit les effets attendus d'une hausse des températures (Sullivan *et al.*, 2015). Or, les concentrations en azote (N) diminuent depuis la forêt dense vers le haut de l'ATE, ainsi que celles de l'ensemble des autres nutriments (McNown et Sullivan, 2013 ; Thébault *et al.*, 2014 ; Drollinger *et al.*, 2017).

Les communautés microbiennes du sol - Vers les hautes altitudes, la composition microbienne du sol évolue. Une hypothèse avancée quant à la limitation de la croissance des arbres au niveau de la *treeline* serait notamment la compétition pour l'absorption de l'azote. En particulier, la dominance de champignons plus compétitifs que les arbres pourrait avoir un impact sur la présence de l'arbre qui

peuvent être plus efficaces que les arbres pour absorber l'azote du sol (Thébault *et al.*, 2014)

Les propriétés physiques du sol - Les caractéristiques plus proprement pédologiques des sols ont aussi leur importance. La profondeur et la texture du sol ont une influence sur les capacités de rétention en eau et les capacités de stockage des nutriments des sols. Mueller *et al.* (2016b), ont dressé un état des connaissances concernant le contrôle par les caractéristiques du sol de la croissance des arbres au niveau de l'ATE. Comme évoqué plus haut, les températures à l'échelle globale sont un facteur de contrôle puissant de la croissance des arbres. A des échelles fines, les températures peuvent varier de plusieurs degrés influençant localement les dynamiques écotones. Les auteurs soulignent la diminution importante des nutriments avec l'altitude. De même, la taille des particules formant les sols ont une incidence sur la croissance des semis. Des sols composés de sables ou plus largement de particules grossières sont plus favorables à l'infiltration d'eau en profondeur (Shay, 2023).

Les effets des variations locales de l'exposition, de la topographie, de la morphométrie et de la lithologie

Les abris fournis par la microtopographie - À une échelle fine, la microtopographie multiplie la présence d'abris (rochers, contremarches, etc. ; Figure 23), lesquels sont associés à une meilleure survie des semis selon le même principe que celui exposé précédemment dans les relations plante - plante (Figure 22). Resler *et al.* (2005) et Resler (2006) ont en effet montré dans leurs études réalisées au sein du National Glacier Park (Montana, États-Unis) combien la progression de l'ATE en altitude était dépendante de la disponibilité en abris permettant à de

nouveaux arbres de s'implanter et de survivre. Les auteurs soulignent en particulier que la présence d'abris permet de diminuer les effets des agents environnementaux potentiellement destructeurs pendant les premiers stades de vie des nouveaux individus (vent, gel, radiation lumineuse). Astudillo-Sánchez *et al.* (2019) ont montré la variabilité sur le recrutement et la facilitation suivant la microtopographie et les espèces étudiées. En particulier, les auteurs montrent qu'un sol nu présentant des petites pierres et des cailloux est plus favorable au recrutement que d'autres microsites pour les espèces pionnières, intolérantes à l'ombre tel que, dans leur étude, le pin du Mexique (*Pinus hartwegii*).

La présence d'abris peut localement corriger les effets de l'exposition. Les versants sud, plus ensoleillés sont théoriquement favorables à une progression de l'ATE, mais ils sont cependant moins humides que les versants nord. Ceux-ci sont favorables à la présence de mousse qui servent d'abris pour l'implantation des graines. De ce fait, les versant exposés au nord présentent finalement souvent des conditions plus favorables à la progression altitudinale de l'ATE que ceux exposés au sud, en particulier dans les montagnes sèches et pendant les épisodes de sécheresse (Wheeler *et al.*, 2011 ; Elliott et Cowell 2015 ; cf. 1.3.3.1). Si la présence de microtopographies en creux est favorable à l'implantation des semis, les caractéristiques biologiques des espèces modulent cependant les effets bénéfiques de ces derniers.



Figure 23 - Développement de jeunes pins à crochet (*Pinus uncinata*) à l'abri d'un bloc rocheux (Photographie D.Birre, 2021).

Johnson et Yeakley (2019) ont étudié, à partir d'une méta-analyse d'échelle mondiale, l'effet des formes du relief sur les conditions locales de la dynamique des populations arborées . Ils en concluent que l'effet du relief sur les conditions locales et donc sur le recrutement de nouveaux individus varie en fonction de leur forme et des zones ou domaines climatiques considérés. Les formes convexes sont ainsi favorables à une fonte des neiges précoces en climat froid et humide. A l'inverse, les formes concaves favorisent une humidité locale pendant la période estivale tout en ayant un rôle protecteur vis-à-vis des radiations solaires et du vent.

La localisation et l'ampleur des processus gravitaires (avalanches, chutes de blocs, mouvements de masse) – Les données structurales du relief

(présence d'une faille active par exemple), la topographie, la lithologie contrôlent la localisation et l'ampleur des avalanches ou de mouvements de masse impliquant éventuellement des blocs de plus ou moins grande taille. L'effet sur l'ATE est fonction de la zone concernée (taille de la zone de dégagement) mais aussi de l'altitude initiale et finale de ce phénomène. De manière générale, ces événements gravitaires ont tendance à abaisser l'ATE (Butler et Walsh, 1990 ; Walsh *et al.*, 1994 ; Butler et Walsh, 1994). L'effet de la configuration du relief peut cependant être contrebalancé par la présence d'un couvert arboré plus ou moins stabilisateur (Philips *et al.*, 2017).

Héritages glaciaires et morphométrie - Au niveau de l'ATE, les conditions morphométriques évoluent rapidement en fonction des héritages glaciaires associés à une . La limite supérieure de l'ATE est définie comme la limite paysagère basse des environnements périglaciaires (Feuillet, 2008 ; Mercier et Cossart, 2021). Pour les arbres, ces habitats périglaciaires caractérisés par l'alternance des périodes de gel / dégel présentent des caractéristiques particulières du fait de leur dynamique, fonction de leur localisation (pente notamment). On remarque notamment la présence de blocs fluctuants associée à la présence d'amas pierreux qui fournissent comme noté précédemment des habitats propices à l'implantation de jeunes arbres. Les terrasses de gelifluxion couramment rencontrées modulent également la répartition du couvert végétal (Feuillet 2008). La régression des glaciers et la présence de moraines (débris rocheux accompagnant le retrait glaciaire) s'accompagnent enfin d'une progression forestière mais également d'une modification des formations superficielles avec la formations d'alluvions de manière importante (Jorda et Rosique, 1994).

Topographie et forme de l'ATE - La topographie commande la plus ou moins forte présence de neige et la date de fonte du manteau neigeux, ce qui a localement une incidence sur la forme de l'ATE. Les sites au sein desquels la neige fond de manière précoce entraînent une exposition plus forte des arbres aux vents et conduisent à la dessiccation des jeunes arbres et accroît le risque de mortalité. Les zones longuement enneigées ne sont pas forcément plus propices, en raison du raccourcissement de la saison de croissance, avec là aussi une augmentation de la mortalité et une difficulté à s'implanter (Walsh *et al.*, 1994). La configuration spatiale de l'ATE est aussi dépendante de l'exposition du versant. Sur les versants nord, la saison de croissance est raccourcie, la neige étant présente de manière prolongée. En conséquence, le couvert forestier y est plus fragmenté (Paulsen et Körner, 2001).

Conclusion du chapitre 1

Plus qu'une frontière phytogéographique nette et immuable, la limite supérieure de la forêt a une certaine épaisseur qui comprend la limite de forme de vie associée à l'arbre. Cette bande de transition est une limite mobile tant dans l'espace que dans le temps. Si le climat et en particulier les températures jouent un rôle majeur dans sa mise en place et dans son déplacement en latitude, ce chapitre a mis en évidence que, si une limite potentielle de la *treeline* peut être tracée, la position observée est le plus souvent en décalage plus ou moins fort avec cette limite potentielle. Les indices de la position théorique de l'écotone manquant, cela limite l'utilisation de cet objet en tant que sentinelle du climat à des échelles plus fines. C'est en particulier l'action majeure des sociétés humaines au sein de cet écosystème qui peut donc à juste titre être qualifié de socio-écosystème. Ce constat, particulièrement vrai pour la partie orientale des Pyrénées (cf. chapitre 2) constitue l'axe majeur d'analyse des paysages forestiers au cœur de cette thèse.

L'état de l'art dressé dans ce premier chapitre sert de support aux hypothèses éprouvées dans la deuxième partie de la thèse et pose les bases des choix méthodologiques présentés dans le chapitre 3. Cette première étape de revue de la littérature détermine trois éléments majeurs qui cadrent cette thèse et guident les choix méthodologiques effectués :

- i) la complexité intrinsèque à la dynamique de la limite supérieure de la forêt,
- ii) la multidimensionnalité du phénomène,
- iii) son caractère multiscalaire.

La complexité entrevue dans ce chapitre 1 nécessite de mener cette recherche au travers d'une approche spatiale systémique et multiscalaire, du régional au local. Une géographie de l'*Alpine Treeline Ecotone* au sein de la partie orientale du massif pyrénéen sera dressée, montrant la variabilité en fonction des lieux et de la combinaison de facteurs en présence. L'analyse spatiale menée convoquera toutes les dimensions thématiques du phénomène évoqué (climatique, écologique, anthropique).

Chapitre 2 – L'étage subalpin dans la partie orientale des Pyrénées : une forêt aux influences méditerranéennes largement façonnée par l'activité humaine

Introduction du chapitre 2

Les conditions environnementales contribuent à former différentes ceintures bioclimatiques classiquement décrites dans le modèle général de l'étagement de la végétation. En appliquant le seul principe de la primauté du climat, l'altitude et la composition de la limite supérieure de la forêt devraient être relativement homogènes et la forêt devrait progresser en altitude en réponse aux changements climatiques en cours. Néanmoins, dans le chapitre 1, nous avons vu que, si le climat est le forçage majeur pour la définition de la limite supérieure de la forêt à l'échelle globale, celle-ci est théorique en décalage à une échelle plus fine, d'autres facteurs interagissent à différentes échelles d'espaces et de temps pour former les configurations paysagères observées localement. Ainsi, à compter de ce chapitre, le terme de limite supérieure de la forêt sera-t-il préféré au terme de *treeline* qui renvoie exclusivement aux limites climatiques.

Les Pyrénées orientales françaises, au sens géographique large de l'expression, comprennent à la fois le département des Pyrénées-Orientales et celui de l'Ariège. Elles forment un terrain privilégié pour l'étude de la limite supérieure de la forêt. Ce territoire permet en effet d'explorer une variété importante de contextes locaux et est ainsi propice à une tentative de détermination des effets des facteurs potentiellement impliqués dans la dynamique.

Dans ce chapitre sera dans un premier temps décrit le cadre biogéographique de la zone d'étude formant les Pyrénées orientales. La diversité des contextes

locaux pourra ainsi être mise en évidence. En effet, la chaîne des Pyrénées, dont l'axe principal présente une orientation est-ouest, donne la possibilité d'explorer différents contextes géographiques avec une orientation variée des vallées, une méditerranéité ou une continentalité plus ou moins prononcée, une gamme d'altitudes étendue et une grande diversité lithologique. Dans une deuxième section, les caractéristiques de la limite potentielle théorique supérieure de la forêt dans les Pyrénées orientales seront détaillées. La particularité régionale du modèle classique de l'étagement de la végétation, la place et la composition spécifique de la limite supérieure de la forêt au sein de la structure spatiale des versants seront précisées à l'échelle de l'ensemble régional étudié.

Au travers de ces deux sections, l'objectif de ce chapitre est de dresser un état des lieux le plus complet des caractéristiques environnementales de la zone étudiée de manière à déterminer et à hiérarchiser les facteurs potentiels de la dynamique de la limite supérieure de la forêt appliquée aux Pyrénées orientales. La finalité de cet état des lieux est d'établir une hiérarchisation de ces facteurs qui sera réalisée dans la seconde partie de la thèse.

2.1 La partie orientale des Pyrénées : cadre géographique

La limite supérieure de la forêt concerne la part des terrains située à une altitude élevée au sein du massif pyrénéen. De fait, seuls les espaces présentant une altitude minimale de 1 500 mètres d'altitude seront pris en compte. Dans cette première section, une description précise du contexte physique des espaces étudiés sera réalisée (2.1.1). La première sous-section permettra d'identifier les secteurs concernés par ce travail de recherche en localisant les massifs concernés et les superficies potentiellement concernées par la limite supérieure de la forêt envisagée dans sa dynamique. Ils constituent le socle, le terrain d'étude à partir duquel les

analyses de ce travail de recherche seront menées. Dans la deuxième sous-section (2.1.2), les caractéristiques climatiques de ces terrains d'altitude seront présentées. Enfin (2.1.3), les caractéristiques des éléments de cet ensemble régional seront présentées à l'échelle de chacun des massifs.

2.1.1 Contexte physique

2.1.1.1 Localisation de la zone d'étude

La chaîne des Pyrénées est une chaîne montagneuse transfrontalière d'orientation ouest-est d'une longueur totale de 430 kilomètres. D'après Snethlage *et al.* (2022), la chaîne présente une superficie totale de 39 932 km². Suivant la géologie, la chaîne des Pyrénées est classiquement divisée en trois zones qui forment autant de régions naturelles : la Haute Chaîne des Pyrénées (ou zone axiale), la zone nord pyrénéenne et la zone sud-pyrénéenne. La zone d'étude comprend une large portion de la zone axiale qui correspond à la zone tectonique la plus active de la chaîne (subduction de la plaque ibérique sous la plaque eurasié). Cette zone comprend les sommets majeurs de la chaîne pyrénéenne (Genna 2008, 2009). Elle constitue une frontière naturelle entre l'Espagne et la France. D'ouest en est, le versant sud de la chaîne s'étend en Espagne au sein des provinces du Pays-Basque (Guipuzcoa et Navarre), de l'Aragon (Saragosse et Huesca), de l'Andorre et de Catalogne (Lérida, Andorre, Barcelone et Gérone). Le versant nord s'étend quant à lui côté français (Figure 24) au sein des départements de la Nouvelle Aquitaine (Pyrénées-Atlantiques) et de l'Occitanie (Hautes-Pyrénées, Haute-Garonne, Ariège, Aude et Pyrénées-Orientales). C'est moins cette logique géologique qui sera suivie qu'une logique climatique pour déterminer la partie du massif qui sera l'objet de cette thèse : cette logique découpe le massif

longitudinalement en Pyrénées occidentales sous influence atlantique, Pyrénées centrales qui fait la transition entre les deux parties et Pyrénées orientales sous influence méditerranéenne, comme le rappelle le titre de ce chapitre. Les recherches menées se focalisent donc sur les deux départements orientaux de la chaîne : Ariège et Pyrénées-Orientales. La partie proprement pyrénéenne de ces deux départements occupe 6 358 km² répartis équitablement entre les deux départements avec respectivement 3 093 km² et 3 265 km² dans les Pyrénées-Orientales et en Ariège (Snethlage *et al.* 2022).

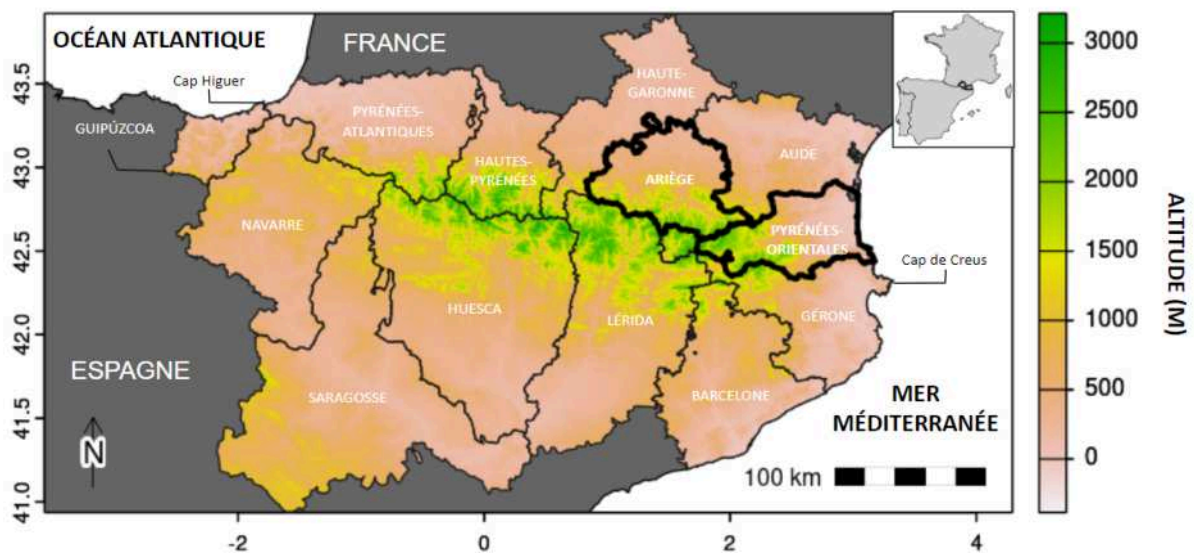


Figure 24 - Localisation de la zone d'étude (départements de l'Ariège et des Pyrénées-Orientales) de la thèse au sein des Pyrénées (source : GADM database).

2.1.1.2 Présentation générale de la zone d'étude

La chaîne des Pyrénées est plus étendue sur le versant espagnol que français. Néanmoins, les deux départements retenus sont largement montagnards. En effet, les Pyrénées recouvrent respectivement 66,4 % et 75,1 % des départements de l'Ariège et des Pyrénées-Orientales d'après les données fournies par le *Global Mountain Biodiversity Assessment* (v2). Les sommets les plus hauts de la chaîne se situent hors de la zone étudiée sur le versant espagnol. En effet, elle culmine à 3 404 mètres au niveau du pic d'Aneto. Côté français, la chaîne culmine au sommet du Vignemale à 3 298 mètres dans le département des Hautes-Pyrénées. Au sein des deux départements retenus, les Pyrénées culminent en Ariège au Pic d'Estats à 3143 mètres et dans les Pyrénées-Orientales à 2 931 mètres au Pic Carlit (Figure 25).

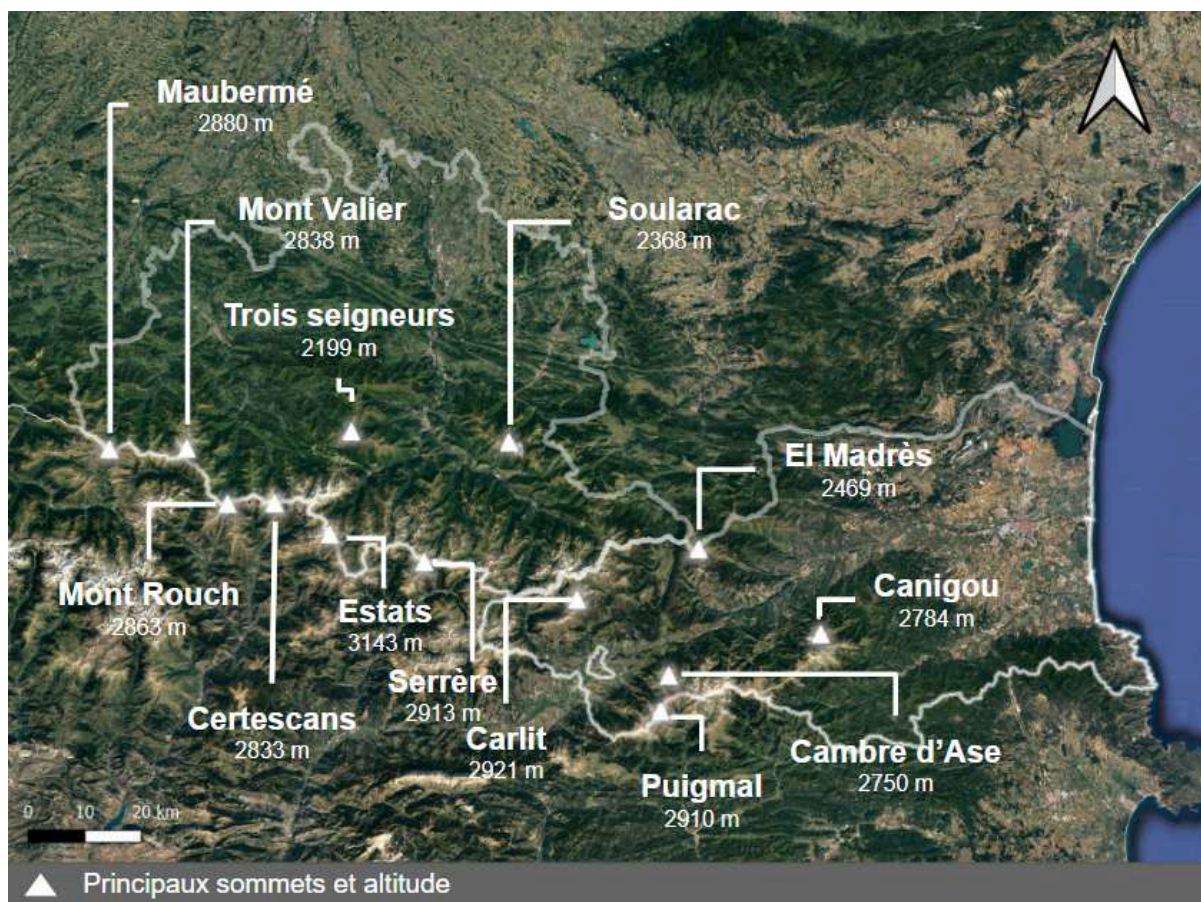


Figure 25 - Localisation et altitude des principaux sommets de la zone étudiée (source : BD TOPO).

La zone comprend seize massifs principaux dont 32 % de la superficie du massif incluse au sein de ces deux départements ont une altitude supérieure à 1 500 mètres (Tableau 2, Figure 24), altitude minimale retenue pour la recherche de terrains potentiellement concernés par la présence de la limite supérieure de la forêt.

Tableau 2 - Superficie (en km²) d'altitude supérieure à 1 500 mètres des principaux massifs de la zone d'étude

Massif	Superficie > 1 500 m (km²)
Carlit	644,51
Canigou	257,97
Aston	235,82
Montcalm	151,70
Puigmal	102,10
Madres	100,62
Valier	97,85
Cambre d'Aze	76,68
Tabe	75,57
Campcardos	68,54
Rouch Certescans	68,13
Mauberme	55,73
Trois Seigneurs	50,81
Hospitalet	49,08
Bassies	13,24
Llherz	13,10

2.1.2 Contexte climatique

Le climat et en particulier les températures sont le principal facteur déterminant la place de la limite supérieure de la forêt (voir chapitre 1). Le climat local peut, en fonction de ses caractéristiques, décaler positivement ou négativement l'altitude de cette limite. L'autre grande variable climatique – les précipitations envisagées dans leur volume ou leur nature (pluie ou neige) – intervient moins sur la position altitudinale de la limite, mais plus, dans le détail, sur les caractéristiques de l'écotone. Dans cette sous-section, les principales caractéristiques du climat à l'échelle de chacun des massifs seront détaillées

(2.1.2.1). Le contexte de changement climatique dans lequel s'inscrit la dynamique de la limite supérieure de la forêt sera ensuite décrit (2.1.2.1).

2.1.2.1 Caractéristiques du climat pyrénéen : la transition de l'atlantique au méditerranéen

L'une des particularités de cette chaîne montagneuse qui s'allonge du Cap Higuer à l'ouest au Cap de Creus à l'est (figure 24) découle de sa situation géographique et dans le fait qu'elle est à l'ouest comme à l'est bordée par de larges étendues océaniques et maritimes – respectivement l'Océan Atlantique et la Mer Méditerranée. Les Pyrénées constituent ainsi une zone de contact entre les climats océanique atlantique et méditerranéen. Il résulte de cette position un gradient climatique portant sur le volume et le régime des précipitations depuis les extrémités ouest vers la partie continentale de la chaîne (Dendaletche, 1997). L'influence méditerranéenne se signale par de très faibles précipitations de juin à septembre ; elle est marquée dans l'ensemble du département des Pyrénées-Orientales, alors qu'elle s'estompe vers l'ouest en Ariège au niveau du Massif du Carlit (Saule 2002).

Au sein de la partie française des Pyrénées, la chaîne présente ainsi une forte opposition ouest - est en termes de précipitations. Les précipitations annuelles sont plus élevées sur la partie atlantique avec un cumul annuel moyen de 1 228 mm (normales établies sur la période 1970–2000). À l'opposé au sein de la chaîne pyrénéenne, sur la même période, le cumul annuel de précipitations dans le département des Pyrénées-Orientales n'est que de 865 mm,. Au centre de la chaîne, les précipitations moyennes annuelles évaluées à l'échelle départementales sont intermédiaires avec pour les Hautes-Pyrénées, la Haute-Garonne et l'Ariège, respectivement 1 207 mm, 879 mm, 1 027 mm par an (Snethlage *et al.* 2022 ; Tableau 3). Ainsi, au sein de la zone d'étude retenue, deux régimes climatiques se

dessinent avec les Pyrénées-Orientales sèches et largement influencées par la proximité de la Méditerranée et l'Ariège au régime plus continental, ce qui se traduit par des précipitations plus élevées avec un creux beaucoup moins marqué durant la saison chaude.

Tableau 3 - Contexte climatique au sein des seize massifs compris dans la zone d'étude. Les valeurs calculées sont issues de la base de données WordClim (Fick et Hijmans, 2017 ; données 1970-2000).

Massif	Moyenne annuelle des températures (°c)	Moyenne annuelle des précipitations (mm)
Campcardos	2,72	1396,70
Montcalm	2,98	1406,87
Hospitalet	3,39	1381,70
Aston	3,88	1344,10
Rouch Certescans	4,11	1355,08
Cambre d'Aze	4,19	1292,68
Carlit	4,25	1309,35
Valier	4,29	1373,89
Mauberme	4,34	1370,60
Canigou	4,45	1332,61
Puigmal	4,45	1259,09
Bassies	5,15	1280,86
Madres	5,25	1275,86
Llherz	5,77	1274,12
Trois Seigneurs	5,91	1280,86
Tabe	5,93	1267,69

2.1.2.2 Le changement climatique actuel : un climat plus chaud et plus sec

L'Observatoire Pyrénéen du Changement Climatique (OPCC) décrit une augmentation des températures entre 1949 et 2010 de 0,2°C en moyenne par décennie. Il en résulte à l'échelle des Pyrénées une augmentation moyenne de

1,2°C des températures depuis le milieu du XX^e siècle. Dans son rapport de 2018 (p.7), l'OPCC estime que :

Cette augmentation des températures au cours des 50 dernières années (1949-2010) a été générale dans tout le massif des Pyrénées, avec de faibles différences entre le versant nord et le versant sud, et plus marquée durant la saison estivale (juin, juillet et août).

Sur la même période, le rapport stipule que le volume des précipitations a diminué et avance le chiffre de 2,5 % de diminution par décennie. Le contexte dans lequel s'inscrit la remontée de la limite supérieure de la forêt est ainsi celui d'un bilan hydrique climatique sensiblement plus défavorable, notamment durant la période estivale. Ce tableau général recense, pour les portions de chacun des massifs de la zone étudiée supérieure à 1 500 mètres d'altitude, la moyenne des valeurs d'anomalies de température et de précipitations sur la période 2001 – 2010 par rapport à la période de référence 1961 – 1990. Il ressort assez clairement une distinction entre les massifs les plus orientaux et ceux les plus occidentaux. Les massifs des Pyrénées-Orientales présentent globalement des « anomalies » positives de température et des « anomalies » négatives des précipitations plus marquées par rapport aux normales de la période 1961-1990. Le changement est plus atténué dans les massifs de l'Ariège.

Tableau 4 - Anomalies de températures et de précipitations sur la période 2001 – 2010 par rapport à la période 1961 – 1990 par massifs de la zone d'étude pour les surfaces situées au-delà de 1 500 mètres d'altitude (Source : Action climat du projet OPCC, 2019 et 2014).

Anomalies sur la période 2001 - 2010		
Massif	Température (°C)	Précipitations (mm)
Canigou	0,87	-80,38
Puigmal	0,82	-86,65
Cambre d'Aze	0,81	-82,65
Madres	0,81	-58,33
Campcardos	0,72	-78,23
Carlit	0,71	-60,15
Hospitalet	0,68	-61,12
Tabe	0,67	-27,48
Aston	0,66	-58,32
Montcalm	0,64	-53,61
Trois Seigneurs	0,64	-35,16
Mauberge	0,63	-28,21
Valier	0,63	-28,58
Rouch Certescans	0,63	-35,81
Bassies	0,63	-40,02
Llherz	0,62	-36,00

2.1.3 Présentation des principaux massifs

Rappelons que l'espace exploré dans cette recherche correspond à la partie des massifs d'altitude supérieure à 1 500 mètres et dont les sommets atteignent une altitude minimale d'au-moins 2 000 mètres.

2.1.3.1 Dans les Pyrénées-Orientales

Les sous-ensembles montagneux du département des Pyrénées-Orientales correspondent, au sud du Conflent, aux massifs du Canigou et du Cambre d'Aze, du Puigmal, et, au nord du Conflent, aux massifs du Madres, du Carlit et des

Campcardos (Figure 25) . Le climat de ces massifs est influencé par la proximité de la Méditerranée, de façon décroissante d'est en ouest .

Le massif du Canigou et du Cambre d'Aze

Le massif du Canigou culmine au niveau du pic du même nom à 2 784 mètres d'altitude et domine le Conflent dans sa partie sud (Figure 26). Il est inclus au sein des bassins versants de la Têt, au nord, et du Tech, au sud. Il s'étend sur onze communes dont Prats-de-Mollo-la-Preste et Corsavy au sud, et Casteil, Thuès-entre-Valls, Py et Mantet au nord. Le massif est entaillé par les vallées des nombreux affluents de chacun des fleuves côtiers (la Carançà, le Llech, la Rotjà, le Riuferrier, entre autres). Le pic du Canigou est le troisième sommet le plus haut des Pyrénées-Orientales et le plus oriental de la zone d'étude dépassant les 1 500 mètres d'altitude (Tableau 2). Le massif du Cambre d'Aze est relié au massif du Canigou et culmine quant à lui à 2 750 mètres, l'ensemble surplombant la plaine du Roussillon.

D'orientation nord-est / sud-ouest, les deux massifs forment un ensemble cristallin constitué de roches métamorphiques (gneiss et orthogneiss) . La partie méridionale située au centre du Canigou est recouverte d'alluvions d'origine glaciaire (BRGM, 2009). Le massif du Canigou est le massif qui est le plus soumis aux influences des dynamiques atmosphériques méditerranéennes, mer dont il est distant d'environ quarante-cinq kilomètres.

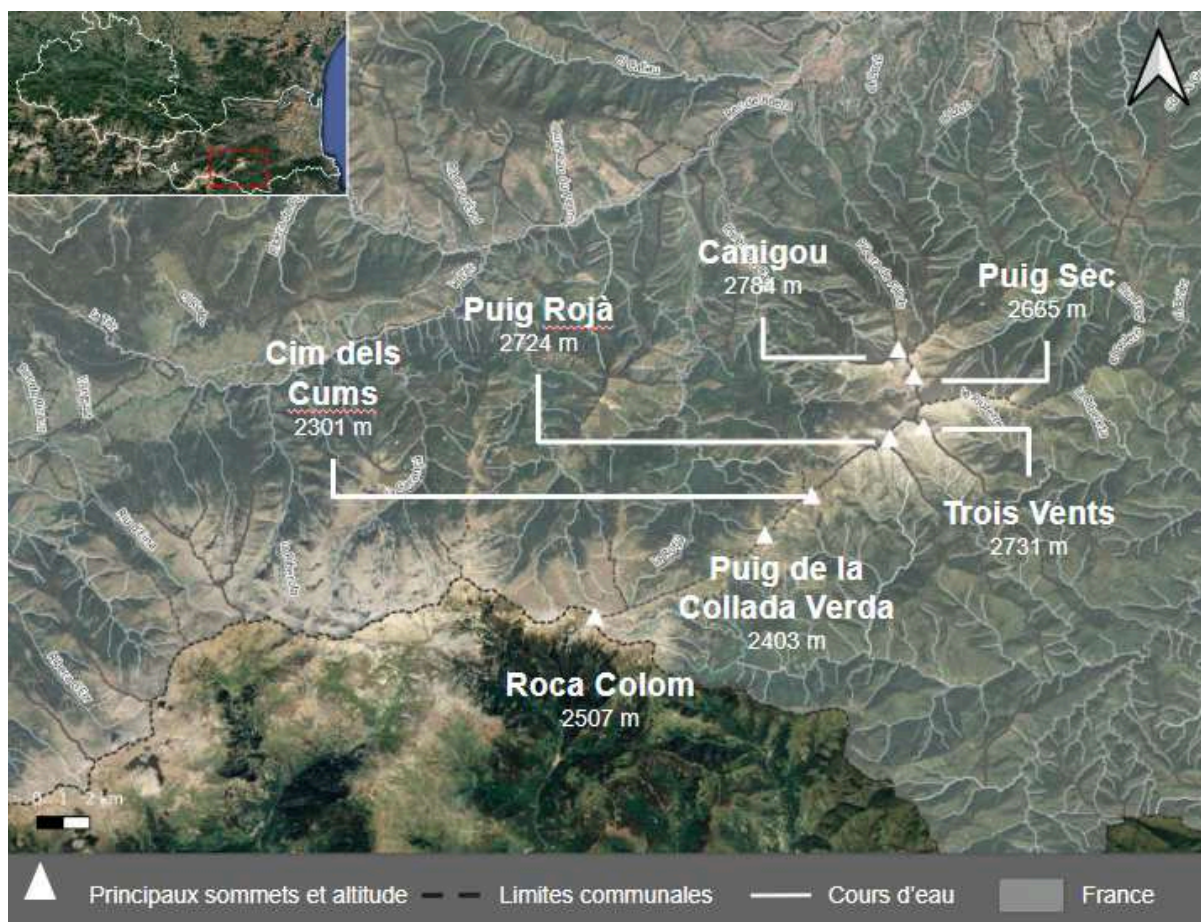


Figure 26 - Cadre géographique du massif du Canigou (Source : BD TOPO)

Le massif du Puigmal

Le massif du Puigmal est transfrontalier avec l'Espagne. Il s'étend sur sept communes dont Palau-de-Cerdagne, Osséja, Valcebollère, Err, Llo et Eyne. Il culmine à 2 910 mètres au niveau du sommet du Puigmal d'Err. Les plus hauts sommets se situent au niveau de la frontière avec des altitudes dépassant 2 800 mètres notamment au pic de Sègre (2 843 mètres) et au pic de Finestrelles (2 827 mètres ; Figure 27). Le Puigmal est entaillé de vallées parallèles d'orientation nord-ouest / sud-est avec d'est en ouest les vallées d'Eyne, de Llo et d'Err. La rivière du Sègre qui prend sa source dans la commune de Llo et son affluent l'Err

traversent le massif. La lithologie du Puigmal est mixte, comprenant des roches métamorphiques, sédimentaires et volcaniques. Dans sa partie est, il est formé de schiste noir, de calcaire, de tuf et de gneiss. Dans sa partie ouest, il est constitué d'un mélange de roches métamorphiques (schiste) et sédimentaires (grès).

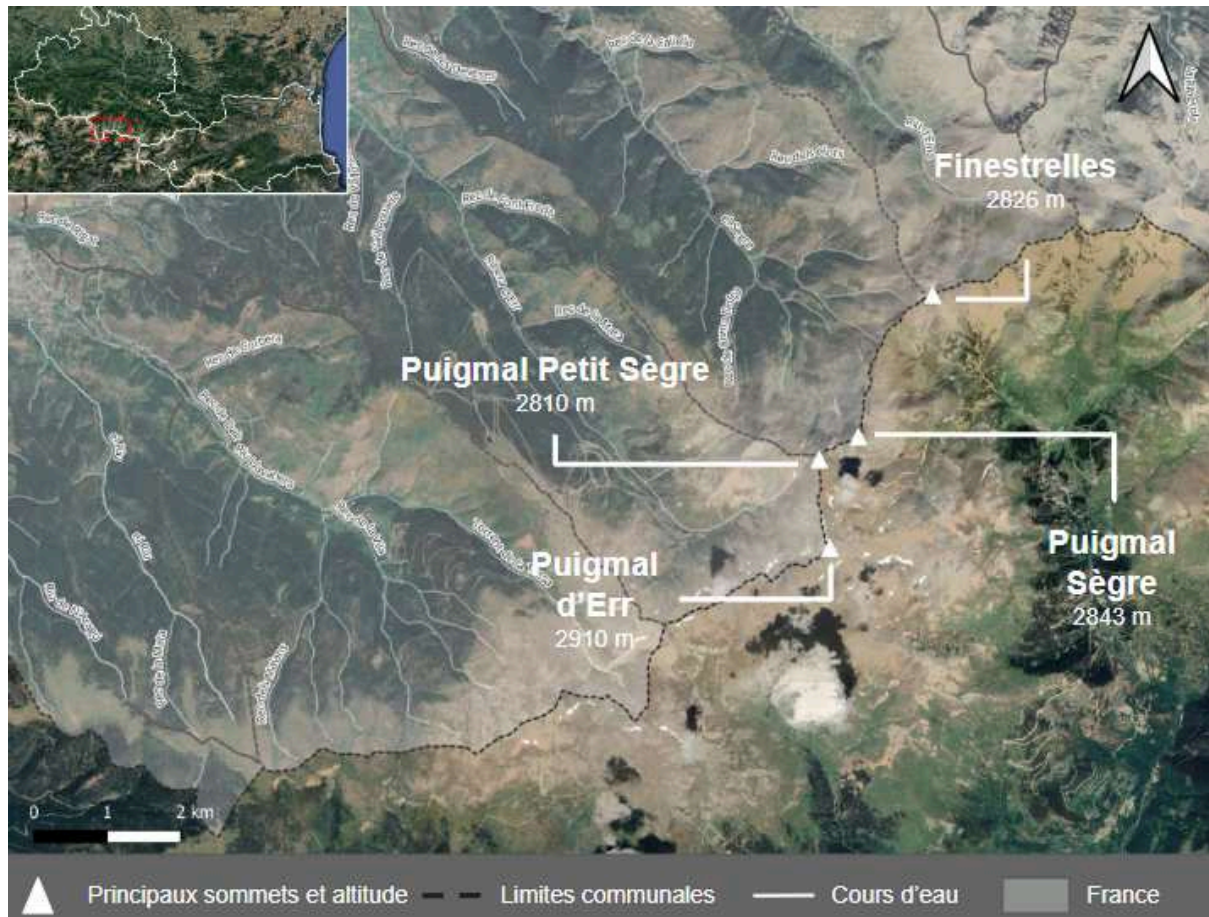


Figure 27 - Cadre géographique du massif du Puigmal (Source : BD TOPO)

Le massif du Carlit et du Campcardos

Il s'agit du massif dont le sommet (2 921 m) constitue le point le plus élevé du département des Pyrénées-Orientales. C'est également le massif qui présente la plus grande superficie au-delà de 1 500 mètres (Tableau 2). Le massif compte également trois autres sommets dépassant 2 600 mètres (Camporells, Grand Péric et Petit Péric ; Figure 28).

Le massif du Carlit se situe à la jonction entre les départements des Pyrénées-Orientales et de l'Ariège. Il est délimité par « [...] le Val de Mérens (haute Ariège) et la vallée du Carol à l'ouest, les dépressions de la Cerdagne au Sud et du Capcir à l'Est et, au Nord, la vallée du ruisseau de Galbe et celle d'Orlu [...] » (Viers 1961, p.5). Il s'étend sur 15 communes dont Angoustrine-Villeneuve-des-Escalades, Formiguères et les Angles. En continuité, le massif de Campcardos dont l'altitude est supérieure à 1 500 mètres correspond quant à lui à l'extrémité ouest du département des Pyrénées-Orientales et marque la frontière avec l'Andorre et l'Espagne (Catalogne).

Le Carlit est un massif essentiellement granitique qui, par sa situation géographique, est soumis aux influences méditerranéennes, mais où les influences océaniques se font ressentir. Les formes du relief sont bien marquées par l'alternance des cycles de glaciations et de déglaciations quaternaires. De ces cycles résultent la présence de nombreux lacs (contrairement aux autres massifs du département) dont celui des Bouillouses à l'est du sommet du Carlit, les étangs de Lanoux et de Naguille au nord (Figure 28 et 29, Delmas 2005 ; Rita et Sebastia 1993). Les héritages glaciaires concernent aussi de nombreux dépôts morainiques parfois remaniés en glaciers rocheux au Tardiglaciaire (Delmas, 2005).

Alimenté en eau par les flux d'origine atlantique et méditerranéenne, le Carlit est aussi un important château d'eau. Le fleuve de la Têt y prend sa source au nord-est à environ cinq kilomètres du sommet et le fleuve de l'Aude à l'est des Bouillouses. La rivière de l'Ariège prend sa source quant à elle au sud-ouest du Carlit, dans le massif de Campcardos.

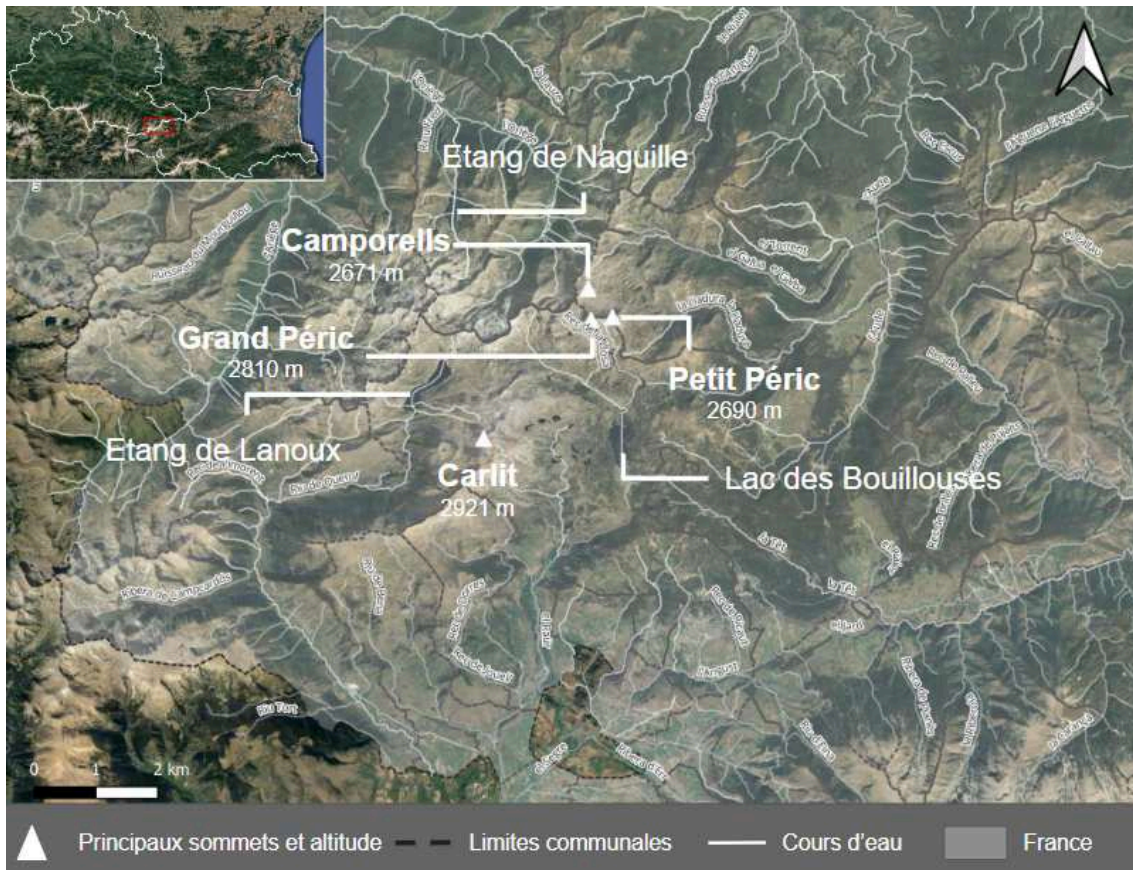


Figure 28 - Cadre géographique du massif du Carlit (source : BD TOPO).



Figure 29 - Vue depuis le sommet du massif granitique du Carlit (2 921 mètres) sur les lacs du massif. En rouge, est figurée la position actuelle de la limite supérieure de la forêt. Au loin, le massif du Canigou.

Le massif du Madrès

Au nord du Conflent (vallée de la Têt), le massif du Madrès se situe à la jonction des départements de l'Aude, de l'Ariège et des Pyrénées-Orientales, (Figure 30). Il se situe sur 9 communes dont Nohèdes, Réal, Sansa et Mosset. La majeure partie de surface est néanmoins comprise dans les Pyrénées-Orientales. Il culmine à 2 469 mètres d'altitude au niveau du sommet du même nom. D'ouest en est, le massif est entaillé par cinq vallées traversées par les rivières de Cabrils, d'Evol, de Nohèdes et d'Urbanya et par celle de la Castellane. Chacune de ces rivières conflue avec la Têt. Le massif du Madrès est ainsi inclus dans les bassins versants de l'Aude au sud-ouest et de la Têt au nord-est. L'extrémité ouest du Madrès s'ouvre sur le plateau du Capcir. Le massif du Madrès est majoritairement formé de schistes, de calcaires et de granite. Comme celui du Carlit, le climat du Madrès peut être qualifié de contrasté, sa partie méridionale étant fortement influencée par les flux venant de la Méditerranée et sa partie septentrionale par ceux venant de l'Atlantique. En conséquence, les précipitations sont plus abondantes avec de moindres contrastes intersaisonniers sur sa partie nord.

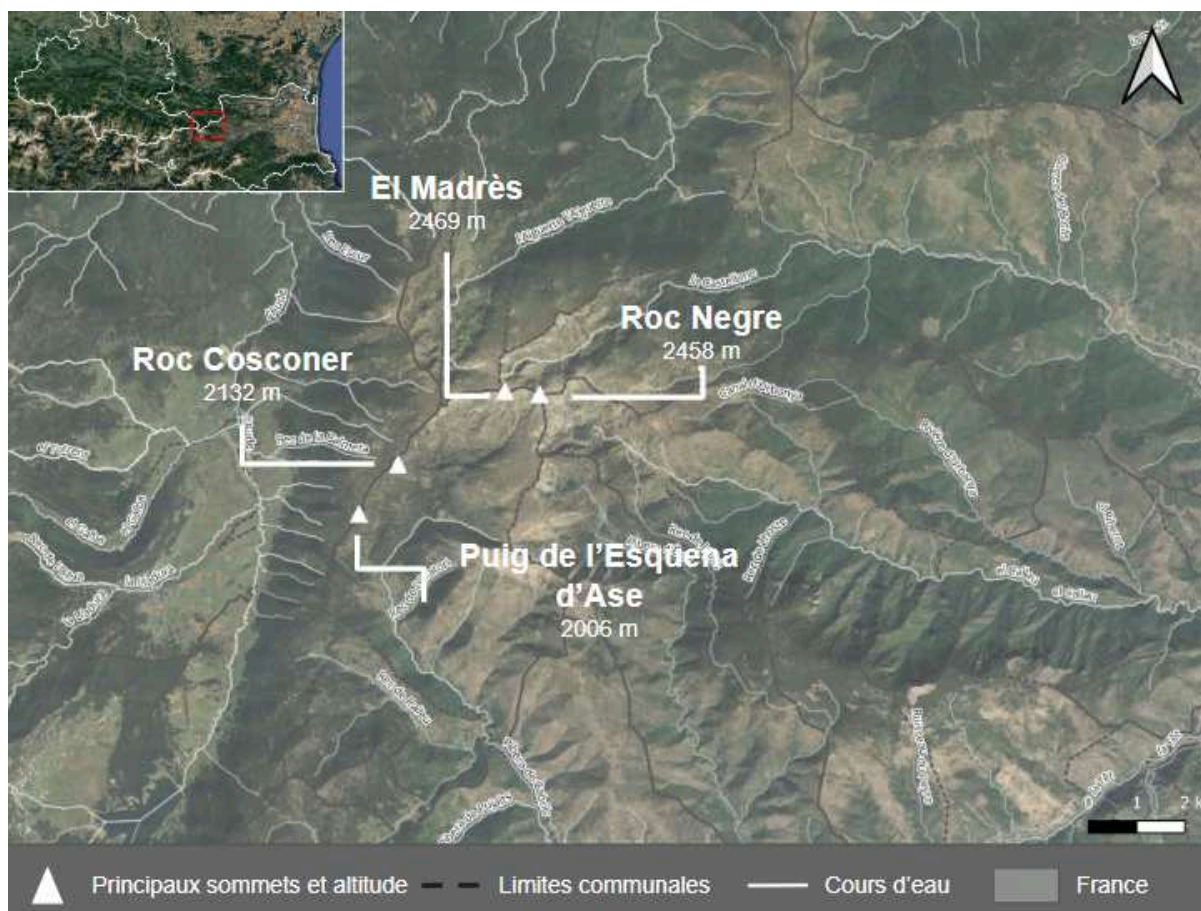


Figure 30 - Cadre géographique du massif du Madrès (source : BD TOPO).

2.1.3.2 En Ariège

Toujours en envisageant les choses d'est en ouest, les Pyrénées ariégeoises comprennent, , une portion des massifs du Carlit et des Campcardos déjà évoqués ci-dessus et intégralement les massifs de l'Hospitalet et de l'Aston, les du Montcalm, de Tabe, du Rouch Certescans, du Valier et de Mauberme. Cette partie de l'espace étudié est beaucoup moins méditerranéenne et plus largement ouverte aux influences océaniques, ce qui se traduit, comme on l'a vu plus haut, par des précipitations plus fortes et moins contrastées saisonnièrement (le creux estival y est nettement atténué).

Le massif de Tabe

Le massif de Tabe (également appelé massif de Saint-Barthélémy) est l'un des plus septentrionaux de la zone d'étude. Il fait partie de l'entité paysagère du Pays d'Olmes et se situe au Nord du massif de l'Arize. Cette situation d'abri engendre une diminution des précipitations avec 1 400 mm de précipitations annuelles au pic de Soularac (Conseil général de l'Ariège, 2006). Le massif s'étend sur 16 communes dont Montferrier et Montségur au nord, et Caychax, Appy, Lordat et Axiat au sud. Il culmine à 2 368 mètres au Pic de Soularac.

Ce massif cristallin se situe en dehors de la zone axiale de la chaîne des Pyrénées et est formé principalement de roches métamorphiques (gneiss). Il présente quelques traces d'une ancienne activité glaciaire quaternaire (Würm). L'étang d'Appy, au sud du Pic de Galinat, témoigne également de la présence d'un ancien glacier de cirque (Delmas *et al.*, 2011 ; Figure 31). Le massif de Tabe compte six sommets d'altitude supérieure à 2 000 mètres, tous situés sur sa crête principale (nord-ouest - sud-est : Figure 31). Le réseau hydrographique du massif est en grande partie structuré par des affluents de l'Ariège, dont le Touyre au Nord, l'Arnavé à l'Ouest et le Ruisseau d'Axiat au Sud. La partie est du massif est, quant à elle, structurée par les affluents de l'Hers.

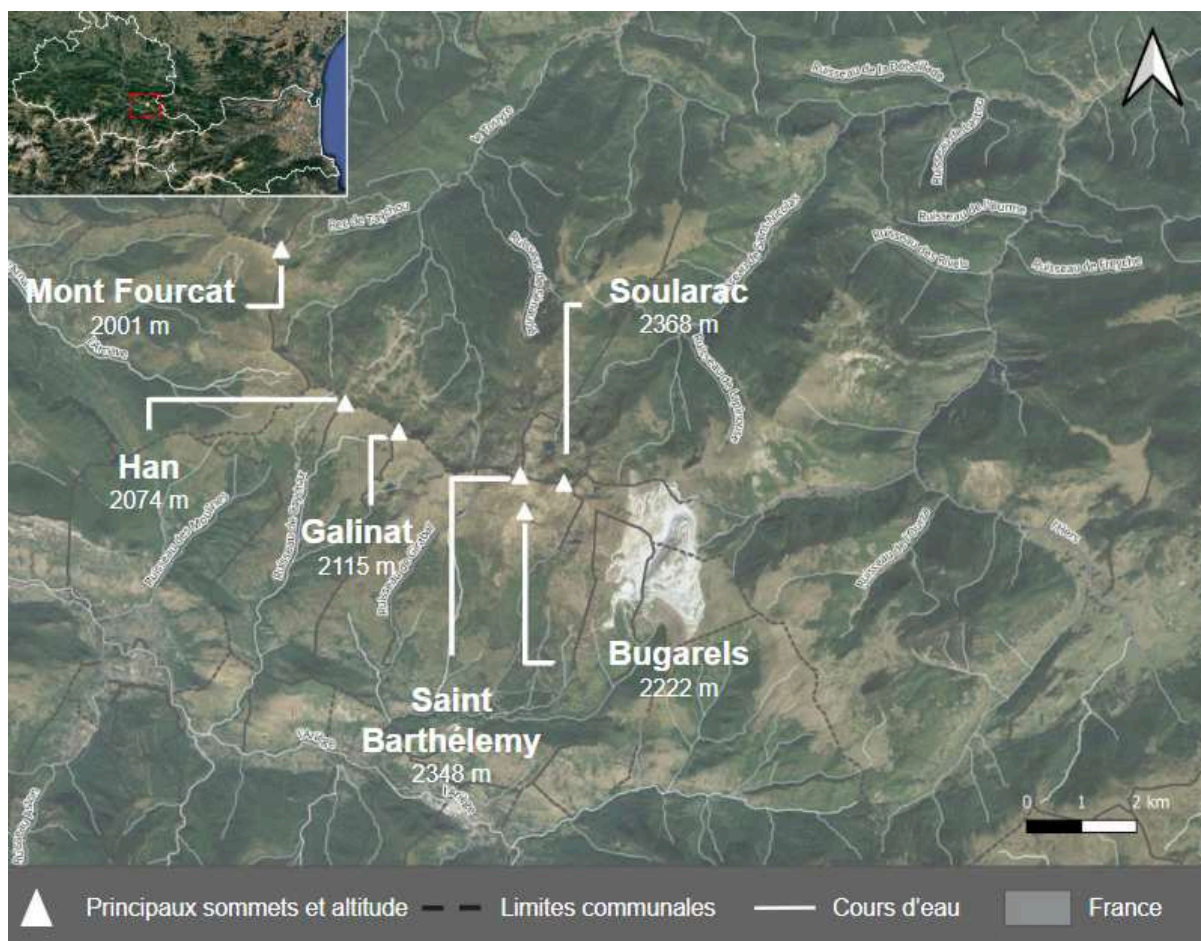


Figure 31 - Cadre géographique du massif de Tabe (Source : BD TOPO)

Le massif des Trois Seigneurs et du Llherz

Comme le massif de Tabe, le massif des Trois-seigneurs est situé au nord de la zone axiale (Figure 32). Il s'étend sur sept communes dont Val-de-Sos au sud et Rabat-les-Trois-Seigneurs au nord. Il est constitué de roches sédimentaires (grès et pélite), métamorphiques (paragneiss) et plutoniques (granite). Quelques lacs d'origine glaciaire sont présents. Au nord des Trois Seigneurs, le massif du Llherz se distingue également. Ce second massif présente une lithologie plutonique et métamorphique parfois recouverte de sédiments quaternaires.

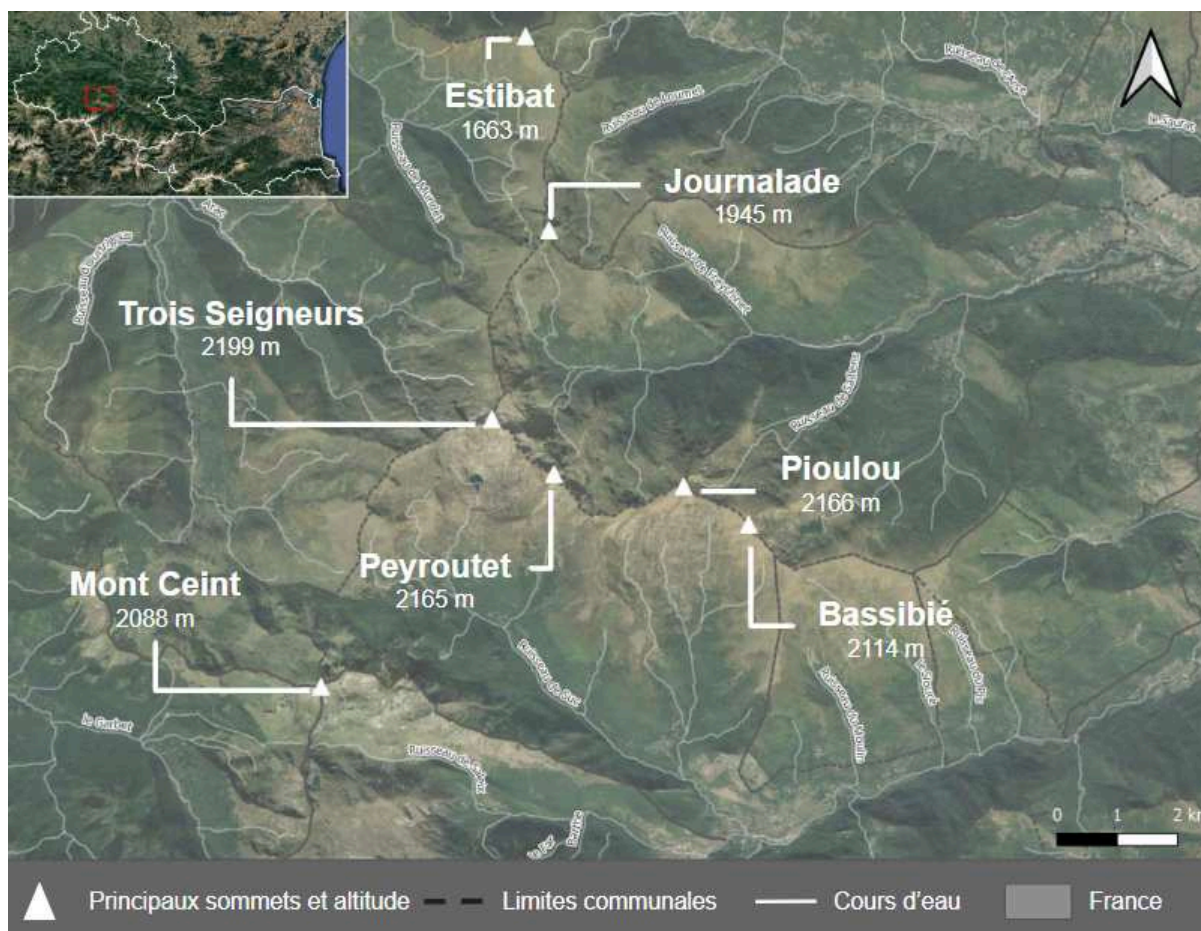


Figure 32 - Cadre géographique du massif du Canigou (Source : BD TOPO)

Les massifs de l'Aston et de l'Hospitalet

Les massifs de l'Aston et de l'Hospitalet s'étendent sur 10 communes ariégeoises dont Siguer, Aston et Mérens-les-Vals. Ils culminent au pic de Serrère à 2 913 mètres et forment un ensemble cristallin (gneiss et granite). Le massif comprend également de nombreux lacs et des zones humides, notamment dans le secteur du pic de Nérassol (Figure 33). Les rivières de l'Aston et de Najar, affluents de l'Ariège, descendent de ces massifs.

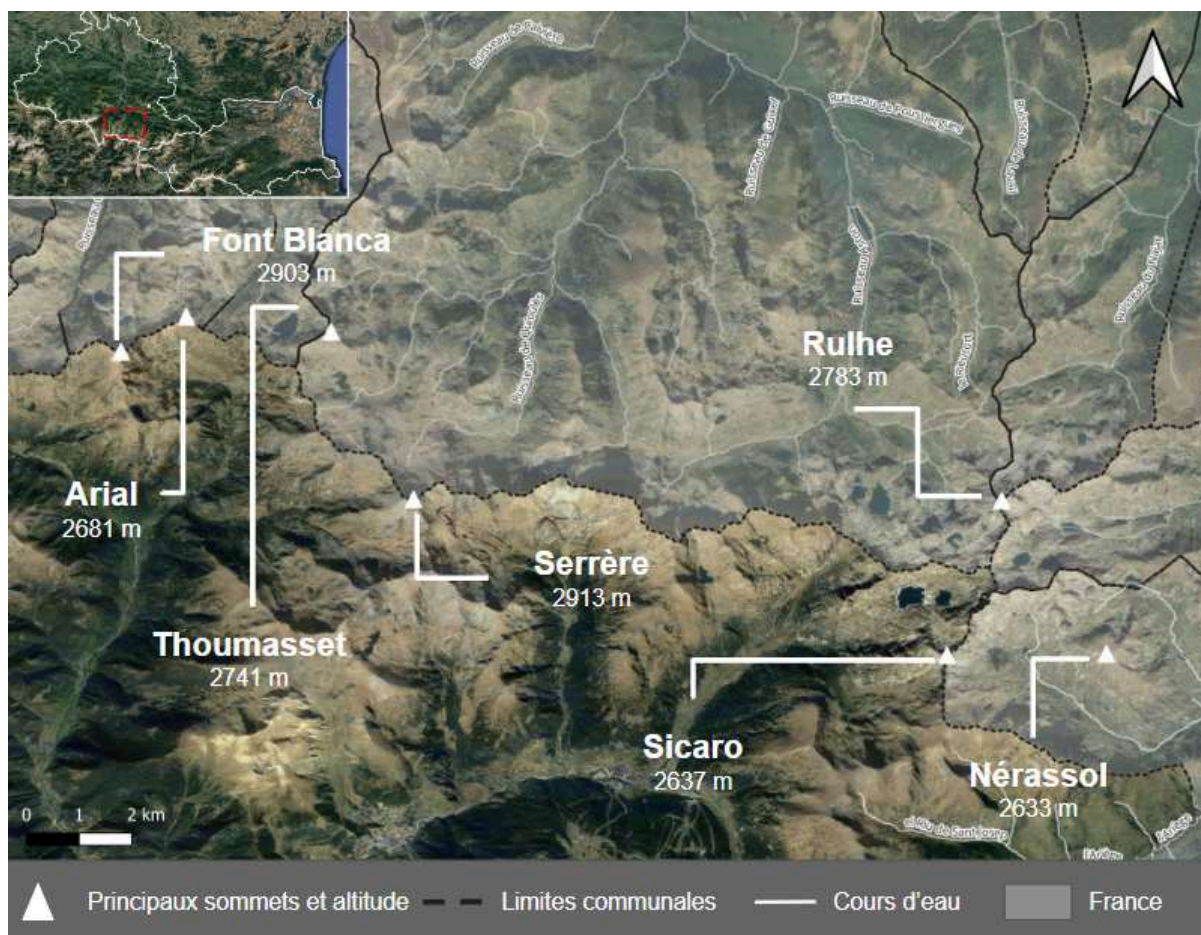


Figure 33 - Cadre géographique des massifs de l'Aston et de l'Hospitalet (source : BD TOPO).

Le massif du Montcalm

Le massif du Montcalm s'étend sur les communes d'Aulus-les-Bains, Auzat et Lercoul. C'est un massif cristallin constitué principalement de micaschistes. Le climat est surtout soumis à des influences océaniques, mais forme une zone de transition vers le climat méditerranéen. Le secteur est parsemé d'un ensemble de lacs. (Bonneil, s.d.1 ; Monod, 2014 ; Figure 34) et culmine au niveau du Pique d'Estats à 3 143 mètres au niveau de la frontière franco-espagnole. Le secteur comprend les bassins versants du Vicdessos, de l'Artigue et du Soulcem. Le Siguer, qui prend sa source au sud de l'étang du barrage de Gnioure, délimite le massif à l'Est. Le ruisseau du Vicdessos descend du nord au sud le massif en passant par l'étang de

Soulcem. Plusieurs affluents rejoignent le Vicdessos et forment le réseau hydrographique du massif de Montcalm.

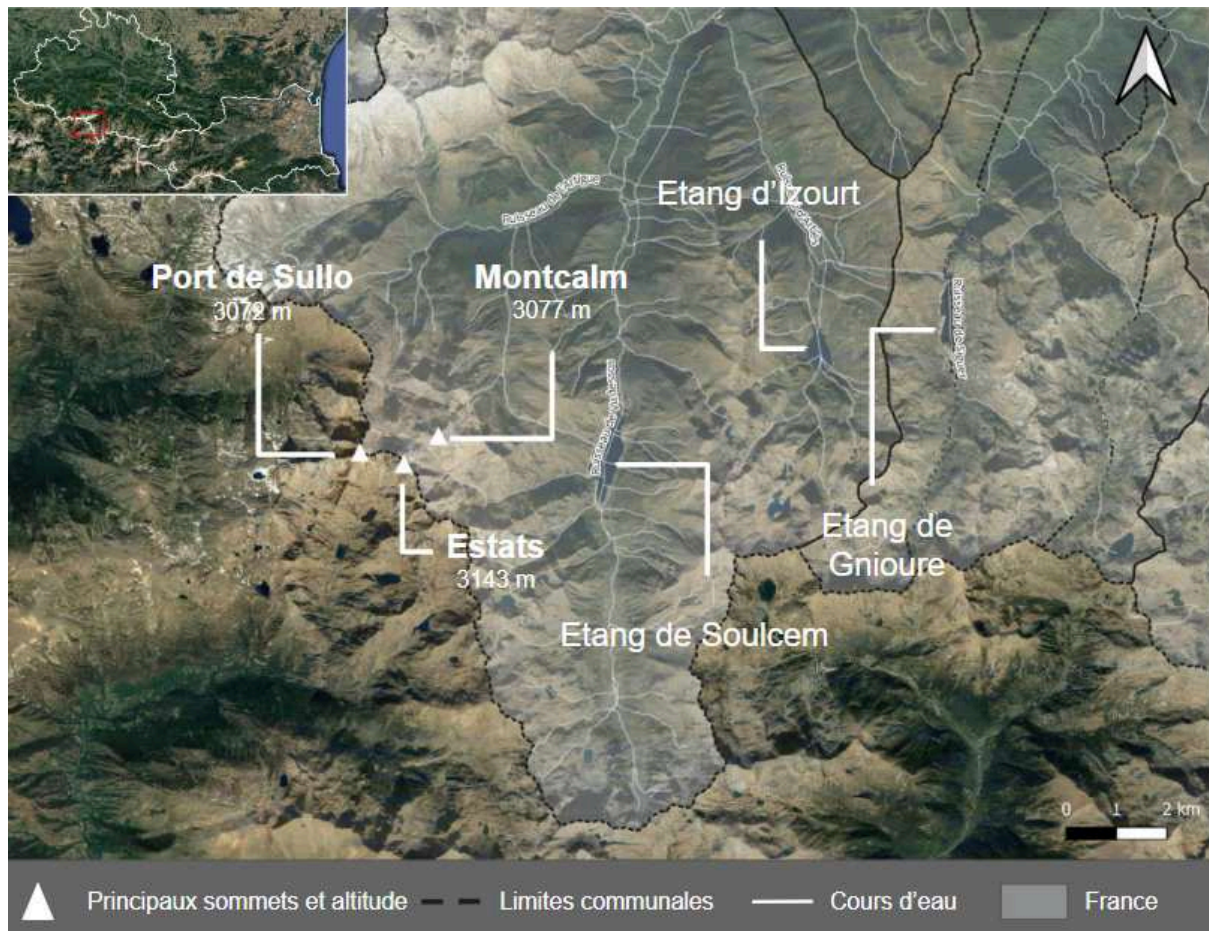


Figure 34 - Contexte géographique dans le secteur du massif du Montcalm (source : BD TOPO).

Le massif de Maubermé

Le massif de Maubermé est le plus occidental de la zone d'étude et du Couserans (Figure 35). Il se situe sur trois communes ariégeoises : Antras, Sentein et Bonac-Irazein. La lithologie du massif de Maubermé est constituée de roches sédimentaires (grès, calcaire). Il culmine à 2 880 mètres d'altitude au niveau du Pic de Maubermé. Le fleuve du Lez et ses affluents, l'Isard et l'Araing, forment le réseau hydrologique du massif.

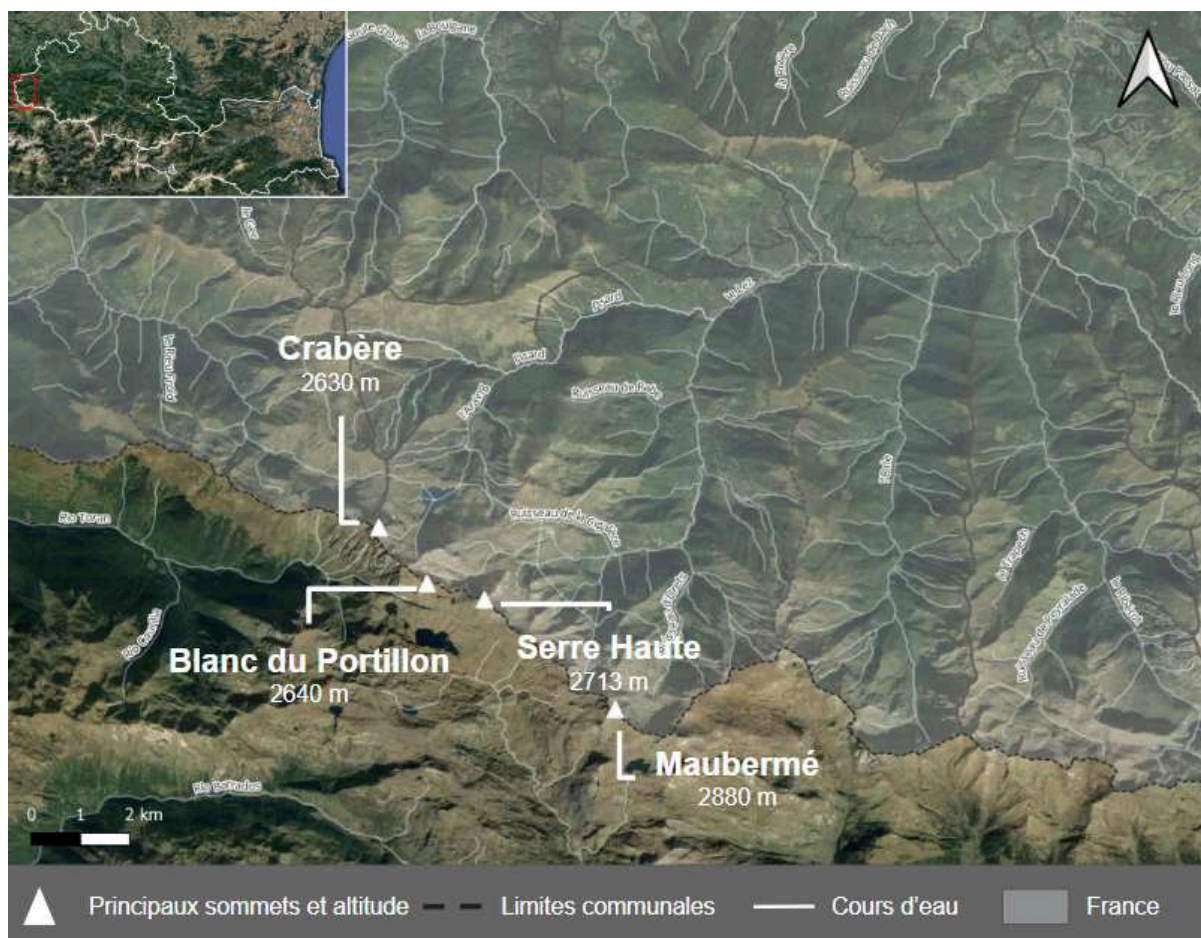


Figure 35 - Cadre géographique du Massif de Maubermé (Source : BDTOPO)

Le massif du Valier

Le massif du Valier s'étend sur les communes ariégeoises de Bordes-Uchentein, Bethmale, Seix et Couflens (Figure 36). Il est également formé de roches sédimentaires (calcaire, calcschiste), ainsi que par du schiste. Il est aussi caractérisé par la pente très raide de ces versants. Dans ses massifs les plus occidentaux de la zone d'étude, l'influence des masses d'air venues de l'Atlantique est plus prégnante, avec des précipitations abondantes et assez régulières d'un mois sur l'autre, supérieures à 1 000 millimètres annuellement (Bonneil, s.d. 2). Le climat y est ainsi dit montagnard à influence atlantique. Le massif culmine au pic du même nom à 2 838 mètres d'altitude. Il s'étend sur les hauts bassins versants du

Ribérot, affluent du Lez, et de l'Estours, affluent du Salat. Il est délimité à l'ouest par l'Orle, également affluent du Lez, et à l'est par le ruisseau d'Angouls, un autre affluent du Salat. Le Ribérot et le Ruisseau de l'Estours structurent le réseau hydrographique à l'intérieur du massif.

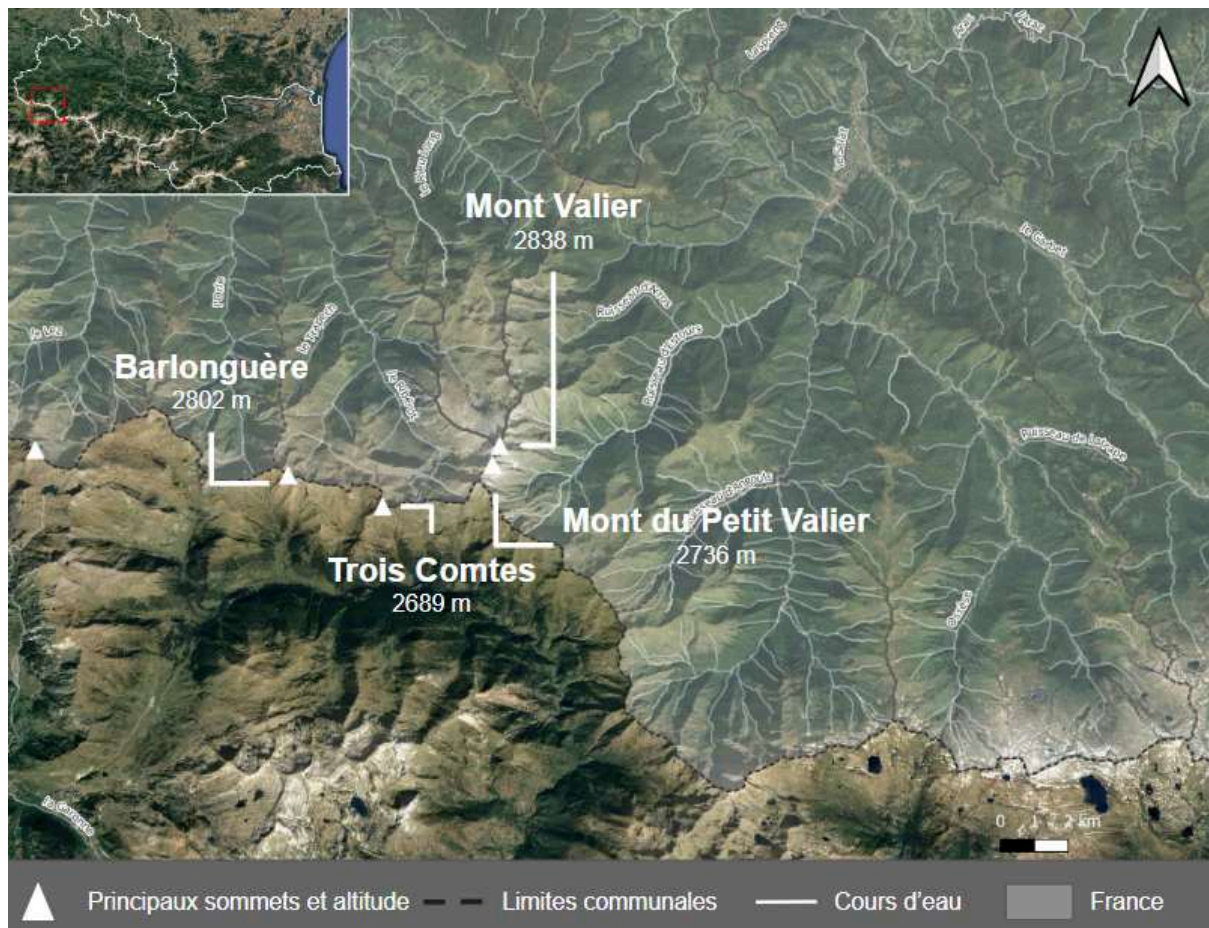


Figure 36 - Cadre géographique du massif du Valier (Source : BD TOPO)

Le massif de Rouch Certescans et de Bassiès

Le massif de Rouch Certescans s'étend sur les communes de Couflens, Ustou et Aulus-les-Bains (Figure 37). Il culmine au niveau du pic de Certescans à 2 833 mètres d'altitude. Ce massif se distingue par la présence de formations superficielles matérialisées par des cônes de déjection et d'avalanches et par diverses roches sédimentaires dans sa portion la plus méridionale. La diversité

lithologique est également présente plus au nord, où le massif est davantage calcaire et schisteux (Genna, 2008). Quelques lacs, dont ceux d'Alet et de la Hilette d'origine glaciaire, sont présents au sein du massif au nord du pic de Certescans. Le réseau hydrographique du Salat et de ses nombreux affluents draine le massif.

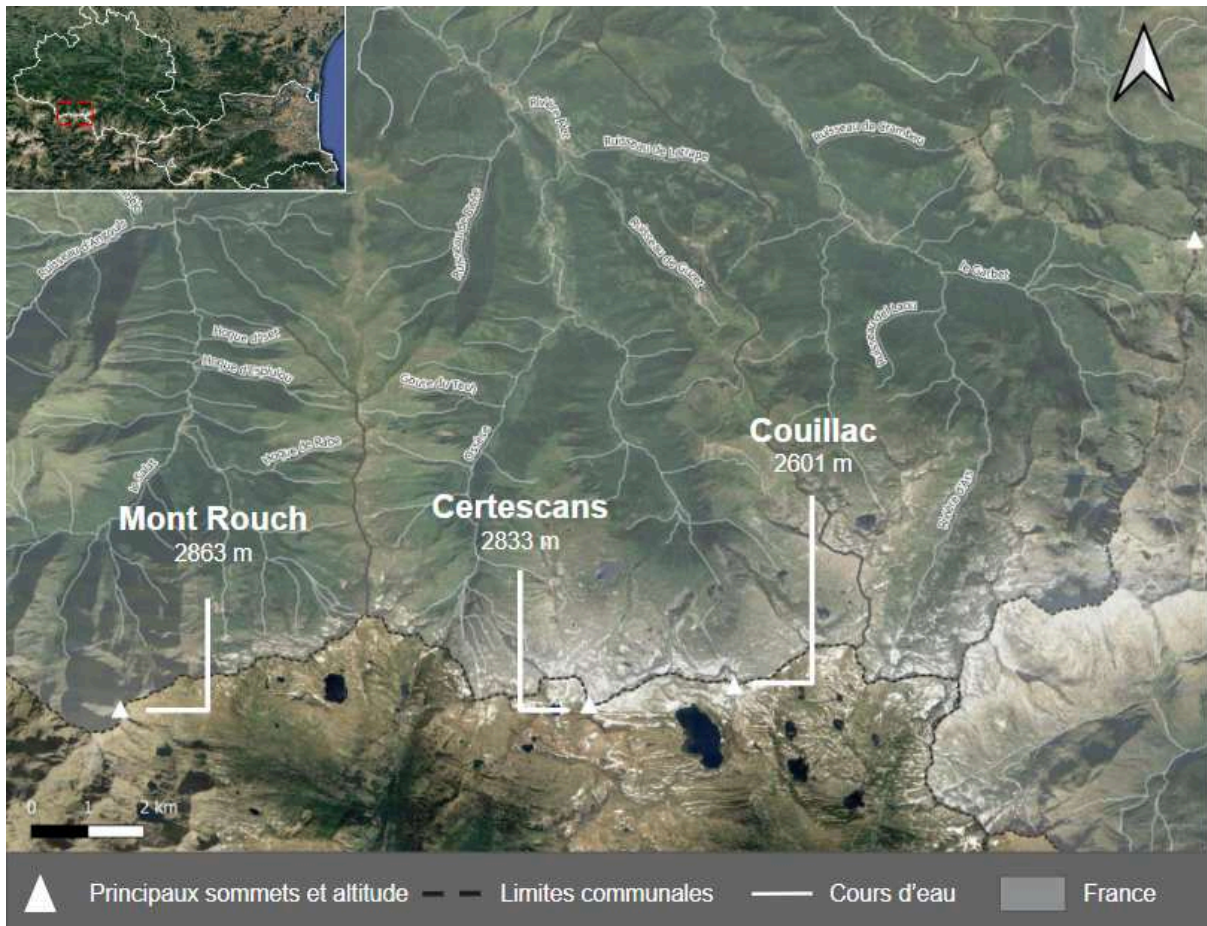


Figure 37 - Cadre géographique du massif du Rouch et Certescans (Source : BD TOPO)

2.2 La limite supérieure théorique de la forêt dans la partie orientale des Pyrénées

La physionomie des espaces forestiers s'établissant au sein des massifs montagneux précédemment décrits est, à l'échelle de l'ensemble de la chaîne, principalement déterminée par le climat et notamment par la décroissance des températures avec l'altitude qui commande, en première instance, l'étagement des

formations végétales. L'application de ce principe général d'organisation pour la partie orientale des Pyrénées, est l'objet de cette nouvelle section.

Dans celle-ci, la position et la composition spécifique théorique de la limite supérieure de la forêt seront discutées à l'échelle de la zone d'étude. Dans le **2.1.1**, l'altitude théorique de la limite supérieure de la forêt et son intégration dans le modèle de l'étagement seront présentés. Dans le **2.1.2**, les principales espèces d'arbres retrouvées au niveau de la limite supérieure de la forêt seront présentées. Un des premiers effets de l'influence méditerranéenne sur les Pyrénées orientales se situe dans la composition spécifique de cette flore arborescente.

2.2.1 Modèle pyrénéen de l'étagement et position théorique de la limite supérieure de la forêt

Il est admis que les températures diminuent en altitude en moyenne de 0,55°C tous les 100 mètres (avec des variations selon que l'air est plus humide – plutôt 0,5°C/100m – ou plus sec – plutôt 1°C/100 m). Ce gradient thermique altitudinal différencie la végétation le long des versants de montagne et est la cause première de l'étagement en montagne (*cf.* chapitre 1). Les spécificités du modèle pyrénéen d'étagement seront présentées dans cette sous-section.

2.2.1.1 Etagement de la végétation

Sur le versant nord, français, des Pyrénées, comprenant donc les départements d'étude, tous les étages classiques sont représentés, bien que l'étage nival ne le soit que très ponctuellement. Saule (2002) distingue l'étagement sur le versant nord et celui du versant sud, les limites altitudinales étant plus basses sur le versant espagnol. Il distingue aussi l'étagement dans les massifs siliceux (ex : grès,

granite) et celui que l'on retrouve sur calcaire. La description de l'étagement par Saule (2002) sert de base à notre présentation versants septentrionaux de la partie orientale des Pyrénées d'après. Comme pour la limite supérieure de la forêt, le passage d'un étage à l'autre a une certaine épaisseur et les limites altitudinales correspondent ici plus ou moins à 800 mètres pour la limite supérieure de l'étage collinéen, 1 700 mètres pour celle de l'étage montagnard, 2 200 – 2 300 mètres pour celle de l'étage subalpin et 2 800 mètres voire plus pour l'étage alpin, étant entendu que la publication de Saule datant de 2002, la tendance est à une remontée en altitude des étages.

L'étage collinéen (jusqu'à 800 mètres d'altitude) le plus fortement anthropisé correspond aux fonds de vallées et comprend les espaces de cultures ou les prairies de fauche. Concernant les arbres, ce sont principalement des feuillus qui s'installent spontanément à ces altitudes. On compte notamment des aulnes (*Alnus glutinosa*), des saules (*Salix sp.*) et des peupliers (*Populus sp.*) dans les parties les plus humides et le long des cours d'eau. De manière générale, l'étage collinéen est celui des chênes (*Quercus spp.*) avec une différence selon que l'on est sous influence atlantique (chêne pubescent : *Quercus pubescens*; chêne sessile : *Quercus petraea*) ou méditerranéenne (chêne vert : *Quercus ilex*). **L'étage montagnard** est celui du hêtre (*Fagus sylvatica*) parfois mélangé au sapin pectiné (*Abies alba*). Là où les chênes sont contraints par les températures, le hêtre, dont les exigences hydriques sont plus fortes, est toujours présent et se réfugie sur des secteurs humides et est donc principalement présent sur les versants ombragés. Quelques espèces pionnières telles que le bouleau (*Betula sp.*) et le sorbier des oiseleurs (*Sorbus aucuparia*) sont présents et occupent notamment la partie supérieure de la hêtraie-sapinière, parfois appelée l'altimontain. Sur les massifs siliceux, il est

également possible de retrouver le chêne sessile (*Quercus petraea*). A l'**étage subalpin**, dans ce secteur des Pyrénées, c'est principalement le pin à crochets (*Pinus uncinata*) qui domine les peuplements. A partir d'un certain seuil d'altitude délimité à environ 1 600 mètres par Ameztegui *et al.* (2021), la taille des arbres diminue progressivement pour adopter un port dit montagnard, plus court, notamment les pins à crochets. Les auteurs estiment que tous les 100 mètres d'altitude, la taille des arbres diminue de 1,70 mètre en moyenne. Ce phénomène est plus marqué sur les ombrées, terme pyrénéen équivalent aux ubacs. À partir de la partie haute de cet étage, au-delà de la forêt, mais souvent bien plus bas en raison de l'emprise des activités pastorales sur laquelle nous reviendrons largement dans cette thèse, s'étendent les prairies d'estive accompagnées de cabanes pastorales. La partie supérieure de l'étage subalpin est également celle des landes dominées par le Rhododendron ferrugineux (*Rhododendron ferrugineum*) ou le raisin d'ours (*Arctostaphylos uva-ursi*). Le développement de ces espèces buissonnantes est d'ailleurs largement favorisé par la hausse actuelle des températures (Francon *et al.*, 2023). Au-delà, mais cela intéresse moins notre étude, l'étage alpin est constituée par une pelouse et l'étage nival, peu représenté dans la zone étudiée, n'accueille qu'un tapis végétal discontinu (Figure 38 ; Dendaletche, 1997 ; Saule, 2002).

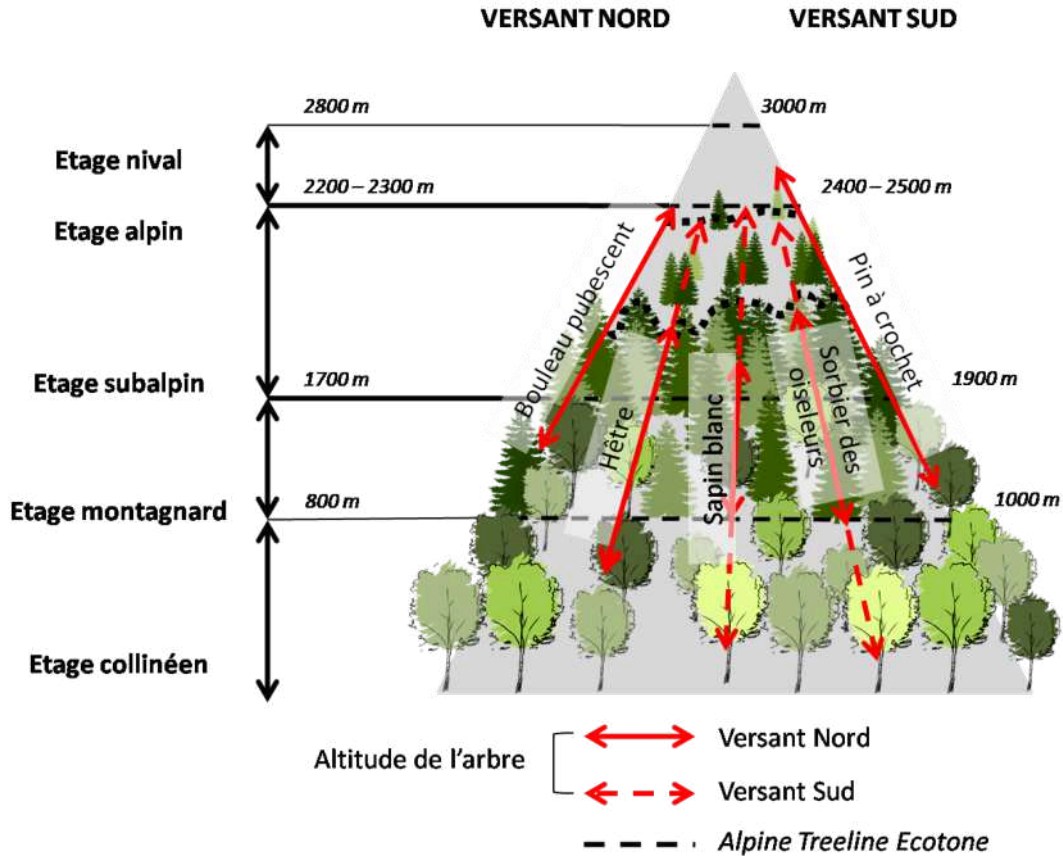


Figure 38 - Le modèle pyrénéen (théorique) d'étagement de la végétation au sein du massif des Pyrénées (d'après Saule, 2002).

2.2.1.2 Estimation de la position théorique de la limite supérieure forestière

Les principaux travaux menés sur la détermination de la position théorique de la limite supérieure de la forêt dans les Pyrénées incluent ceux de Carreras *et al.* (1996), dans la partie orientale de la chaîne, mais sur le versant sud des Pyrénées catalanes. Cette notion de position théorique renvoie aux concepts de niches écologiques potentielles et réalisées détaillées dans le chapitre (voir 1.1.2.1). Les auteurs prennent en compte un ensemble de pré-requis pour sa détermination. Le premier correspond au fait que la limite supérieure forestière actuellement réalisée dans les Pyrénées orientales n'est justement pas la limite théorique naturelle dans le

sens où le climat ne régit pas seul sa position, non plus que sa structure ou sa composition actuelles. Le second pré-requis est que les îlots forestiers actuels ne traduisent pas nécessairement la position d'une ancienne forêt fermée qui reculerait, correspondant à l'inverse souvent à une reconquête. Le troisième élément pris en compte par les auteurs est que les secteurs longuement enneigés sont généralement fuis par les arbres et qu'en conséquence, l'altitude de la limite supérieure forestière peut y être en deçà de sa position théorique malgré des conditions environnementales *a priori* favorables. Le quatrième point évoqué concerne les abrupts du relief, les pics et les crêtes où la forêt ne s'implante pas aisément. L'avant-dernier pré-requis concerne la présence de végétation buissonnante qui n'est pas toujours le signe d'une dynamique annonciatrice au développement de la forêt. Les auteurs ont enfin constaté, concernant les Pyrénées, que l'altitude de la limite supérieure de la forêt est située à une altitude potentiellement plus élevée au niveau des vallées internes à la chaîne et évoquent le climat continental comme étant plus favorable à la présence de la forêt en altitude.

Pour Carreras *et al.* (1996), l'altitude théorique de la limite supérieure de la forêt dans les Pyrénées catalanes espagnoles se situe entre 2 100 et 2 500 mètres d'altitude. Pour Michel (1951), cette position théorique de la forêt devrait se situer aux alentours de 2 200 mètres dans le département des Pyrénées-Orientales (mais ses travaux sont maintenant anciens) ; il conclut également que cette limite a, par l'action de l'Homme (voir 2.2), été abaissée à des altitudes bien inférieures. Dendaletche (1997, p. 103) souligne pour l'ensemble du massif pyrénéen que « [...] à partir de 1 600 ou 1 800 mètres d'altitude, la forêt devient de plus en plus claire [...] » . Il détermine la position observée la limite supérieure de la forêt entre 2 000 ou 2 300 mètres en règle générale. Ninot *et al.* (2008) confirment ces valeurs et

estiment son altitude entre 2 300 et 2 400 mètres. Néanmoins, cette altitude théorique à laquelle la limite supérieure de la forêt pourrait, du fait des conditions climatiques, se mettre en place, n'est que très rarement atteinte (voir 2.2).

2.2.1.3 Dynamique de la limite supérieure de la forêt

Plusieurs études menées à proximité et au sein de la zone étudiée ont mesuré l'évolution de la position et de la structure, principalement la densité du couvert forestier, de la limite supérieure de la forêt. Ces précédentes études attestent de la mobilité locale de cette limite et sa relative stationnarité dans d'autres secteurs. De nombreux auteurs attestent d'une progression altitudinale et/ou d'une densification du couvert forestier au niveau de la limite supérieure de la forêt depuis des millénaires et sur des périodes récentes (Camarero et Gutiérrez, 2004 ; Battlori et Gutiérrez, 2008 ; Ameztegui *et al.*, 2010 et 2016 ; Cunill *et al.*, 2012 ; Camarero *et al.*, 2015 ; Leunda *et al.*, 2019 ; Feuillet *et al.*, 2020). Ces évolutions traduisent un fort abaissement de l'altitude de la limite supérieure de la forêt depuis le Néolithique jusqu'au maximum démographique et à l'emprise rurale maximale et une reprise forestière s'accéléralant dans la période récente. Les résultats de ces études antérieurement menées dans le secteur du terrain de recherche sont présentés dans le tableau 5 ci-dessous.

Tableau 5 - Résultats de précédentes études menées dans les environs du secteur d'étude de la thèse (NC : Non concerné, étude ne mesurant pas ce paramètre)

Référence	Localisation	Période	Evolution moyenne de la limite supérieure de la forêt	
			Altitude (en mètre)	Densité (en %)
Feuillet <i>et al.</i> , 2020	Pyrénées catalanes françaises	1953 - 2015	45	+168,0
Ameztegui <i>et al.</i> , 2016	Pyrénées catalanes espagnoles	1956 - 2006	+35,3	NC
Ameztegui <i>et al.</i> , 2010	Pyrénées catalanes espagnoles	1956 - 2006	NC	+79,4 %
Leunda <i>et al.</i> , 2019	Pyrénées centrales	-5700 - aujourd'hui	- 300 / -400	NC
Cunill <i>et al.</i> , 2012	Pyrénées catalanes espagnoles	11 000 BP - aujourd'hui	-400	NC

2.2.2 Le pin à crochet (*Pinus uncinata*), espèce emblématique de l'étage subalpin

La position de la limite supérieure de la forêt est largement dépendante des caractéristiques des espèces qui la composent. A l'échelle des Pyrénées, le pin à crochets (*Pinus uncinata*), aussi appelé pin de montagne, en est l'espèce majoritaire presque exclusive sur notre terrain. Dans cette sous-section seront décrites les caractéristiques de cette essence forestière (2.2.2.1) et des peuplements forestiers qu'elle forme au sein des Pyrénées (2.2.2.2).

2.2.2.1 Morphologie, biologie et écologie du pin à crochets

Morphologie

Le pin à crochets (Figure 39) constitue l'espèce dominante de presque toutes les limites supérieures de la forêt en Ariège et dans les Pyrénées-Orientales. Il s'agit d'un conifère à l'écorce grisâtre pouvant atteindre jusqu'à vingt-cinq mètres de haut. Ses cônes sont asymétriques et constitués d'écailles qui abritent chacune deux

graines. La taille des cônes et le nombre de graines qu'il contient diminuent avec l'altitude. Les écailles présentent un crochet caractéristique, qui a donné son nom vernaculaire à l'espèce. Les graines mesurent quatre à cinq millimètres et se disséminent notamment grâce à une aile décrite comme étant trois fois plus longue que la graine, ce qui lui permet d'être disséminée surtout par le vent (anémochorie). Elles pèsent environ 12,5 mg et se dispersent sur une distance moyenne de 14 mètres à partir de l'arbre dont elle est issue. Les aiguilles de l'arbre mesurent jusqu'à cinq centimètres, se regroupent par deux et sont de couleur vert foncé. Le pin à crochet présente des chatons mâles et des cônes femelles d'environ cinq centimètres de long qui se forment dès la dixième année (Saule, 2002 ; Laigneau, 2019 ; Lescourret et Genard, 1986a et 1986b ; Vitali *et al.*, 2019 ; Anadon-Rosell *et al.*, 2020).

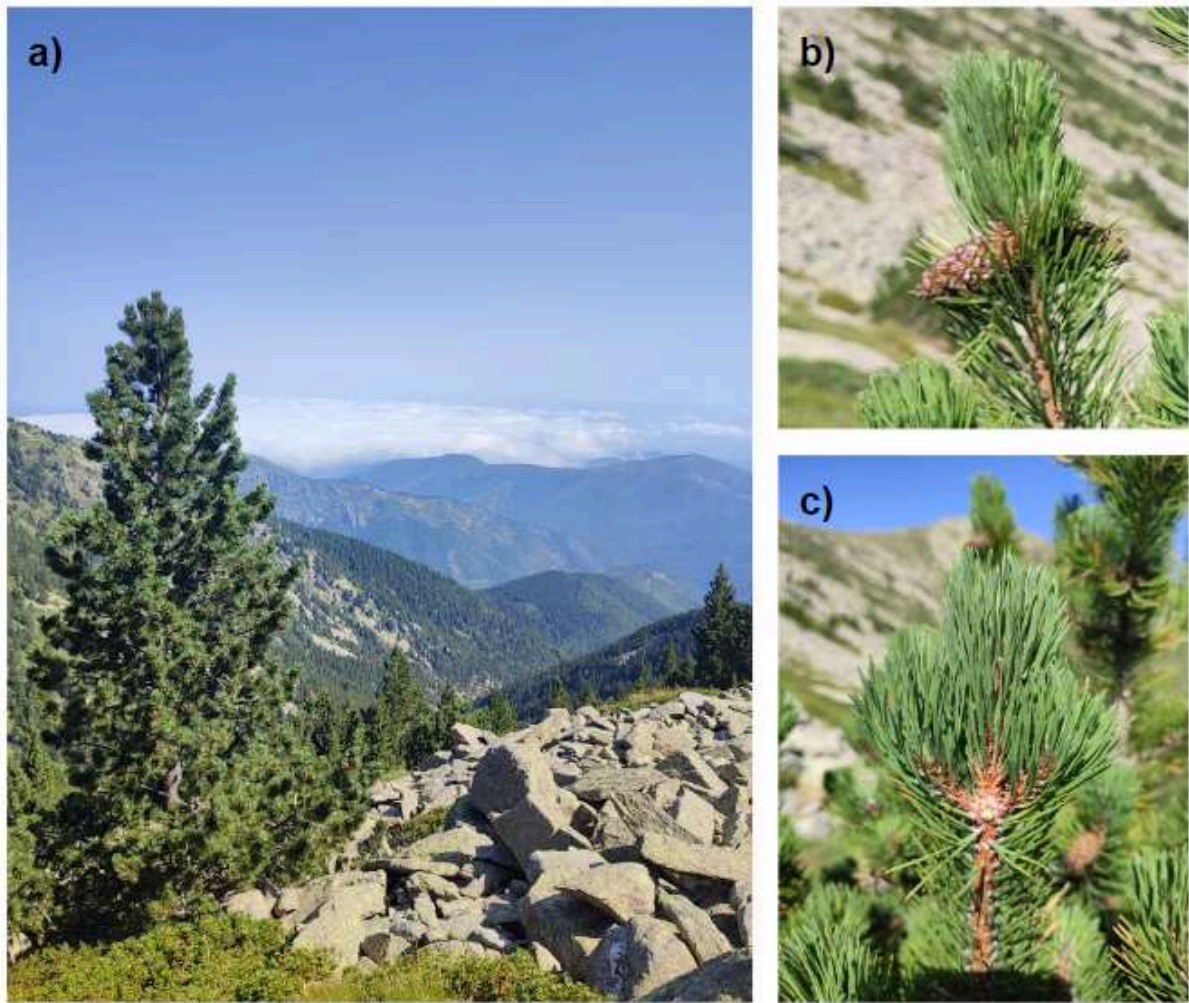


Figure 39 - Pin à crochets (*Pinus uncinata*) dans le secteur de Corsavy (Canigou, Pyrénées-Orientales). a) Morphologie générale ; b) cône ; c) aiguilles.

Biologie et écologie

- Capacité du pin à crochets à coloniser les substrats rocheux

Les recherches menées par Cantegrel (1984) dans le massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées) éclairent sur la capacité du pin à crochets à coloniser les substrats rocheux indépendamment de leurs caractéristiques lithologiques. L'auteur indique en effet que le pin semble se développer aussi bien sur substrat calcaire que sur substrat granitique. Dans le massif du Néouvielle, le pin à crochets est présent jusqu'à 2 700 mètres dans les secteurs granitiques (Chouard, 1971).

- Exigence en terme de lumière et d'humidité environnementale

Dans un autre article également centré sur le massif de Néouvielle, Cantegrel (1986, p.195), nous apprend que :

Le pin à crochets fuit [...] les zones longuement enneigées, les combes, les cirques d'ombrées, pour se « réfugier » sur les croupes, les horsts, les soulanes rocailleuses où la neige disparaît plus rapidement.

Ce constat de Cantegrel est confirmé par Schueller et Rolland (1995) pour qui l'arbre est majoritairement associé aux soulanes. Ces deux auteurs ont étudié la croissance du pin à crochets en Cerdagne (massif du Puigmal) suivant l'altitude, le climat et l'exposition. Ils notent d'abord que l'arbre atteint dix-huit mètres de hauteur à 1 850 mètres d'altitude sur un versant ensoleillé (soulane) contre seulement dix mètres à 2 120 mètres d'altitude, tendance qui confirme les résultats de Ameztegui *et al.* (2021) à l'échelle de l'ensemble des Pyrénées (2021, voir 2.1.1.1) Les arbres situés en ombrée, sur les versants plus ombragés, ont également une croissance moins importante, ce que les auteurs attribuent au sol plus frais sur ces versants. Ils comptabilisent, à altitude identique, une différence de taille de quatre mètres en ombrée par rapport aux soulanes. La croissance radiale semble également être favorisée en soulane par rapport à l'ombrée. Le pin à crochets serait donc une espèce préférant les milieux secs et ensoleillés. C'est également une espèce qui résiste bien au froid.

- Phénologie du cône du pin à crochet

Lescourret et Génard (1986b) montrent que la phénologie du cône du pin à crochets s'étale sur deux ans. La première année, pendant l'été, les cônelets apparaissent. À la même période l'année suivante, les cônelets sont

fécondés. Ces derniers deviennent des cônes mûres, ainsi que leurs graines, à l'automne. Les graines sont ensuite disséminées en hiver jusqu'au printemps de la deuxième année. Les auteurs déterminent, à partir d'une étude réalisée au sein du massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées), une production totale de 127 cônes par arbre correspondant à une production moyenne de 5 860 graines par arbre.

Relations avec l'avifaune et les micromammifères

- Les espèces consommatrices

Le pin à crochets est une espèce principalement anémochore grâce à la présence d'ailes. Secondairement, il est également zoochore, ses graines étant alors disséminées par certains oiseaux et mammifères. Une partie du stock de graines est également directement consommée par ces animaux. S'ils dispersent les graines sur de plus grande distance, ils agissent ainsi comme des facteurs limitants pour la régénération.

Plusieurs espèces de micromammifères et d'oiseaux sont consommateurs de diverses parties de l'arbre (cône et graine, Figure 40). Parmi eux figurent le Bec-croisé des sapins (*Loxia curvirostra*), le Pic épeiche (*Dendrocopos major*), la mésange noire (*Parus ater*) et la mésange huppée (*Parus cristatus*), l'écureuil commun (*Sciurus vulgaris*). Le Bec-croisé des sapins, le Pic épeiche et l'écureuil consomment les cônes fermés de l'hiver à l'été. Ils sont les seuls à pouvoir consommer les cônes alors indéhiscent. Le cône une fois ouvert est consommé par le Bec-croisé des sapins, la mésange noire et la mésange huppée. Les deux derniers sont incapables de briser les cônes et profitent de cette nouvelle ressource une fois les cônes devenus déhiscent. Le Bec-croisé des sapins exerce d'ailleurs, d'après les auteurs,

une très forte prédation des cônes et des graines. Dans son ouvrage de synthèse, Cantegrel (2005) cite aussi le venturon montagnard (*Carduelis citrinella*), pour qui les graines du pin à crochets représentent une part importante de son alimentation à la fin de l'hiver et pendant le printemps (Borras *et al.*, 2003). Au printemps, les graines tombées au sol sont en effet consommées par cet oiseau, le venturon montagnard, mais aussi par le mulot sylvestre et le campagnol roussâtre. Les graines tombées sur la neige pendant l'hiver sont consommées par le pinson des arbres. En été, ce sont les pic épeiche, écureuil, bec-croisé, mulot et campagnol qui consomment les jeunes cônes qui mûrissent (Génard et Lescourret, 1986 ; Lescourret et Genard, 1986).

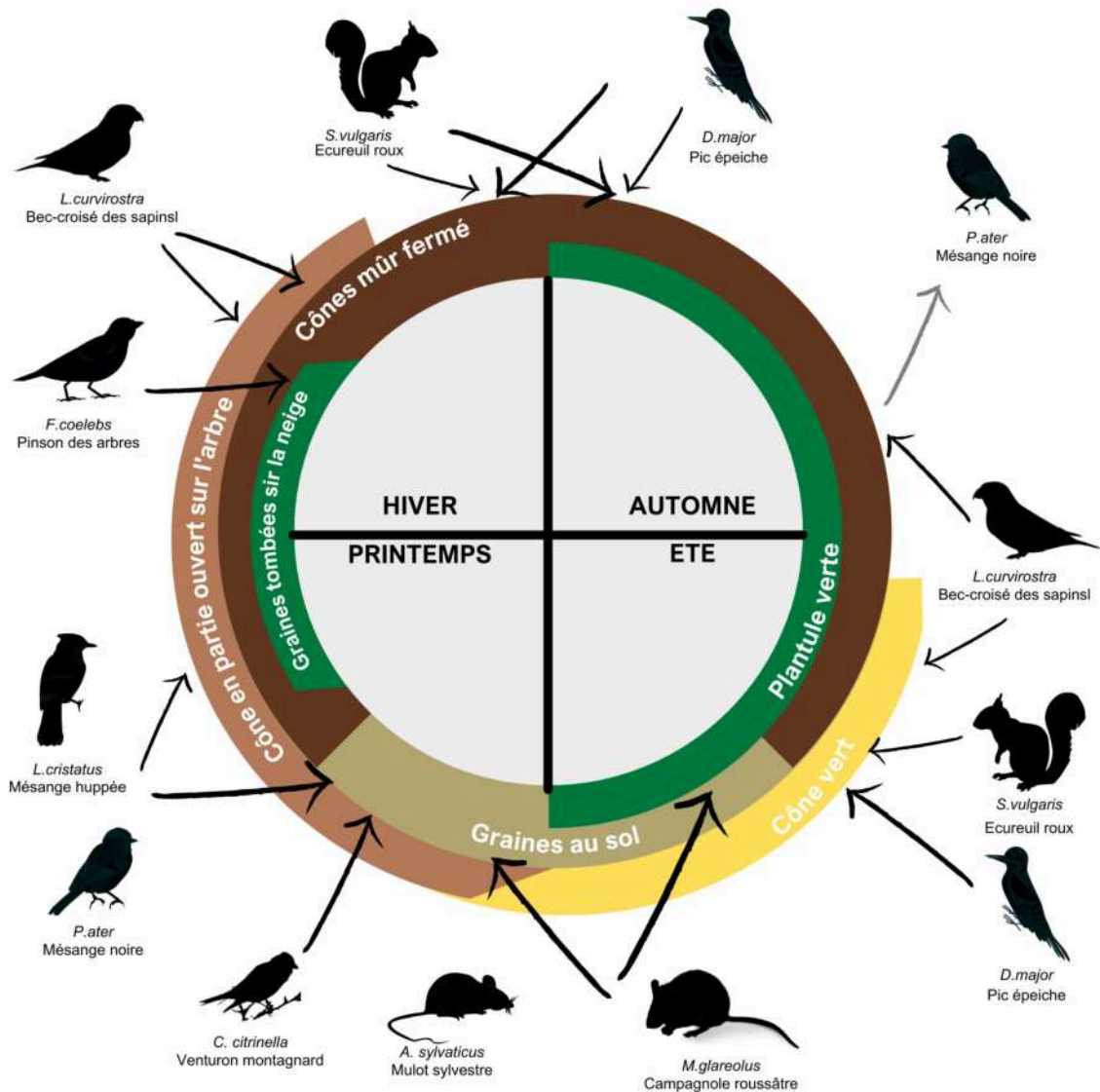


Figure 40 - Cycle du pin à crochet et répartition temporelle de la consommation de ses graines, cônes et plantules par les mammifères et oiseaux (d'après Génard et Lescourret, 1986a et 1986b).

- Devenir du stock de graines

D'après Lescourret et Génard (1986b), à partir d'une étude menée dans le massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées), il est possible d'obtenir un ordre de grandeur du nombre d'individus passant le stade de germination.

Sur un stock initial de 99 arbres produisant 5860 graines chacun, il est estimé par les auteurs qu'avant dissémination le Bec-croisé et l'écureuil consomment à eux deux 35,2 % des graines. Sur ce stock initial, 2,4 % des graines sont perdues car non exploitées par les deux précédents consommateurs et laissés à terre dans les cônes. Une fois disséminée, le venturon montagnard en milieu enneigé est identifié comme responsable de la perte de 8,3 à 15 % de graines supplémentaires par heure. Hors zone enneigée, en fonction du lieu de dissémination, différents consommateurs réduisent à nouveau le stock de graines :

- Les sites à couvert ligneux haut et bas sont associés à la prédation par les micromammifères (mulot et campagnole). Ils ne laissent au sol que 4 à 10 % des graines totales. Il s'agit des sites où la prédation est la plus importante.
- Les sites boisés sans couvert bas sont également associés à la présence de micromammifères qui laissent entre 8 et 64 % des graines au sol.
- Les sites peu boisés et sans couvert bas sont associés à la prédation unique des micromammifères, qui laissent 30 à 67 % des graines au sol, ou à l'action conjointe des micromammifères et des oiseaux qui laissent quant à eux entre 22 et 32,5 % des graines au sol.

Globalement, les auteurs ressortent de ces analyses que les graines disséminées les plus loin des arbres sont celles qui ont le plus de chance de survivre (Figure 41). En terme de dynamique forestière, ceci pourrait

potentiellement impliquer une plus grande tendance à la colonisation forestière qu'à la densification.

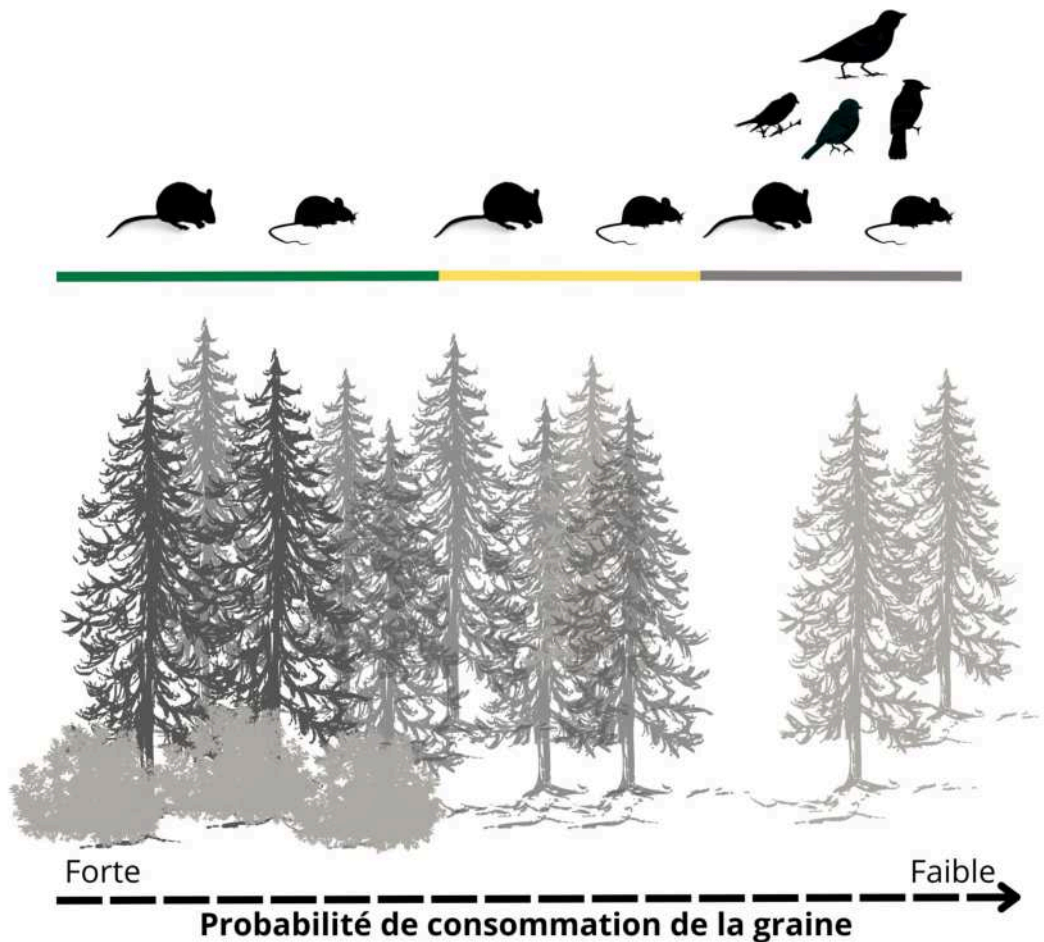


Figure 41 - Probabilité de consommation de la graine de pin à crochets (*Pinus uncinata*) et consommateurs principaux en fonction de l'emplacement de la graine disséminée d'après Lescourret et Génard (1986b).

2.2.2.2 Description des peuplements de pins à crochets dans les

Pyrénées

Des forêts de pins exploitées pendant plusieurs millénaires

Il s'agit d'un arbre que l'on retrouve dans l'ensemble de l'étage subalpin, jusqu'à la limite supérieure de la forêt, et qui forme l'espèce dominante dans les Pyrénées (Anadon-Rosell *et al.*, 2020). Galop (2013, p. 30) le qualifie même

« d'essence emblématique des zones subalpines [...] » . C'est une espèce largement répartie dans l'ensemble du massif pyrénéen et très largement représenté sur l'ensemble des massifs des Pyrénées-Orientales. Il forme aujourd'hui une grande partie des limites supérieures forestières de la zone étudiée et en particulier des Pyrénées-Orientales (Galop, 2013 ; Figure 42).

Cependant, l'exploitation des forêts pyrénéennes et notamment des pinèdes de pins à crochets depuis -5000 (voir section 2.2) a localement réduit la présence de l'arbre. A cette exploitation pour le charbonnage s'ajoute l'extension des zones pastorales qui « grignotent » la limite supérieure forestière au point d'en abaisser l'altitude. Cette réduction forte de la présence des pinèdes d'altitude est considérée comme la plus forte pendant l'Âge du Bronze et le Moyen-Âge (Cantegrel, 1984 ; Heuertz *et al.*, 2010 ; Galop, 2013). C'est à la faveur de l'abandon de certaines estives par succession naturelle et de divers reboisements que la forêt, et notamment le pin à crochets, a recolonisé les hautes surfaces montagneuses.



Figure 42 - Photographie de la limite supérieure de la forêt dans les Pyrénées-Orientales sur la commune de Corsavy (Canigou, vers le Puig de Gallinas à 2 461 m). L'espèce arborescente dominante est le pin à crochets (*Pinus uncinata*).

Les pinèdes de pin à crochets aujourd'hui

Sur versants ensoleillés (adrets), l'association caractérisant le pin à crochets est *Arctostaphylo uvae-ursi* – *Pinetum uncinatae* (pinède à raisins d'ours). Le raisin d'ours (*Arctostaphylos uva-ursi*) est l'une des espèces caractéristiques de cette association. Il s'agit d'un arbrisseau couvrant largement les sols par son port étalé. Sur versants ombragés (ombrées), le pin à crochets à l'étage subalpin fait partie de l'association *Rhododendro ferruginei-Pinetum uncinatae* (pinède à rhododendron). Le rhododendron ferrugineux (*Rhododendron ferrugineum*) et la myrtille (*Vaccinum* sp.) sont parmi les espèces caractéristiques de l'association. (Dendaletche, 1997 ; Cantegrel, 2005).

Conclusion du chapitre 2

Le chapitre 2 a contribué à saisir la diversité des locaux à l'échelle du terrain étudié tant sur le plan climatique , soulignant l'influence graduelle vers l'est de la Méditerranée , que sur le plan physique, à travers la présentation successive de chacun des massifs dévoilant leur spécificité respective.

En outre, ce second chapitre a dressé un état théorique de l'étagement de la végétation et de la composition théorique de la limite supérieure de la forêt à l'échelle de la zone étudiée. Celle-ci est marquée par la prédominance du pin à crochet à l'étage subalpin ainsi que par sa dynamique, mise en évidence à travers des résultats de précédentes études menées dans différents secteurs des Pyrénées orientales. L'ensemble des éléments décrits dans ce chapitre sont autant de clés de lecture pour l'analyse de la dynamique de la limite supérieure de la forêt l'échelle de l'ensemble du terrain de la thèse.

Ces paramètres fournissent un cadre théorique d'analyse de la dynamique de la limite supérieure de la forêt et des facteurs potentiels associés à ces aspects environnementaux. Dans le chapitre suivant, le second volet majeur de facteurs potentiellement impliqués dans la dynamique, à savoir, l'action humaine, sera détaillée à l'échelle du terrain étudié.

Chapitre 3 – Une empreinte anthropique marquée jusqu’au XIX^e

Introduction du chapitre 3

La limite supérieure de la forêt telle qu’on peut la dessiner aux échelles globales ou macrorégionales est observable en quelques sites, mais en grande partie potentielle. Elle est liée aux facteurs écologiques et climatiques. En changeant d’échelle, on observe cependant que la limite supérieure réalisée est le résultat sur le temps long depuis le Néolithique d’une action anthropique qui a profondément restructuré les étages forestiers des versants pyrénéens, et ceci est particulièrement vrai dans la partie orientale des Pyrénées. Les communautés agro-sylvo-pastorales pyrénéennes ont construit dans chacune des vallées un ensemble de petits pays qui entrent dans la catégorie des régions rurales industrielles, avec l’utilisation du charbon de bois comme source d’énergie utilisée pour la métallurgie. Les traces de cette anthropisation s’estompent à partir de la fin du XIX^e siècle et de façon plus rapide depuis la fin du XX^e siècle, moment que va étudier plus précisément cette thèse. La **section 3.1** fait l’état de l’art de l’empreinte anthropique, la **section 3.2** celui de la déprise très progressive.

« Mineurs, charbonniers et forgerons ont laissé des traces dans le paysage » (Izard, 1999, p. 115). Cette citation traduit bien l’anthropisation ancienne, (depuis le Néolithique : -6000/-2300 BP) et soutenue qui a été à l’œuvre depuis plusieurs millénaires au sein du territoire étudié. Défrichements et interventions anthropiques ont bousculé la géographie forestière locale depuis le Néolithique et contribuent conjointement avec les évolutions du climat actuel à expliquer les changements d’altitude de la limite supérieure recensés (voir **2.2.1.3**).

Outre leur recul face aux activités rurales, considérées comme une ressource inépuisable jusqu'au XIX^e siècle, les forêts ont été fortement exploitées dans un ensemble de secteurs de production (chauffage, extraction de minerai, etc.). Les conséquences de ces activités sont le morcellement la forêt et l'abaissement de l'altitude de la limite supérieure de la forêt en deçà de son altitude théorique maximale, en particulier depuis l'Âge du Bronze (Michel, 1951 ; Carreras *et al.*, 1996 ; voir Py *et al.*, 2019 pour une synthèse ; voir point 2.2.2.1). Ainsi, comme le décrivent particulièrement bien Davasse *et al.* (1996, p.578), les recherches effectuées sur les paysages montagnards font l'objet d'un paradoxe majeur :

D'un côté, la montagne est le laboratoire privilégié des naturalistes. C'est là que la plupart des concepts en vigueur chez les botanistes ou les écologues ont été élaborés (modèle bioclimatique, série phytosociologique, écosystème, etc.). Pourtant, aucun de ces concepts n'a véritablement pris en compte toute la dimension des transformations de l'environnement liées à l'action des sociétés agro-sylvo-pastorales.

Les trajectoires plurimillénaires des systèmes agro-sylvo-pastoraux ariégeois et des Pyrénées-Orientales ont été étudiées dans certaines vallées de la zone d'étude, à une échelle fine (*cf.* ci-après), par des palynologues, des géographes et des historiens (Davasse et Galop, 1990 ; Bonhôte et Vernet, 1988 ; Izard, 1999 ; Métaillé, 1999 ; Rendu, 2003). La vallée du Vicdessos est en particulier bien documentée et dispose de son propre observatoire depuis 2009 (Observatoire Homme Milieu Pyrénées). Si quelques faits sont communs à l'ensemble de la zone étudiée, tels que la déforestation des pinèdes et des sapinières pour le charbonnage ou encore les brûlages pour les pâturages, ce sont ces dynamiques valléennes, hétérogènes au sein des Pyrénées orientales, qui ont, couplé aux conditions

environnementales locales, façonné les paysages forestiers (Izard, 1994). Py *et al.* (2019, p. 2) parle même d'une « [...] anthropoconstruction » de la forêt pyrénéenne actuelle et estime (p. 4) que « [...] les respirations [la dynamique] de la forêt suivent le pouls de l'économie des activités humaines ». Ces dynamiques forestières d'origine humaine occultent une partie de l'effet des facteurs naturels liés au climat et à son évolution et perturbent les modèles bioclimatiques détaillés dans la section précédente.

L'économie montagnarde, historiquement structurée autour des activités pastorales et métallurgiques, est consommatrice des ressources forestières en place. Les charbonnières, utilisées pour la production de la source d'énergie majeure dans cette région où le charbon de bois pallie la rareté du charbon de terre (à l'opposé donc des monts Cantabriques), représentent en elles-mêmes des archives de la position passée de la forêt par leur présence au sein et au-delà de la forêt actuelle et une clé d'interprétation des paysages actuels (Dubois *et al.*, 1996). Au sein de ces territoires, les activités humaines ont considérablement entravé le modèle bioclimatique de l'étagement de la végétation en modifiant l'altitude des étages de végétation, leur structure et leur composition spécifique. Les cycles mis en évidence dans ces différentes vallées attestent d'usages anciens et variés de la forêt, dont les effets sont aujourd'hui perceptibles dans les paysages forestiers actuels.

En Ariège comme dans les Pyrénées-Orientales, c'est la fin de l'exploitation métallurgique et le déclin des populations, et en conséquence du pastoralisme, qui permettent un retour progressif de la forêt au début du XX^e siècle. Métaillé et Paegelow (2004) illustrent bien ce phénomène à partir des photographies diachroniques qu'ils présentent. Aujourd'hui, mineurs et charbonniers ont, à

l'exception du site de la carrière de Talc de Trimouns (Massif de Tabe), disparu des paysages montagnards et l'activité pastorale est plus réduite. Les trajectoires et spécificités locales (tourisme, aires protégées, gestion forestière) continuent de moduler les paysages forestiers. La coévolution des paysages et des activités humaines au sein du terrain étudié s'inscrit dans ce cadre plurimillénaire (Synthèse simplifiée : Figure 43).

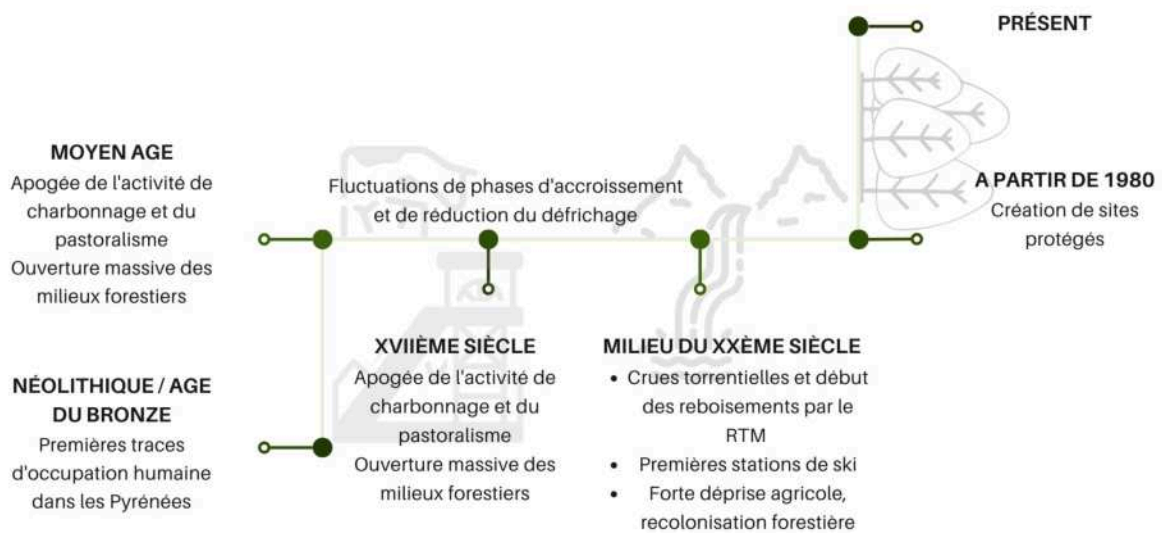


Figure 43 - Synthèse simplifiée de la coévolution entre les milieux montagnards et les sociétés rurales depuis le Néolithique.

3.1 Une structuration ancienne de l'espace forestier par le pastoralisme et la métallurgie jusqu'au XIXe siècle : la mosaïque des vallées

3.1.1 Le pays de Foix Haute Ariège

3.1.1.1 La Haute-Vallée de l'Ariège

La vallée de l'Aston a largement été étudiée dans le cadre de son passé fortement lié à l'activité métallurgique. Bonhôte *et al.* (p. 503) la désigne même

comme « [...] un des principaux domaines métallurgiques de l'Ariège » . Les auteurs indiquent que six forges étaient implantées dans la vallée. Le pastoralisme apparaît mineur par rapport à la métallurgie. Davasse et Galop (1990, p. 157) le décrivent à ce titre comme une « [...] activité mineure, se cantonnant vraisemblablement sur les croupes culminales ». Les troupeaux étaient peut-être même proscrits de certains secteurs pour faciliter la régénération forestière« . Le pastoralisme aurait commencé plutôt tardivement, vers 1 200 av. J.C à l'Âge du Bronze, et son impact sur la forêt se limitait au déboisement en altitude (Bonhôte *et al.*, 2000).

La métallurgie, au travers de la pratique du charbonnage pour les forges catalanes, a, revanche, profondément modifié le couvert forestier en l'ouvrant, et ce dès le Moyen-Âge : l'apogée de cette emprise de la métallurgie est datée entre le XIII^e et le XV^e siècle. Le charbon de bois issu des ressources forestières en place était utilisé comme combustible. Cependant, le système était à l'équilibre et permettait une certaine régénération de la forêt.

L'activité est ensuite passée par une phase de diminution et la forêt s'est reconstruite, jusqu'à une phase plus récente de défrichement associée à un pastoralisme plus important et à une augmentation de l'intensité de l'activité de charbonnage dont l'apogée est datée du XVII^e et du début du XVIII^e siècle. Jusqu'à cinq forges sont recensées dans la vallée à cette époque. Le résultat de cette dernière phase est la disparition de l'arbre dans la vallée de l'Aston au-delà de 1 700 mètres d'altitude. À cette réduction drastique du couvert forestier s'ajoute une modification des espèces arborées qui le composent avec la disparition du sapin remplacé par le hêtre (*Fagus sylvatica*).

Le XIX^e siècle correspond au minimum forestier, moment où le pastoralisme s'est accru et ce dès 1 500 mètres d'altitude. Récemment et depuis la déprise

anthropique à la fin du XIX^e siècle et la fermeture de la dernière forge catalane de la vallée en 1884, la forêt se reconstitue spontanément à partir de pins à crochets et plus sporadiquement de pins sylvestres (*Pinus sylvestris*) jusqu'à environ 2 000 mètres au niveau des anciens pâturages (Davasse et Galop 1990 ; Bonhôte *et al.* 2000 ; Bonhôte *et al.* 1986 ; Bonhôte et Vernet, 1988, Figure 44).



Figure 44 - Carte postale présentant le paysage du massif de l'Hospitalet vers le début du XX^e siècle (Labouche Frères Toulouse, ND).

A la fin du XX^e siècle, Bonhôte et Vernet (1988) notent que le sapin se régénère rapidement près d'un siècle après la fermeture de la dernière forge, ainsi que le hêtre. Le pin à crochets, le bouleau et des espèces de landes (*Rhododendron ferrugineum*, *Juniperus communis* entre autres) colonisent les parties supra-forestières. Ils laissent présager une hausse de l'altitude de la limite supérieure de la forêt confirmée aujourd'hui. Cette augmentation de la densité du

couvert forestier est corrélée avec l'abandon des terrains pastoraux, qui résulte du déclin de la population qui migre vers les villes.

3.1.1.2 Le Vicdessos, une vallée métallurgique associée à un pastoralisme ancien et soutenu

Le Vicdessos, qui dépasse 3 000 mètres d'altitude aux pics d'Estats et du Montcalm, est voisine de l'Aston et est plus accessible. La vallée a connu de ce fait une exploitation bien plus ancienne, vers 3 800 BP d'après Davasse et Galop (1990). Cette vallée, la plus riche en fer, est celle qui a subi le déboisement le plus important. Le sapin, largement utilisé pour les forges, a été remplacé par le hêtre qui tire son avantage de produire des rejets (Gausson, 1937).

Contrairement à la vallée de l'Aston, un système agro-sylvo-pastoral s'est mis en place précocement. Le Moyen-Âge, notamment vers le XII^e siècle, est marqué par une intensification de l'activité pastorale et par le développement de l'activité métallurgique avec l'exploitation du bois subsistant. Au XIII^e siècle, les progrès technologiques et les forges désormais hydrauliques permettent d'intensifier l'activité métallurgique et sont accompagnés d'une consommation de charbon de bois plus importante. Dès le XIV^e siècle, des mesures de préservation de certains boisements sont mises en place. Plus tard, pour pallier le déficit, un échange entre le Vicdessos s'établit avec le Couserans. Le premier fournit du fer en échange de charbon de bois fourni par le second (Davasse, 2008).

Au XVI^e siècle, l'activité métallurgique s'intensifie encore et conduit à une exploitation jusqu'à la pénurie de l'ensemble du bois disponible. La pénurie étend l'exploitation des ressources forestières jusqu'aux hautes altitudes. Il a résulté de cette transformation du système un effacement de l'étagement classique de la végétation en place avec le remplacement du sapin, du pin sylvestre et du pin à

crochets par une forêt de résineux clairsemée et colonisée par des arbres pionniers tels que le bouleau (*Betula sp.*), les saules (*Salix spp.*) et le sorbier des oiseleurs (*Sorbus aucuparia*). Le pastoralisme caractérisé par le broutage des animaux dont les effets ont été discutés dans le chapitre 1 et la conduite de feux pastoraux pour l'ouverture du milieu forestier ont empêché toute régénération de la forêt. Cette pénurie au XVII^e siècle a incité à la mise en place d'une gestion forestière autour de la création de réserves interdites à tout charbonnage (les bèdes). Ces mesures n'ont eu que peu d'effets avec des défrichements réalisés illégalement, entraînant au milieu du XIX^e siècle une quasi-disparition de l'espace forestier. À la fin du XIX^e siècle, la fin des forges catalanes et l'exode des populations entraînent un enrichissement de la vallée et un reboisement spontané. Ces reboisements spontanés sont associés à des reboisements par le service de Restauration des Terrains en Montagne, en réponse à l'activité de torrents potentiellement dangereux pour les vallées de Siguer et du Haut-Vicdessos. Ces reboisements ont été réalisés à partir d'espèces résineuses et notamment le mélèze (*Larix decidua*), le pin (*Pinus sp.*), l'épicéa (*Picea abies*) et le pin laricio (*Pinus nigra var. corsicana*). Il résulte de ce passé une limite forestière très abaissée au XX^e siècle, aux alentours de 1 400 et 1 600 mètres d'altitude (Gaussen 1937 ; Davasse et Galop 1990 ; Bonhôte *et al.* 2000 ; Davasse 2008 ; Figure 45).



Figure 45 - Cartes postales montrant le paysage du début du XX^e siècle sur la commune de Miglos (Labouche Frères Toulouse).

La forêt de Lercoul (à l'est du massif du Montcalm) est un exemple documenté de ce secteur. Elle a été étudiée par Dubois *et al.* (1996) et Dubois et Métailié (2001). La zone correspond à une superficie de 30 hectares. D'emblée, les auteurs évoquent deux particularités de cette forêt. La première est que contrairement aux autres secteurs étudiés, elle est formée d'une sapinière dont la présence est avérée depuis le XVII^e siècle et que celle-ci n'a jamais été déboisée. Ce premier élément est inédit au cœur du Vicdessos. Cette première originalité serait finalement liée à un statut acquis par la forêt au XIII^e siècle, celui de « bédât », correspondant à une zone protégée, qui aurait permis de la mettre en défense et ainsi d'éviter son exploitation. Ce statut acquis pendant le Moyen-Âge témoigne de la gestion forestière en place à cette époque. Les vestiges les plus anciens d'une exploitation anthropique de la forêt recensée par les auteurs correspondant à un site de charbonnage datant du IV^e siècle. La deuxième particularité tient au fait que des prélèvements datés du III^e siècle permettent d'attester la présence d'une forêt essentiellement formée de hêtres pendant l'Antiquité. Il s'agit d'un fait qualifié d'original par les auteurs, étant donné que la substitution du sapin par le hêtre n'est pas commune. De nombreux autres sites plus récents datent du V^e au XVII^e siècle. Ces vestiges témoignent d'un passé de charbonnage dans la forêt principalement pour contribuer à la transformation du fer (Dubois *et al.*, 1996 ; Dubois et Métailié, 2001 ; Dubois, 2023). Dans l'article de Dubois et Métailié (2001), l'histoire de la forêt de Lercoul est retracée depuis 2000 ans. Si la forêt est naturelle durant les premiers siècles, leur analyse permet de débiter l'histoire de la forêt de Lercoul à partir du VI^e siècle. A cette époque, leurs résultats les amènent à interpréter la forêt du VI^e siècle comme étant une forêt globalement ouverte et formée essentiellement de hêtres. Ils

déduisent de cette composition que cette forêt est alors à « [...] l'image d'un taillis soumis à une forte pression anthropique, probablement lié à la métallurgie et au charbonnage [...] » (p. 16). C'est vraisemblablement vers la fin du Moyen-Âge que la hêtraie en place, dont l'origine reste inconnue pour les auteurs, a laissé place à la sapinière identifiée dès le XVII^e siècle.

3.1.2 Le Couserans, un territoire aux pentes abruptes déboisées pour les parcours de transhumance du Valier, du Maubermé et de Rouch Certescans.

3.1.2.1 Le Castillonnais

Le Couserans et plus précisément le Castillonnais, comprend les massifs du Valier et du Maubermé. Son climat déjà largement atlantique est particulièrement favorable à l'arbre et les versants abrupts qui le composent n'offraient que peu de place aux pâturages. Ceci explique le déboisement massif pour accroître la disponibilité en surface pâturable du territoire que décrivait Gaussen dans un article de 1937. Il indiquait pour témoignage éloquent que :

Le Castillonnais est encore aux Pyrénées la région où la lutte contre l'arbre est la plus active. La vallée du Ribérot de Bordes présente d'innombrables hêtres « cravatés ». Le berger enlève autour du tronc de l'arbre une couronne d'écorce en arrivant jusqu'au bois. La sève brute peut monter des racines mais, privée des canaux du liber, la sève élaborée ne peut plus descendre pour nourrir les parties inférieures de l'arbre. Il résiste ainsi deux ou trois ans et meurt. Au pied de l'arbre dépérissant, la lumière aura permis à un peu d'herbe de pousser. (p. 368)

Ce que décrit Gaussen est le résultat de plusieurs siècles de déboisement. Aux XVI^e et XVII^e siècles, le sapin a largement été exploité et transporté par flottage pour le commerce. Après le XVII^e siècle, l'activité commerciale du bois se réduit au profit de bois pour le charbonnage et l'activité métallurgique dans le Couserans et en réponse à la pénurie de bois en Haute Ariège. Au XVIII^e siècle, le charbonnage devient une activité majeure dans le Couserans et exploite principalement les peuplements de hêtres qui composent alors l'essentiel de la forêt.

Au XIX^e siècle, les forêts, notamment autour de Bethmale, sont rabougries et dégradées avec des défrichements récurrents réalisés clandestinement. Les peuplements sont également abrutis par les animaux. Les seuls espaces boisés sont réduits à l'état de réserve. Le hêtre est la seule espèce à persister et remplace complètement le sapin. Les défrichements perdureront pendant tout le XIX^e siècle et le début du XX^e siècle (Métailié, 1999 ; Figure 46).

Métailié (1999) faisait état de quelques reliquats de sapinières au sein de la forêt domaniale de Bethmale entre autres. Gaussen (1937) établissait le même constat et évoquait aussi quelques îlots à Aulus ou à Saint-Lary. Comme pour les autres vallées de la Haute Ariège précédemment détaillées, cette réduction voire cette destruction complète des sapinières est associée à une exploitation du bois et à un pastoralisme intensif. Cependant, encore plus que dans les autres vallées, l'exploitation intensive du sapin entraîne sa quasi-disparition dans le Couserans (Métailié, 1999).



Figure 46 - Carte postale montrant le massif du Mont Valier au milieu du XX^e siècle (Editions d'Art LARREY, Toulouse). On y observe les espaces agricoles issus des défrichages opérés.

3.1.2.2 Le Haut-Salat

Le massif de Rouch Certescans se situe dans le Haut-Salat, ensemble paysager ariégeois voisin du Castillonnais (Figure 47). Quelques sites de la zone ont été inventoriés et permettent ponctuellement d'établir une histoire des paysages forestiers locaux. La mine des Argentières, à la limite entre le Couserans et la Haute-Vallée de l'Ariège sur la commune d'Aulus-les-Bains, a été inventoriée par Py-Saragaglia *et al.* (2017). Les auteurs mettent en évidence que l'activité minière s'y est établie dès l'âge du Fer. D'après leurs analyses, l'activité devait y être peu intense. En ce qui concerne le Moyen-Âge, les auteurs n'ont pas mis à jour de preuves d'une exploitation minière. Différents sites miniers datés du XIX^e siècle y ont

été révélés par leur analyse. Ces derniers sont associés à une reprise, toutefois faible, de l'activité minière à partir du XVII^e siècle.

La mine du site de Castel-Minier sur la commune d'Aulus-les-Bains est un autre témoignage du passé minier du secteur. Celle-ci a été en activité du XIII^e au XVI^e siècles et représentait la plus importante mine argentifère du royaume de France. Le fer nécessaire n'étant pas disponible sur place, celui-ci était échangé dans le cadre des accords établis avec le Vicdessos voisin contre du charbon de bois (Ministère de la Culture, 2009, 2014).



Figure 47 - Carte postale montrant le massif de Rouch-Certescans vers le milieu du XX^e siècle (Editions aériennes COMBIER IMP. MACON)

3.1.2.3 Le Pays des Pyrénées cathares

Le Pays des Pyrénées cathares comprend l'ensemble paysager du Pays d'Olmes auquel est rattaché le massif de Tabe. Ce massif est assez peu documenté. Les plus anciennes traces d'occupation remontent au Néolithique, comme pour le reste de la zone d'étude. La comparaison de la carte de Cassini (XIX^e siècle) et des photographies aériennes récentes permettent de constater la faiblesse du couvert forestier jusqu'au XIX^e siècle. Cette comparaison permet de rattacher le massif à l'histoire commune de l'ensemble de la zone d'étude (déboisements pour la métallurgie et les autres activités). Les mines de Montferrier et de Luzenac fermées respectivement en 1731 et 1750 sont des exemples de ce passé métallurgique. Certaines de ces mines se ravitaillent en charbon supplémentaire à partir de charbon des forêts du Pays-de-Sault (Cantelaube, 2020).

Au XX^e siècle, la carrière de talc de Trimouns, aujourd'hui la plus grande carrière exploitée à l'échelle mondiale, s'est installée sur les communes de Bestiac, Lordat et Vernaux. Cette carrière, située au Nord-est du massif, s'étend sur presque 400 hectares aujourd'hui à 1 700 mètres d'altitude et empiète sur une large portion des surfaces forestières potentielles du massif en abaissant donc considérablement l'altitude de la limite supérieure de la forêt localement. D'autres carrières exploitées au XX^e siècle ont également localement eu un impact significatif sur la forêt, telles que les mines de Fangas fermées en 1976 située sur le versant nord (Jorré, 1938 ; Auga-Bascou, 2014).

3.1.3 Le Conflent

Le Conflent désigne une aire géographique naturelle des Pyrénées-Orientales correspondant à la vallée de la Têt. Il est dominé par le massif du Canigou dans sa partie nord (Dendeletche, 1997).

3.1.3.1 Le massif du Canigou

Le massif du Canigou revêt un intérêt ancien du fait des minerais qu'il renferme tels que le cuivre, l'or, l'argent et bien entendu le fer. La zone la plus riche concerne le pourtour, « la ceinture », du massif du Canigou. Pour preuve, il a été recensé dans la commune de Baillestavy (nord-est du Canigou) vingt-cinq sites d'extraction pour quatre gisements de fer (Minteanu *et al.*, 2017). Comme en Ariège, la métallurgie, forte consommatrice, et le pastoralisme, qui fait reculer les massifs par « grignotage », sont les activités les plus consommatrices de bois. L'exploitation du fer remonte à l'Antiquité et l'emplacement des sites d'extraction étaient corrélés à la présence de la forêt également exploitée pour l'extraction du fer dont il a dû résulter un déboisement massif. Les forges étaient installées et déplacées successivement au cœur des massifs forestiers. Si la reconstitution de la localisation exacte des sites est complexe, il semblerait que l'ensemble du pourtour du massif du Canigou ait été exploité. Des traces de scories (résultat de la fusion de fer) sont d'ailleurs retrouvées à 2 000 mètres d'altitude (Izard, 1999).

Plus récemment, les témoignages de ce passé métallurgique révèlent que des sites d'extractions se trouvaient au niveau des monastères et formaient un « [...] patrimoine métallurgique » (Izard, 1999, p. 116). Leur implantation se fait d'abord au pied du Canigou aux abbayes de Saint-Martin du Canigou, de Saint-Michel de Cuxa et de Sainte-Marie d'Arles-sur-Tech et au niveau du prieuré de Serrabonne. L'auteur

note que : « dès 855, lors de la fondation de l'abbaye de Saint-Michel-de-Cuxa, le fer et la forêt font partie des biens offerts par l'un des religieux [...] ». D'autres témoignages attestent de la présence des moulins de fer aux XIII^e et XIV^e siècles notamment à Prats-de-Mollo ou à Arles-Sur-Tech et à plus large échelle sur l'ensemble du massif du Canigou. On compte au XII^e siècle cinq forges et jusqu'à dix-huit au XIII^e siècle. La prospection minière s'intensifie dès le XIV^e siècle. Parallèlement, la ressource forestière, largement mise à contribution pour les charbonnières, s'amenuise et amène à une certaine protection de quelques arbres tels que les sapins. Un début de gestion forestière se met alors en place pour sauvegarder la ressource en bois, même si, comme en Ariège, les règles mises en place n'ont pas forcément été respectées (Izard, 1999).

Les XV^e et XVI^e siècles correspondent à l'essor industriel de la métallurgie, comme en Ariège. On compte 22 forges au XV^e siècle, 41 au XVI^e siècle et 51 au XVII^e siècle. Le fer est exporté depuis la plaine du Roussillon (Canet, Collioure et Perpignan) vers le reste du pays. La pression maximale exercée sur les bois et la pénurie subséquente de charbon au XVIII^e siècle entraînent des pratiques extrêmes comme celle mentionnée par Izard (1999, p. 122) qui explique que « les forgerons utilisaient du charbon de bois de racines » . Rudel (1982, p. 21) explique aussi qu'il faut « [...] 17 kg de charbon de bois pour 1 kg de fer » .

Cette pression maximale conduisit à des difficultés importantes pour la production du fer et à des prix de vente plus élevés, ce qui permit à la concurrence moins chère de remporter le marché. Au XVIII^e siècle, les guerres ont encore accéléré la pénurie en consacrant une partie des bois à la construction des fortifications de Mont-Louis et de Villefranche. La période est marquée par les conflits entre les exploitants et les habitants inquiets de voir la forêt réduite, en

particulier concernant le pin et le sapin (ce que Rudel 1982 nomme le « bois noir »), notamment à Prats-de-Mollo où les forges « [...] consomment 12 000 kg de charbon de bois par semaine ! » . La déforestation liée à la métallurgie est accélérée par un pastoralisme devenu intensif. Rudel (1982) estime qu'en 1750, le « bois noir » avait quasiment disparu (Rudel, 1982, p. 21 ; Izard, 1999 ; Rudel, 1982).

Au XIX^e siècle, le nombre de forges augmente de nouveau en réponse à la forte demande en métal notamment pour le chemin de fer. Néanmoins, la pénurie de bois et la concurrence conduisent à fermer de nombreuses forges. Izard (1999) recense deux forges à la fin du XIX^e siècle à Arles et Corsavy qui fermeront elles aussi avant le début du XX^e siècle. En parallèle, le pastoralisme s'intensifie, Rudel (1982) pour le Pla Guillem (versant nord du Canigou) ne dénombre pas moins de 10 000 ovins (Figure 48). Ce déclin de l'activité métallurgique s'accompagne d'une forte réduction de la population.



Figure 48 - Cartes postales des paysages au milieu du XX^e siècle au niveau de a et b) Prats-de-Mollo-La-Preste (versant sud du Canigou) au milieu du XX^e siècle ; c et d) vers les mines de Batère (Corsavy) ; e) du Cambre d'Aze.

3.1.3.2 Le Madrès

Le massif du Madrès est assez peu documenté. Il semblerait que son anthropisation ait débuté dès la fin de la dernière période glaciaire (10 000 BP) et soit attestée dès le Néolithique, en s'accroissant jusqu'au XIX^e siècle puis en déclinant (Collectif, 2005 ; Mangeot *et al.*, 2011)

3.1.4 La Cerdagne et le Capcir

La Cerdagne est une haute plaine d'altitude située à l'extrémité ouest du département des Pyrénées-Orientales. La plaine est traversée par le Sègre. Il s'agit en fait d'un plateau d'effondrement dominé par les sommets du Carlit au nord et du Puigmal à l'est. Les contreforts de ces massifs sont particulièrement favorables au pastoralisme et aux pâturages d'altitude (Bousquet *et al.*, 2012). Des traces d'occupation humaine sont recensées dès le Néolithique avec un accroissement de celles-ci à partir de l'âge du Bronze (Bousquet, 2011).

3.1.4.1 Le Carlit

Le massif du Carlit a principalement été inventorié au niveau de la Montagne d'Enveitg qui s'étend sur 2 000 à 3 000 hectares au sud du massif entre 1 700 et 2 600 mètres d'altitude. Les fouilles menées sur quatre sites (Pla de l'Orri à 2 150 mètres d'altitude, Maura à 2 200 mètres d'altitude, Padrilla à 2 335 mètres d'altitude et Maura à 2 220 mètres d'altitude) ont révélé une présence humaine dès le Néolithique. Ces études révèlent notamment la présence de charbonnières à 2 000 mètres d'altitude, signifiant que la forêt devait se situer par le passé à cette altitude. Datée de l'Âge du Bronze, une structure pastorale dédiée à l'estive et interprétée comme étant une ferme a été recensée à 2 100 mètres d'altitude (Rendu *et al.*,

1994 ; Rendu *et al.*, 1996 ; Davasse *et al.*, 1996 ; Bousquet *et al.*, 2012 ; Campmajo *et al.*, 2017).

La monographie établie par Rendu (2003, p. 415) établit une synthèse de l'histoire de ce versant et sa dynamique paysagère de la manière suivante : « [...] de la « conquête » d'une montagne boisée jusqu'à sa transformation progressive en pelouse et à l'affirmation de sa spécificité pastorale » . Avant -5 000, Vannièr *et al.* (2001) décrivent une forêt dominée par le pin à 2 150 mètres d'altitude (Pla de l'Orri). La conquête de la montagne d'Enveitg est datée entre 5 000 et 3 000 av. J.C. Rendu *et al.* (1994) évoquent une déforestation de la sapinière dès -5 000. Peu d'indices de brûlages sont cependant visibles jusqu'à -4 000 (Vannièr *et al.*, 2001). Rendu (2003), Davasse *et al.* (1996) et Vannièr *et al.* (2001) indiquent cependant leur présence à 2 100 – 2 300 mètres d'altitude, soit au niveau de la limite supérieure de la forêt. Les analyses palynologiques révèlent une ouverture du milieu manifestée par une augmentation des poacées en réponse à la diminution du pin à crochets.

L'occupation par troupeaux de la zone est par ailleurs révélée par l'apparition de certaines herbacées tel que le plantain lancéolé (*Plantago lanceolata*) et elle se traduit par un premier abaissement altitudinal de la limite supérieure de la forêt. Initialement limité aux espaces non boisés, l'intensification du pastoralisme conduit au déboisement pour la création de pâturages. C'est vers -3 000 que l'activité pastorale prend de l'importance. La fin du Néolithique est marquée par une forte progression démographique associée à un accroissement des surfaces pastorales (Rendu *et al.*, 1994 ; Vannièr *et al.*, 2001 ; Rendu, 2003).

Pendant l'âge du Bronze, les vestiges recensés semblent être contenus en bas de versant. Les informations concernant cette période sont incomplètes, les données palynologiques étant manquantes. Seules quelques données locales

permettent d'attester d'une augmentation de l'activité pastorale vers -2 300 puis vers -1 400. D'autres sites, notamment à l'est d'Enveitg, comme Targassonne, présentent des traces d'occupations humaines à cette période. Jusqu'à l'Antiquité, différentes phases de recolonisation de la forêt subalpine ont cependant aussi eu lieu. À cette activité pastorale s'ajoute l'activité métallurgique attestée par la présence d'une charbonnière datée du I^{er} siècle. S'en suit alors une succession d'ouvertures et de fermetures du milieu liée à un nouvel accroissement de l'activité pastorale ou au contraire sa réduction jusqu'au Moyen-Âge (Rendu *et al.*, 1994 ; Rendu, 2003 ; Campmajo *et al.*, 2017).

Le pastoralisme prend vraiment son essor au Moyen-Âge que, entre le XI^e et le XIII^e siècles. Les surfaces pastorales d'altitude se développent par le biais de feux qui attaquent les forêts en pied de versant. Cette ouverture du milieu caractérisée par une extension des surfaces pastorales est qualifiée de « [...] sans précédent » par Rendu (2003, p. 437). La présence du pin est nettement réduite au profit d'une végétation associée à l'anthropisation. L'activité pastorale atteint son apogée au XIII^e siècle et se traduit par un minimum forestier. Sur l'ensemble du Carlit, à cette date, Rendu (2003) évoque une superficie de plus de 30 000 hectares de parcours pastoraux et une estimation de la charge pastorale élevée à 10 000 animaux pour ce qui concerne les moutons, témoignant de l'ampleur du pastoralisme dans le massif (Rendu 2003 ; Davasse *et al.* 1996 ; Rendu *et al.* 1994 ; Vannière *et al.*, 2001).

Aux XIII^e et XIV^e siècles, une certaine déprise pastorale s'amorce, ayant pour conséquence la recolonisation forestière par endroits de certains parcours pastoraux. Ce recul de l'activité pastorale s'étend jusqu'au XV^e siècle et se matérialise notamment par une augmentation de la présence spontanée du pin. Sur

cette période, la limite supérieure de la forêt est relativement stable malgré cette légère déprise.

Il faut attendre le XVI^e siècle pour que l'activité pastorale reprenne et atteigne son apogée au XVIII^e siècle avec des brûlages toujours plus importants. L'ampleur est telle que les terres massivement défrichées sont à l'origine de glissements de terrain, ces espaces n'étant plus protégés de l'érosion par le couvert arboré. L'ouverture du paysage se poursuit jusqu'au XIX^e siècle, avec des pâtures ponctuées par la présence d'arbrisseaux tels que les genévriers (*Juniperus spp.*) ou les genêts (*Cytisus spp.*). Les pâturages sont alors en priorité destinés aux bovins, le nombre d'ovins est en forte réduction (Rendu, 2003 ; Rendu *et al.* 1994 ; Vannière *et al.*, 2001). Depuis cette époque, la déprise pastorale a entraîné l'installation d'un nouveau paysage et Davasse *et al.* (1996) présentent la montagne d'Enveitg comme une pinède morcelée dont l'essence majoritaire est le pin à crochets.

3.1.4.2 Le Puigmal

Le massif du Puigmal a été anthropisé dès le Néolithique, comme en attestent les fouilles menées à Llo et Eyne. Le site de Llo, au-dessus du village actuel, est considéré par Bousquet (2011, p. 7) comme « le site d'habitat majeur connu en Cerdagne [...] ». L'importance du site de Llo s'est renforcée à la fin de l'âge du Bronze par un cheptel plus important. Des traces d'exploitation d'animaux domestiques (caprins, bovins, chevaux, chiens, cochons) datés de cette période ont été recensées sur le site, ainsi que de nombreuses plantes de culture. Différents lieux d'habitation ont aussi été recensés sur cet éperon rocheux à environ 1 600 mètres d'altitude. Ce site a été occupé depuis le Néolithique jusqu'au Moyen-Âge (Bréhard et Campmajo, 2005 ; Bousquet *et al.*, 2012 ; Figure 49).

Jalut (1971) a réalisé une analyse pollinique au Pla de Salinas à Valcebollère. Il s'agit d'un site situé à 2 205 mètres d'altitude, à plusieurs centaines de mètres au-delà de l'actuelle limite supérieure de la forêt, formée principalement de pin à crochets. Les analyses permettent de retracer localement sur environ 2 000 ans l'altitude de la limite supérieure de la forêt. Les diagrammes polliniques résultant de ces analyses mettent en évidence trois phases de réduction entrecoupées d'accroissement de la présence du pin à crochets. Si cette essence est la plus représentée parmi les espèces arborescentes, les analyses révèlent la présence passée du sapin, du hêtre et du chêne. Lors des phases de diminution du pin à crochets, ce sont les cypéracées qui le remplacent. L'action de l'Homme est l'hypothèse privilégiée pour expliquer ces fluctuations de la forêt.

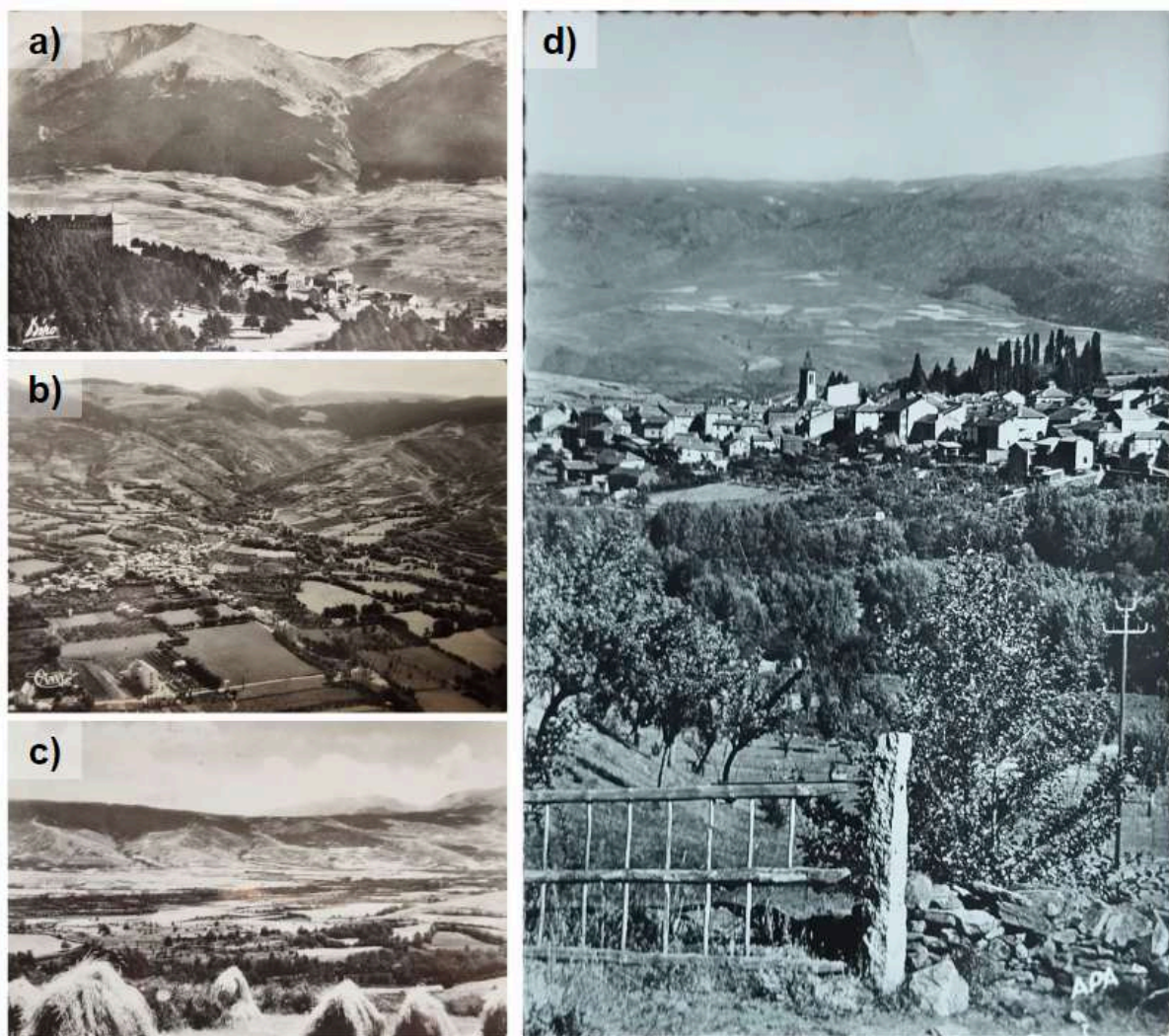


Figure 49 - Cartes postales montrant le paysage du milieu du XX^e siècle sur la plaine de Cerdagne et le massif du Puigmal. a) Vue sur le Cambre d'Aze et la vallée d'Eyne (Edition et cliché photo GOUDIN) ; b) Vallée d'Osséja (COMBIER IMP, Mâcon) ; c) Vue depuis Angoustrine (cliché Desagnaux à Osséja) ; d) Vue sur la vallée d'Osséja (Société des Cartes Postales APA-POUX - Albi)

3.2 Les forêts montagnardes des Pyrénées orientales aujourd'hui

Si, depuis le Néolithique, les usages et les modes d'occupation de la forêt ont varié, les caractéristiques récentes des forêts sont en grande partie l'héritage de cette anthropisation ancienne détaillée dans la section 2.3 et de son estompage, ainsi que des contextes environnementaux locaux détaillés dans la section 2.1. La

connaissance des activités anthropiques actuelles et de leur rôle déterminant pour la limite supérieure de la forêt sont centrales dans la compréhension de la dynamique de celle-ci à l'échelle locale. En effet, en un site donné, les pratiques peuvent influencer l'état actuel des forêts (Synthèse simplifiée : Figure 50). Après avoir brièvement détaillé les différentes configurations paysagères au niveau des limites supérieures de la forêt, l'état des lieux dressés apparaît inégal en fonction de la documentation disponible pour chacun des massifs. Dans cette section 2.4, les questions du pastoralisme, de l'accessibilité, du tourisme et de la protection environnementale actuelle seront abordées.

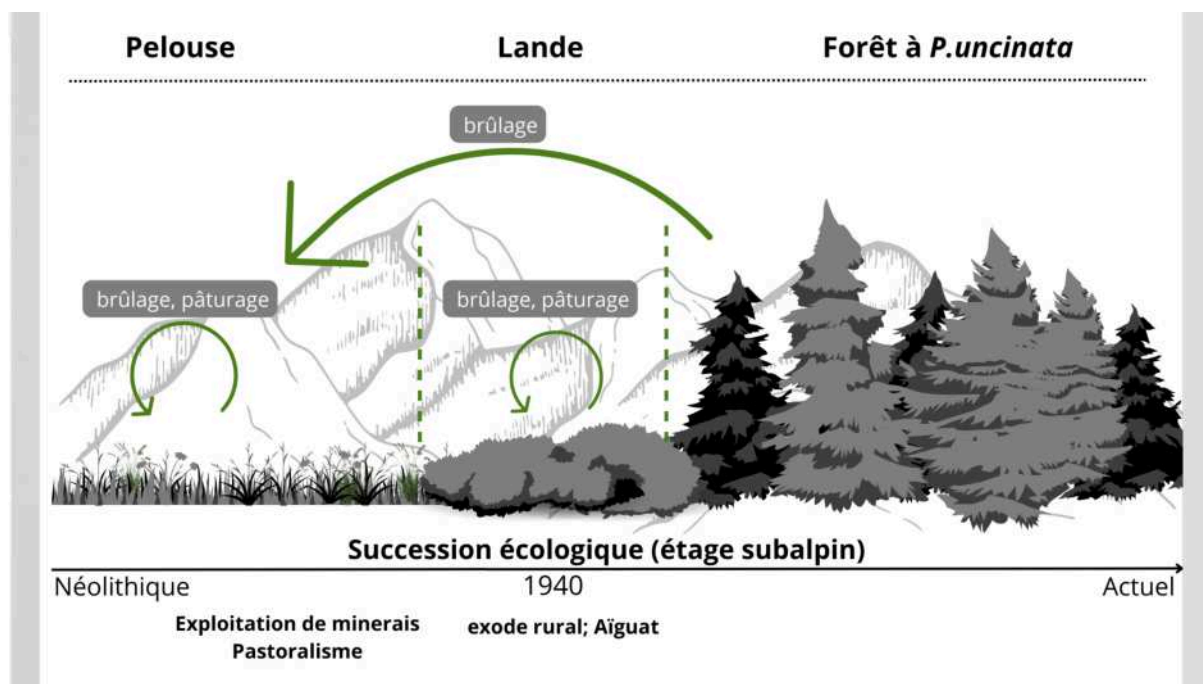


Figure 50 - Dynamique écologique et temporalité observée dans les Pyrénées orientales depuis le Néolithique. Le maintien des milieux ouverts depuis le Néolithique à la faveur du charbonnage et du pastoralisme s'est estompé depuis le milieu du XX^e siècle où l'on assiste à une recolonisation de ces surfaces par la forêt.

3.2.1 Configuration récente de la limite supérieure de la forêt récentes

3.2.1.1 Dans le pays de Foix Haute Ariège

Caractérisé par des pentes raides, le massif de l'Aston est aujourd'hui boisé sur près d'un tiers de sa surface, l'essentiel du cœur du massif forestier délimité par le site Natura 2000 de la vallée de l'Aston n'étant pas exploité pour la sylviculture. Le site présente notamment des forêts de pins à crochets à l'étage subalpin. L'étage montagnard est formé d'une hêtraie ou d'une hêtraie-sapinière. Le hêtre occupe 15 % du secteur central du massif de l'Aston. L'altitude actuelle de la limite supérieure de la forêt y est largement abaissée et ne dépasse pas 1 500 mètres d'altitude par endroit, alors qu'elle atteignait 1 800 mètres au Moyen-Âge (<https://aston.natura2000ariego.fr/> ; Brousseau, 2014 ; Métaillé *et al.*, 2021). Dans le Vicdessos, les limites supérieures forestières sont formées en grande majorité de feuillus. L'altitude de la limite supérieure de la forêt n'excède que rarement 1 600 mètres. Le pin à crochets y est très peu représenté, témoignant de cet abaissement de la limite supérieure de la forêt (BD-Forêt 2021).

3.2.1.2 Dans le Couserans

Le Castillonnais

Les surfaces potentiellement forestières ayant largement été exploitées jusqu'au XIX^e siècle, la fin des activités de charbonnage et la déprise agricole au XX^e siècle ont permis à la forêt de coloniser une partie des versants. Aujourd'hui, l'altitude de la limite supérieure forestière avoisine 1 500 à 1 600 mètres dans le secteur, bien en deçà de son altitude théorique (voir 2.2). La limite forestière est

donc située au niveau de l'étage montagnard et est principalement formée du hêtre (*Fagus sylvatica*) qui est l'espèce caractéristique de cet étage. Le bouleau (*Betula sp.*) forme une ceinture au-delà de la limite supérieure de la forêt. La limite supérieure de l'étage subalpin est formée d'une lande constituée de callune (*Calluna vulgaris*), de genêt (*Cytisus scoparius*), de myrtille (*Vaccinium myrtillus*) et de fougère aigle (*Pteris aquilina*). L'étage subalpin n'y est que très peu représenté et le pin à crochets, qui y est théoriquement largement présent, est quasiment absent du secteur. On y retrouve un espace de landes formé de rhododendron (*Rhododendron ferrugineum*), de myrtille (*Vaccinium myrtillus*), de callune (*Calluna vulgaris*) et de genêt (*Cytisus scoparius*). ; ONF-Agence Ariège, 2004, 2005).

Le Haut-Salat

Le massif de Bassiès est quasiment exclusivement formé d'une hêtraie et représente 35 % des habitats naturels recensés au sein du site Natura 2000 « Mont Ceint, Mont Béas, Tourbière de Bernadouze ». Seuls quelques pins à crochets, vers 1 800 mètres, sont recensés dans le secteur, témoignant du passé industriel du secteur qui a largement contribué à la raréfaction du pin à crochets qui ne représente que 1,69 % (38 hectares) de la superficie du site. Il s'agit pourtant du site ariégeois sur lequel le pin à crochets est le plus représenté. Les espaces de landes et broussailles occupent quant à eux une large superficie du site (16 %). La lande montagnarde à callune (*Calluna vulgaris*) et à genêt poilu (*Genista pilosa*) est très bien représentée et se développe principalement sur sols secs.

Sur ces secteurs, l'activité pastorale restant importante, la forêt est maintenue en deçà de ce milieu. Les landes alpines et subalpines à rhododendron ferrugineux (*Rhododendron ferrugineum*) sont très répandues (129 hectares) au sein des secteurs ombragés où l'enneigement est plus important et la fonte du manteau

tardive. Ces espaces ont tendance à voir leur surface s'accroître du fait de la déprise pastorale. Les formations à genévrier commun (*Juniperus communis*) sur landes ou pelouses calcaires représentent 55,53 hectares. Les espèces représentatives sont le genévrier commun (*Juniperus communis*), l'agrostide ténue (*Agrostis capillaris*), l'hépatique à trois lobes (*Hepatica nobilis*) et la violette de rivinus (*Viola riviniana*). Dans ces secteurs difficilement accessibles, la pression pastorale a tendance à diminuer et à permettre la reconquête de la forêt (ONF - Agence Ariège, 2008).

3.2.1.3 Dans le pays des Pyrénées cathares

Le Massif de Tabé se divise en deux parties distinctes qui influencent différemment l'état actuel de la forêt. La partie la plus méridionale reste largement exploitée pour l'activité pastorale, tandis que la partie la plus au nord est occupée par une station de ski et d'anciennes exploitations minières et l'actuelle carrière de talc de Trimouns (Figure 51). Sur chacun des versants, la limite supérieure de la forêt est abaissée en deçà de son altitude théorique maximale (Auga-Bascou, 2014). Dans sa partie est, bien documentée par son inclusion dans le site Natura 2000 « Gorges de la Frau et Bélesta », le document d'objectifs indique que la limite supérieure de la forêt est située à l'étage montagnard où s'étend la majorité du couvert forestier. Sa limite est formée en partie de bouleaux. Le pin à crochets est présent de manière très sporadique à l'étage subalpin (ONF, 2010b).

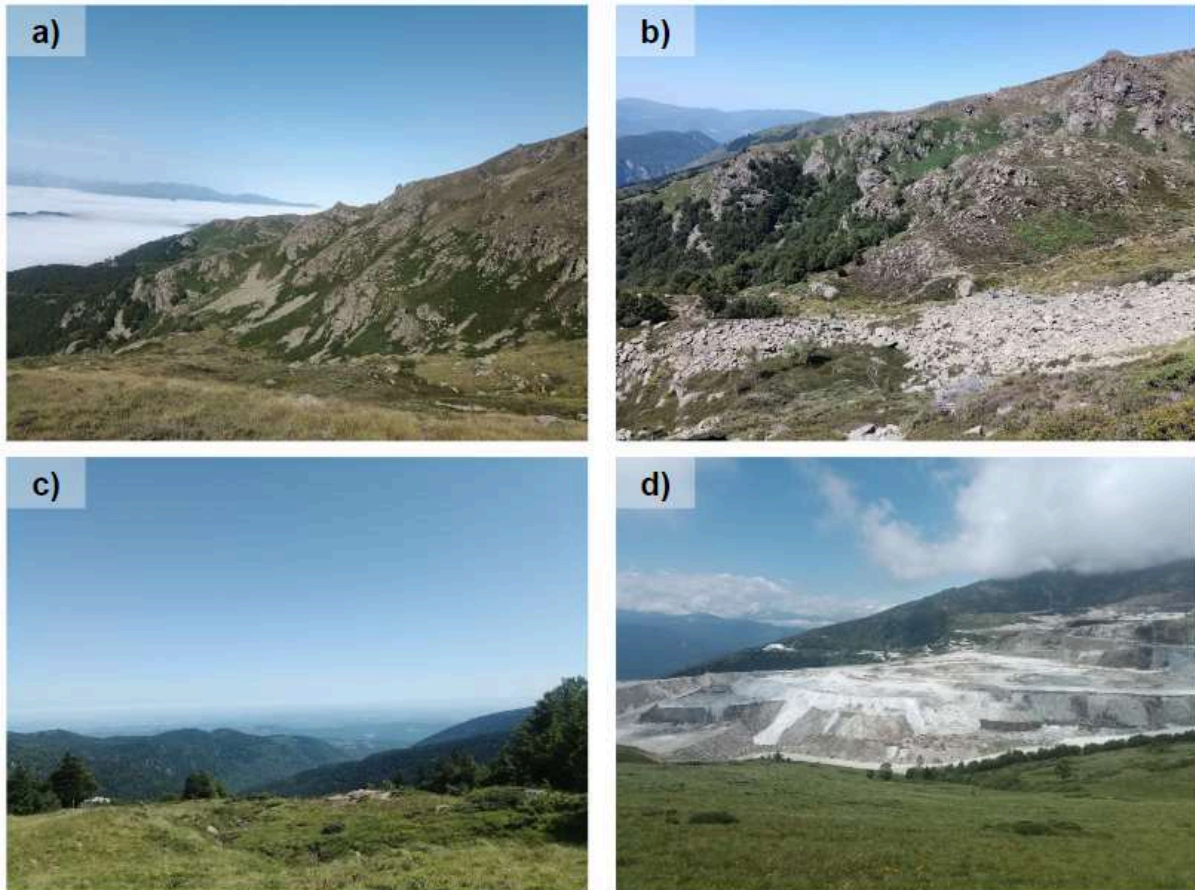


Figure 51 - Paysages actuels au sein du massif de Tabé. a et b) sur le versant Sud ; c) sur le versant Nord au niveau de la Station de ski des Monts d'Olmes ; d) sur le versant Nord au niveau de la carrière de talc de Trimouns

3.2.1.4 Dans le Conflent

Le Canigou

L'exploitation massive des forêts du massif du Canigou s'est traduite par la disparition de la forêt depuis les piémonts jusqu'en altitude. La conséquence de ces déboisements massifs a été la plus grande érodibilité de ces versants et sa plus grande susceptibilité aux risques de crues torrentielles. De nombreuses inondations de forte intensité ont eu lieu depuis le XIX^e siècle. Se soldant par de nombreux échecs concernant notamment les plantations de feuillus, le service de restauration des terrains en montagne (RTM) a ici débuté de manière réduite à la fin du XIX^e

siècle. La Première Guerre mondiale a encore diminué les activités de reboisement. C'est l'aiguat de 1940⁵ et ses pluies diluviennes aux effets considérables, notamment du fait du très faible couvert forestier formé en grande majorité de hêtres (le pin et le sapin ayant été largement exploités), qui a donné l'impulsion aux grands reboisements sur le massif et ce jusqu'à la fin des années 1970. Suite à cet événement, dès 1943, le RTM acquiert 10 848 hectares en vue de leur reboisement qui s'accompagne de divers aménagements tels que la création de routes et de barrages pour limiter le risque sur certains bassins. L'ampleur de la catastrophe et la déstabilisation des terrains qu'elle a occasionnée a compliqué la reforestation et en particulier le retour du pin à crochets. Cependant, en 1980, le massif est largement reboisé à partir de pins à crochets, de mélèzes (*Larix decidua*), d'épicéas communs (*Picea abies*), de pins sylvestres (*Pinus sylvestris* ; Rudel, 1982). La forêt actuelle est donc le résultat de ces siècles de défrichement et des actions de reboisement massifs pendant la deuxième moitié du XX^e siècle.

Le secteur du Massif du Canigou, inclus dans la Zone de Protection Spéciale du même nom, et correspondant au versant sud du massif comprend, quant à lui, à l'étage subalpin une pineraie de pins à crochets de 758 hectares. Cette essence forme la majorité des peuplements forestiers du secteur (Desailly, 1999 ; Syndicat Mixte Canigó Grand Site, 2012).

Le Madrès

Le massif du Madrès présente un étagement de la végétation plus classique que ses homologues ariégeois. L'ensemble des étages bioclimatiques y sont retrouvés et la limite supérieure de la forêt est identifiée à l'étage subalpin. Le hêtre

⁵ L'Aiguat est un épisode méditerranéen qui s'est déroulé en octobre 1940 et qui a entraîné de graves inondations.

(*Fagus sylvatica*) domine l'étage montagnard, en particulier les versants situés en ombree. Le sapin (*Abies alba*) est également present à cet étage sur les massifs les plus humides (nord-ouest). Il occupe cependant des superficies bien inférieures à ce qu'il pourrait théoriquement coloniser. Le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) occupe quant à lui les versants en soulane de cet étage. Cette sous-représentation du sapin transcrit les exploitations passées des versants forestiers. L'étage alpin est assez réduit et comprend notamment le sommet du Madrès. La forêt couvre 15 000 hectares du massif (26 % de sa superficie). Les landes occupent quant à elles 24 de la surface du site et les pelouses 9 %.

La tendance en ce début du XXI^e siècle est à l'augmentation des surfaces forestières au sein du massif. Le pin à crochets est present à l'étage subalpin mais de manière assez réduite. Dans certains secteurs, le sapin remplace le pin à crochets. Comme dans le reste de la zone d'étude, malgré le déclin des activités agropastorales, les paysages actuels sont le fruit de leur utilisation pluri-millénaire par les sociétés montagnardes. Les landes subalpines sont recouvertes de rhododendron ferrugineux (*Rhododendron ferrugineum*) en ombree et de genêt purgatif (*Cytisus oromediterraneus*) en soulane. Les pelouses sont en grande majorité dominées par le nard raide (*Nardus stricta*), signe qu'il y a eu une forte pression pastorale et que celle-ci reste présente. Les zones de pâturage où sont rassemblés les animaux la nuit sont riches en espèces caractéristiques de ces milieux rudéraux et nitrophiles telles que le chénopode bon-Henri (*Chenopodium bonus-henricus*), les oseilles (*Rumex sp.*) ou la grande ortie (*Urtica dioica*). A l'étage alpin, au-delà de la limite supérieure de la forêt, les conditions neigeuses et le vent influencent grandement la composition et la structure du couvert végétal. On peut notamment citer la présence massive de gispet (*Festuca eskia*) sur sols acides,

accompagné notamment d'euphrase minime (*Euphrasia minima*), ou encore de la raiponce hémisphérique (*Phyteuma hemisphaericum*). Sur substrat calcaire, on retrouve Cobrésia queue-de-souris (*Kobresia myosuroides*) et la dryade à huit pétales (*Dryas octopetala* ; Coll. 2005).

Deux études successives menées par Roura i Pascual (2001) et Ertel (2003), dont les auteurs du document d'objectifs du site Natura 2000 du Madrès font la synthèse (Collectif, 2005), témoignent de l'enfrichement et de la reforestation du secteur depuis le milieu du XX^e siècle jusqu'au début du XXI^e siècle. Une dynamique d'enfrichement conduisant au reboisement est clairement établie sur le secteur. Les zones herbacées ont largement perdu en surface (de 34 % à 9 %) et les surfaces forestières ont au contraire largement augmenté en surface (de 26 % à 42 %). Les landes, étape intermédiaire dans la dynamique de la végétation, restent en position équilibrée entre les surfaces herbacées qui s'enfrichent et les surfaces déjà en landes qui se boisent (de 25 % à 32 %).

3.2.1.5 En Cerdagne

Le Carlit et le Campcardos

L'état actuel des forêts du massif liant le Carlit et le Campcardos sont décrits par deux documents d'objectifs correspondants aux sites Natura 2000 qu'il comprend, l'un concernant la partie la plus au nord du massif, située en Ariège et le second comprend l'ensemble de la surface du massif dans les Pyrénées-Orientales (Office National des Forêts, 2009 et 2010a). Les forêts de pins à crochets représentent l'habitat majoritaire, suivi des milieux de landes à l'étage subalpin. Ces dernières varient en fonction des conditions de site. Des landes à genévrier nain (*Juniperus communis* ssp. *nana*) et à raisin d'ours (*Arctostaphylos uva-ursi*) sont

caractéristiques des soulanes, de même que les landes à genêt purgatif (*Cytisus oromediterraneus*). Les premières résultent de la dégradation de la forêt subalpine de pin à crochets, les secondes ont de multiples origines dont les incendies et sont en progression. Les fourrés de genévrier commun (*Juniperus communis*) sont caractéristiques de zones pastorales abandonnées et cèdent rapidement leur place au pin à crochets. Elles témoignent aussi des déforestations réalisées par le passé. Enfin, jusqu'à l'étage alpin, on retrouve des pelouses à gispet (*Festuca eskia*) jusqu'à 2 700 mètres et à nard (*Nardus stricta*) jusqu'à 2 200 mètres. Ce dernier est caractéristique des espaces pâturés et tend, en cas de diminution de la charge pastorale, à évoluer vers une lande à myrtille (*Vaccinium myrtillus*). Au contraire, si la charge pastorale est trop élevée, une surabondance du trèfle alpin (*Trifolium alpinum*) sera observée. Les surfaces forestières sont formées en grande majorité de pins à crochets et de manière minoritaire d'une hêtraie-sapinière. L'étage subalpin est formé de pin à crochets. Plus en altitude, on retrouve des milieux de landes formées sur les versants ombragés et ensoleillés de rhododendron ferrugineux (*Rhododendron ferrugineum*) et de genêt purgatif (*Cytisus oromediterraneus*) respectivement. La tendance actuelle est à l'augmentation des surfaces forestières depuis 1940 dans le secteur.

Le Puigmal

Le document d'objectifs du site Natura 2000 relatif au massif du Puigmal concerne les surfaces les plus hautes du massif (crêtes et sommets) et donne quelques indications sur l'état actuel de la forêt dans sa limite supérieure. Sur ce massif, la forêt est considérée comme en extension. La limite supérieure de la forêt de l'ensemble des vallées est dominée par le pin à crochets qui est ici l'espèce la plus représentée au sein de l'étage subalpin, ce qui contraste avec ce que nous

avons vu dans la partie ariégeoise du terrain. Dans la vallée d'Eyne, les versants ensoleillés les plus abrupts sont rapidement colonisés par les landes et le pin à crochet . Le même phénomène est observé dans les autres vallées de Valcebollère, d'Er et de Llo où le genêt purgatif (*Cytisus oromediterraneus*), le genévrier commun (*Juniperus communis*) et le pin à crochet ont progressivement colonisé les versants ensoleillés. Localement, des brûlages dirigés sont conduits pour contrer l'emboisement des pelouses (Collectif, 2011).

3.2.2 Le pastoralisme et la gestion forestière

Bien qu'en déclin net depuis la fin du XIX^e siècle, l'activité pastorale joue toujours un grand rôle dans la régulation de l'altitude et la configuration de la limite supérieure forestière. Sa structuration, la taille des cheptels et leur composition font varier les effets de cette activité sur les formations végétales. En particulier, les animaux présents (ovins, bovins, équins, caprins) et leur régime alimentaire ont un impact plus ou moins important pour la dynamique de la végétation qui modifie année après année la position de la limite supérieure de la forêt.

Le pastoralisme pyrénéen est articulé autour d'Associations Foncières Pastorales (AFP) et de Groupements Pastoraux (GP). Les premiers regroupent des propriétaires de terrain à destination pastorale. Les deuxièmes regroupent des éleveurs qui se répartissent de manière à exploiter rationnellement les pâturages. En Ariège, les troupeaux transhumants comprennent en 2021 un ensemble de 12 500 bovins, 55 000 ovins, 600 caprins et 1 600 équins. Ces derniers sont répartis en 90 GP comprenant environ 500 éleveurs. La surface pastorale totale du département est de 110 000 ha, soit un quart de la surface du département de l'Ariège. Dans les Pyrénées-Orientales, le territoire pastoral comprend 69 940 ha sur lesquels se répartissent 348 éleveurs transhumants répartis en 58 GP. Le cheptel comprend

10 200 bovins, 11 280 ovins et 1 140 équins (<https://www.pastoralisme09.fr> ; <https://www.pastoralisme66.fr>).

3.2.2.1 Dans le Pays de Foix Haute Ariège

Le cœur du massif d'Aston est parcouru par un ensemble de quatre groupements pastoraux (GP). La commune d'Aston constitue la majeure partie du massif. Un total de 60 équins, 700 bovins et 3 500 ovins parcourent chaque été les estives de la commune au sein du massif. Le même type d'élevage est recensé dans les communes adjacentes. À Siguer, des caprins sont également présents (<http://www.mairie-aston.fr/fr/information/73076/les-groupements-pastoraux>).

3.2.2.2 Dans le Couserans

Concernant les activités anthropiques, la forêt est maintenue à une altitude basse, notamment en raison de l'utilisation des surfaces supra-forestières pour le pastoralisme d'altitude (les estives). Les parcours employés pour faire monter les animaux se situent dans les zones dites intermédiaires au-dessus des villages. L'activité pastorale y est néanmoins plus réduite depuis le milieu du XX^e siècle. La charge pastorale (ovins et bovins) est moins importante depuis 1960. La conséquence principale est l'enfrichement (lande) puis la fermeture (forêt) des paysages d'estive. Ce sont principalement les sorbiers (*Sorbus aucuparia*), le bouleau (*Betula spp.*), hêtre (*Fagus sylvatica*) et l'épicéa (*Picea abies*) qui forment le couvert boisé. Le document d'objectif Natura 2000 correspondant au massif du Valier note en 1992 une sous-utilisation de certaines estives et leurs fermetures. Les landes de callune, qui ont une affinité pour les versants ensoleillés, sont associées à un arrêt de la progression forestière tandis que les landes à myrtilles sont synonyme d'un versant favorable à la recolonisation forestière. En 2005, les rédacteurs du

document comptabilisent 2 747 hectares de surface pastorale parcourus par presque 7 000 ovins, 200 bovins et 68 équins. La gestion forestière dans le massif du Valier est orientée vers la conservation des espaces forestiers en place. L'activité sylvicole y est très réduite et ne concerne que 215 hectares contre 1 558 hectares en dehors de surfaces dédiées à la sylviculture (ONF-Agence Ariège, 2004, 2005).

3.2.2.3 Dans le Pays des Pyrénées cathares

L'activité pastorale dans le secteur du massif de Tabe est actuellement structurée autour de 11 groupements pastoraux qui utilisent environ 4 500 hectares d'estives (<https://patres-montagnes09.wixsite.com/patres09/liste-des-estives>). D'après les données de l'observatoire des forêts françaises⁶, la superficie forestière à l'échelle de l'ensemble des Pyrénées cathares y est en augmentation depuis les années 1980 avec 2,3 % sa surface forestière par an et les forêts de feuillus, dominantes à l'échelle de ce secteur diminue au profit de forêt mixte. La documentation concernant ce massif est particulièrement mince et ne permet pas d'en proposer une synthèse.

3.2.2.4 Dans le Conflent

Le Canigou

Le massif du Canigou a connu un fort déclin de son activité pastorale. Aujourd'hui, la majorité des élevages sont constitués de bovins allaitants et d'ovins à viande. Le pastoralisme extensif est de mise, comme dans l'ensemble de la zone étudiée. Les estives occupent 11 700 hectares au niveau des secteurs couverts par les sites Natura 2000 du Massif du Canigou et de Conque de la Preste. Le brûlage,

⁶ <https://foret.ign.fr/mon-territoire>

visant à limiter l'emboisement du secteur, est toujours pratiqué et concerne des surfaces de 400 ha par an.

Le Madrès

Le pastoralisme extensif, bien qu'en déclin à la fin du XIX^e siècle, a repris depuis la fin du XX^e siècle (à partir des années 1980). La pratique du brûlage visant à empêcher l'implantation des ligneux a également décliné avec la diminution de l'activité pastorale. En conséquence, de nombreux parcours se sont reboisés. Les espaces forestiers les plus accessibles sont exploités en sylviculture. L'activité est cependant globalement en déclin depuis 1950. Les versants les plus exploités se situent au nord et à l'ouest en deçà de 1 800 mètres, car ce sont les sites les plus accessibles et les plus fertiles. Ils concernent principalement les hêtres, les sapins et les pins sylvestres. Les secteurs dont la productivité est moins importante sont faiblement exploités voire non exploités. En proximité des secteurs de parcours pour les animaux domestiques sont des sites au sein desquels la régénération forestière peut être amoindrie du fait du broutage localisé des animaux. Il en est de même pour le cerf où, dans les secteurs où il est bien présent, la régénération peut être plus complexe (Collectif, 2005).

3.2.3 Les activités touristiques au niveau de la limite supérieure forestière

Un ensemble de 18 stations de ski alpin et nordique sont réparties assez équitablement sur les départements des Pyrénées-orientales et en Ariège (Figure 52). Deux d'entre elles sont fermées : Cotzé dans le massif du Puigmal et Puyvalador dans le Capcir. Les stations de ski les plus importantes concernent les

domaines skiables de Font-Romeu-Pyrénées 2000, des Angles et d'Ax-3-domaines. En moyenne, l'altitude de ces stations de ski est de 1 825 mètres et s'étend pour les altitudes les plus basses et les plus élevées à 2 100 mètres (Station de Guzet en Ariège) et 2 600 mètres (station du Puigmal dans les Pyrénées-Orientales). Ces altitudes comprennent de fait une importante part des territoires potentiellement forestiers, dont la position théorique de la limite supérieure forestière. Localement, l'altitude de la limite supérieure de la forêt est en conséquence très abaissée. De même, la configuration des limites supérieures localisées au niveau des domaines skiables ont tendance à arborer une forme linéaire se démarquant des pelouses par une transition abrupte (Figure 52).

Dans une mesure plus restreinte, plus locale, que l'impact des stations de ski précédemment évoquées, la randonnée et les aménagements qu'elle requiert (parking, pistes) ont localement un impact sur la configuration spatiale des forêts, en particulier sur leur limite haute. Visuellement, la présence de chemins de randonnées se traduit par un morcellement de la forêt en îlots plus ou moins découpés en fonction de l'étendue de ces chemins. La communication de la localisation des cabanes pastorales au grand public *via* les sites en ligne a localement fait augmenter le nombre de randonneurs dans ces zones jusqu'alors très peu connues. La pratique du *trail* c'est-à-dire de la course sur sentier en milieu naturel attire également de plus en plus nombreux adeptes. A titre d'exemple, le *trail* du Barbet dans le massif du Canigou a rassemblé en 2023 un total de 800 coureurs⁷. Ces pratiques occasionnent localement une érosion des sols importante comme évoqué dans le chapitre 1. Au total, ce sont près de 6 000 kilomètres de sentier dont l'altitude est supérieure à 1 500 mètres qui quadrillent l'ensemble du

⁷ https://www.championnat-du-canigo.fr/trail_barbet.canigou.php

territoire étudié (Figure 52 d'après les données fournies par la BD-TOPO, IGNf 2023). De manière plus marginale, le VTT de montagne est pratiqué dans certains secteurs de la zone étudiée, notamment au niveau des stations de ski disposant de remontées mécaniques facilitant le transport des vélos (Figure 53).

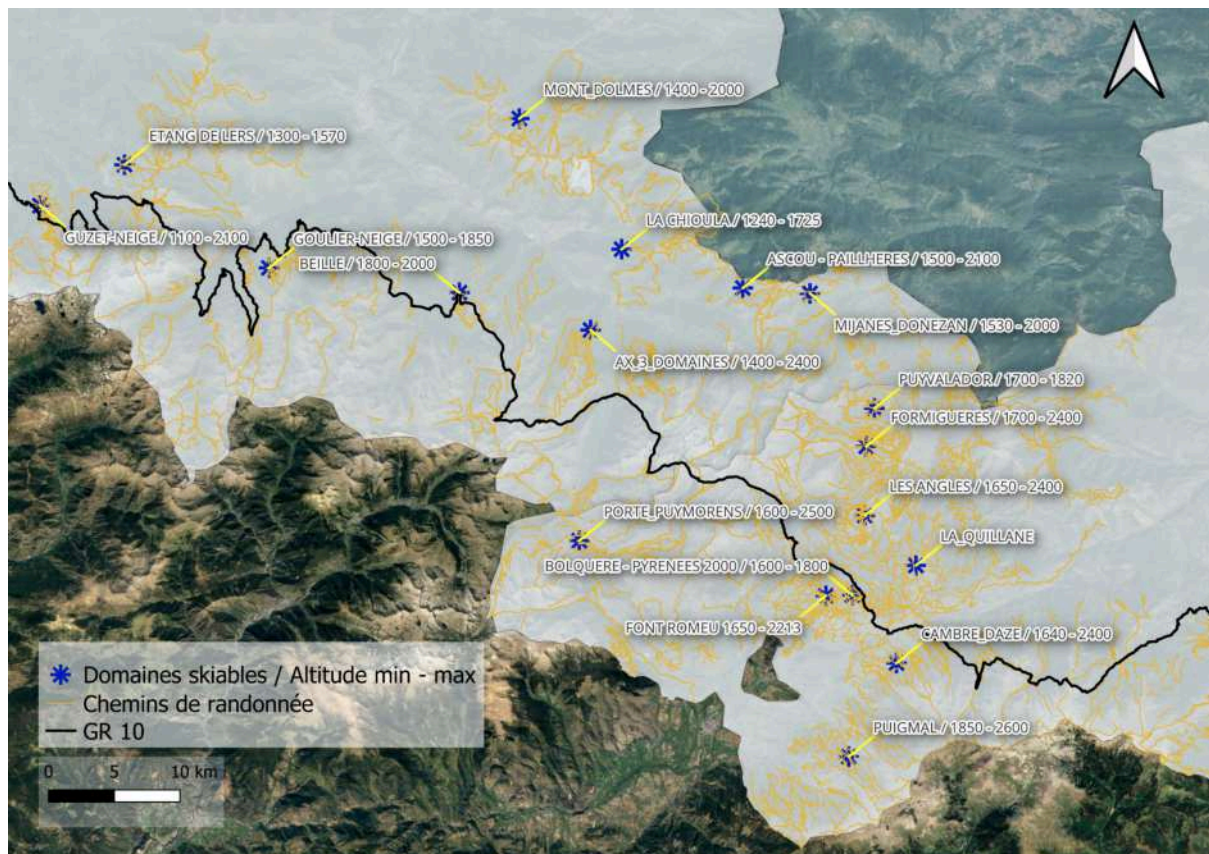


Figure 52 - Localisation et altitudes (en mètre) des domaines skiabiles et tracés des sentiers de randonnée des Pyrénées-Orientales et de l'Ariège et notamment celui du sentier de Grande Randonnée 10 (GR10 ; NI : Non indiquée ; source : <https://www.skiinfo.fr> et IGNf - BD TOPO)



Figure 53 - Photographies des paysages de plusieurs domaines skiables des Pyrénées-Orientales et de l'Ariège. a et b) Les Angles ; c et d) Puigmal ; e) Cambre d'Aze

3.2.4 Maillage des aires protégées

Un réseau dense d'aires protégées est en place au sein du territoire inventorié. La délimitation de ces espaces et leurs objectifs peuvent influencer localement les trajectoires forestières en cours. Selon le niveau de protection, pouvant varier entre non protégé et inclus dans une réserve intégrale, les modes de gestion et les restrictions locales entraînent une grande variabilité dans les dynamiques forestières. L'objectif de ce point est de présenter les principaux espaces protégés inclus dans le territoire étudié et comprenant une partie de leur surface au-delà de 1 500 mètres d'altitude (Figure 54).

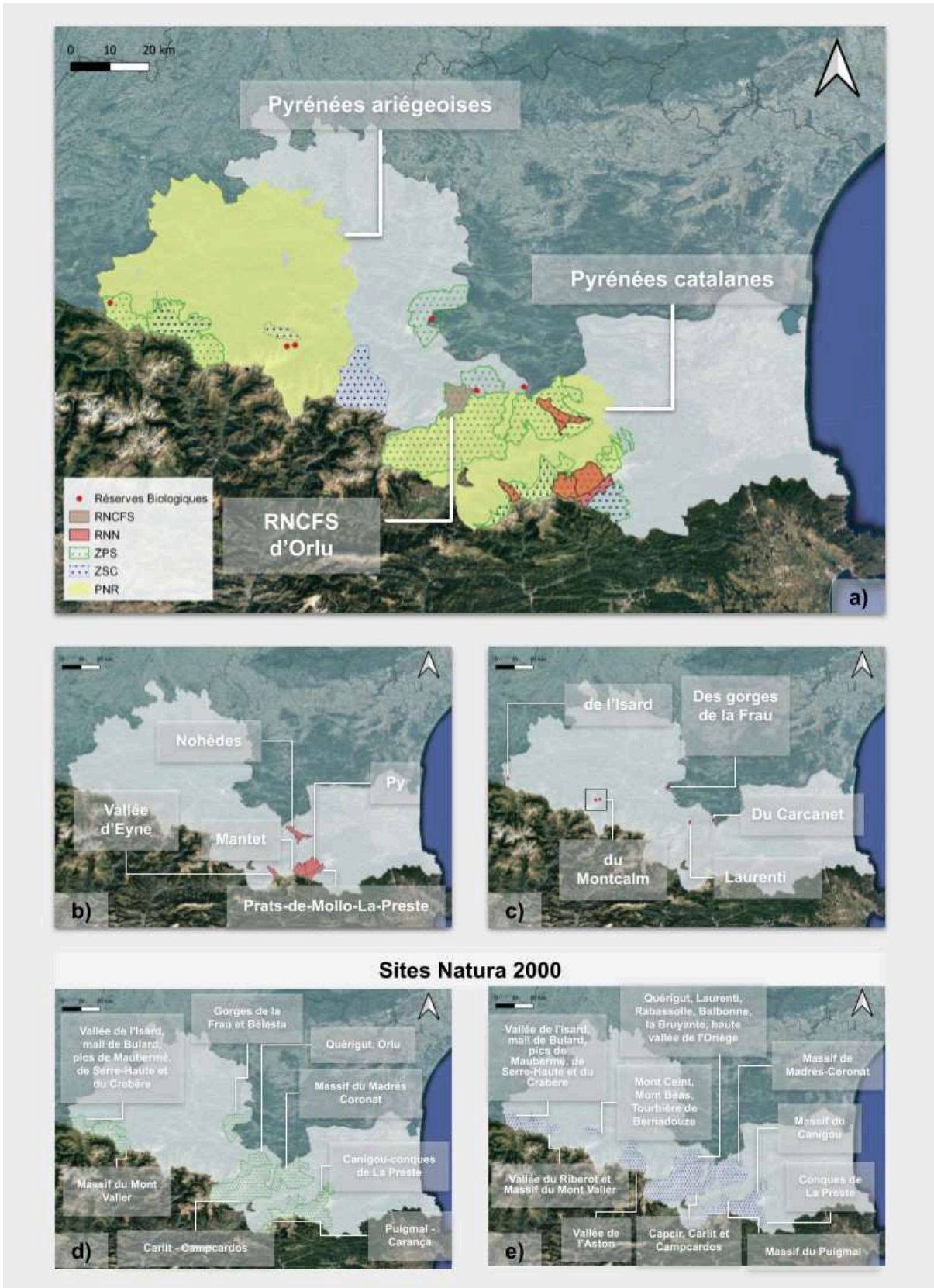


Figure 54 - Localisation des espaces protégés au sein de la zone d'étude. a) Vue générale ; b) Identification des Réserves Naturelles Nationales ; c) Réserves Biologiques ; d) Zones de Protection Spéciale ; e) Zones Spéciales de Conservation.

3.2.4.1 Les parcs naturels régionaux (PNR)

D'après Lefebvre et Moncorps (2010, p. 11), un parc naturel régional correspond à « [...] un territoire à l'équilibre fragile et au patrimoine naturel, culturel et paysager remarquable, où les acteurs locaux s'engagent autour d'un projet pour concilier la protection et la gestion du patrimoine avec le développement économique local ». La zone d'étude comprend les parcs naturels régionaux (PNR) des Pyrénées catalanes (Pyrénées-Orientales) et des Pyrénées ariégeoises (Ariège), respectivement créés en 2004 et 2009. Ces derniers englobent une grande majorité des espaces protégés détaillés plus loin.

Le PNR des Pyrénées catalanes

Le PNR des Pyrénées catalanes comprend l'ensemble des massifs montagneux du département des Pyrénées-Orientales, à l'exception du versant sud du massif du Canigou. Sa surface totale est de 139 062 ha. Le pin à crochet prédomine dans ce territoire composé pour moitié d'espaces forestiers (55 %). Il est localement accompagné de pin sylvestre (*Pinus sylvestris*). Sa dominance actuelle est liée au déclin du pastoralisme et à l'évolution des cheptels autrefois majoritairement formés d'ovins, qui consomment davantage les jeunes arbres, vers un cheptel formé de bovins. Aussi, l'évolution des pratiques et notamment la diminution des arrachages des jeunes arbres a permis la colonisation du territoire par le pin à crochets. De même, la réalisation de brûlages dirigés visant à conserver les milieux ouverts a largement diminué entre 1983 et 2010, avec respectivement 16 100 ha et 5 315 ha de surfaces brûlées au sein du PNR. Le sylvopastoralisme est une activité prépondérante au sein du territoire du PNR, puisque 80 % des forêts publiques sont pâturées (parc naturel régional Pyrénées catalanes, 2022).

Le PNR des Pyrénées ariégeoises

Le PNR des Pyrénées ariégeoises a une surface totale de 246 800 ha (avant son projet d'extension de 2023). Au sein de ce territoire, les forêts dites de montagne forment un des paysages emblématiques, mais leur progression est contrôlée. Contrairement au PNR des Pyrénées catalanes, les résineux et notamment le pin à crochets y sont minoritaires. Les forêts de feuillus dominent largement le territoire traduisant, pour la limite supérieure de la forêt, un abaissement de son altitude en deçà de l'étage subalpin. Cette limite est située à 1 700 mètres d'altitude. Le haut de l'étage montagnard et le subalpin sont caractérisés par des paysages d'estives. Le maintien de paysages ouverts et la limitation de la progression du couvert forestier sont l'un des objectifs du PNR.

3.2.4.2 Les sites Natura 2000

Les sites Natura 2000 forment un maillage de sites protégés à l'échelle européenne. Lefebvre et Moncorps (2010) définissent les principaux objectifs de la création de ce réseau comme étant de « [...] conserver ou [de] rétablir des habitats naturels et semi-naturels et des espèces à forts enjeux [...] ». Le réseau est formé de Zones de Protection Spéciales (ZPS) qui correspondent à des sites protégés au titre de la directive Oiseaux et des Zones Spéciales (1979) de Conservation (ZSC) protégées au titre de la directive Habitats (1992). Un ensemble de sites forment un maillage dense au sein de la zone d'étude (Tableau 6).

Tableau 6 - Description des sites Natura 2000 compris dans la zone d'étude. (ZPS : Zone de Protection Spéciale ; ZSC : Zone Spéciale de Conservation).

Massif	Nom site	Type	Surface (ha)
Canigou	Canigou-conques de la Preste	ZPS	20224
	Massif du Canigou	ZSC	11746
	Conque de la Preste	ZSC	8436
Puigmal	Puigmal Carança	ZPS	10260
	Massif du Puigmal	ZSC	8784
Madrès	Massif de Madres-Coronat	ZPS	21396
		ZSC	21363
Carlit	Capcir-Carlit-Campcardos	ZPS	39667
	Quérigut, Orlu		10255
	Capcir-Carlit-Campcardos	ZSC	39688
	Quérigut, Laurenti, Rabassolles, Balbonne, la Bruyante, haute vallée de l'Oriège		10255
Tabe	Gorges de la Frau et Bélesta	ZPS	12356
Aston	Vallée de l'Aston	ZSC	14961
Montcalm	Mont Ceint, mont Béas, tourbière de Bernadouze	ZSC	2218
Mont Valier	Massif du Mont Valier	ZPS	15616
	Vallée du Riberot et massif du Mont Valier	ZSC	7745
Maubermé	Vallée de l'Isard, mail de Bulard, pics de Maubermé, de Serre-Haute et du Crabère	2PS	6413
		2SC	6413

3.2.4.3 Les Réserves Naturelles Nationales

Huit Réserves Naturelles Nationales (RNN) sont présentes au sein des deux départements, dont cinq situées dans les secteurs étudiés. D'après Lefebvre et Moncorps (2010, p.29) :

Une réserve naturelle nationale a pour vocation de préserver à long terme des milieux naturels exceptionnels, fonctionnels et écologiquement représentatifs, ainsi que des espèces à forte valeur patrimoniale, des patrimoines géologiques ou paléontologiques.

Toutes sont situées dans le département des Pyrénées-Orientales. Trois réserves attenantes se situent sur le massif du Canigou (Py, Mantet et Prats-de-Mollo-La-Preste), une sur le Carlit (Vallée d'Eyne) et trois sur le massif du Madrès (Nohèdes). Les objectifs fixés au sein des RNN du secteur étudié sont communs. Ces objectifs incluent notamment : i) la naturalité des zones boisées, c'est-à-dire laisser les espaces boisés en évolution naturelle, ii) la conservation des mosaïques de milieux (ouverts / semi ouverts et fermés). Ce dernier objectif vise notamment au maintien et à la restauration des pelouses subalpines en contenant l'extension de la lande figurent parmi ces derniers (Gaultier, 2019 ; Guisset *et al.*, 2020 ; Guisset *et al.*, 2010 ; Staats *et al.*, 2019).

La RNN de Mantet

La RNN de Mantet a été créée en 1984 sur le versant nord du massif du Canigou, à l'est de la RNN de Py (Figure 55). Elle comprend la quasi-totalité de la commune de Mantet et couvre une superficie de 3 028 hectares.

Jusqu'au XIX^e siècle, les cartes de Cassini attestent de l'absence totale de la forêt. La présence d'une forge signalée sur la carte explique en partie ce constat et

permet de bien réintégrer la réserve de Mantet à la trajectoire socio-économique de l'ensemble du massif du Canigou bien connu pour l'extraction de minerais. L'existence de cette forge est également confirmée par Companyo (1861, p. 63) qui explique également que celle-ci est désormais fermée par manque de ressources en bois : « [...] une forge à la catalane lui [le village de Mantet] donnait autrefois quelque vie, mais le manque de combustible a fait désert ce lieu depuis longtemps » . Le territoire a été déboisé sur une grande période temporelle pour répondre aux besoins des habitants (construction, chauffage, etc.). Le village, reculé, a été rendu accessible au milieu du XX^e siècle et a de nouveau subi un déboisement massif. L'aiguat de 1940 a eu un impact fort sur ces terrains dépourvus de boisement. Depuis 1950 et en particulier la création de la réserve, aucune exploitation forestière importante n'a eu lieu dans la zone.

De même, l'activité agricole, en particulier l'élevage, ont, comme dans l'ensemble de la zone d'étude, eu des conséquences importantes sur les paysages forestiers d'altitude. Comme on l'a vu, l'activité était à son apogée entre le XIX^e siècle et le début du XX^e siècle. L'utilisation de la montagne au sein de la réserve suivait le système traditionnel avec des bergeries situées en moyenne montagne et les estives au-delà de la limite supérieure forestière. Au milieu du XX^e siècle, l'accentuation de l'exode rural a entraîné une forte diminution de la charge pastorale. Malgré cette diminution importante, les estives ont continué à être exploitées. Le pastoralisme est l'activité la plus répandue au sein de la réserve. Guisset *et al.* (2020) dénombrent au total huit éleveurs et leurs troupeaux formés de « [...] 330 bovins et une dizaine d'équins [...] » (p.50) qui utilisent les surfaces pastorales de la RNN (Guisset *et al.*, 2020).

De manière générale, les surfaces forestières ont tendance à s'étendre actuellement dans la réserve. Les paysages de la RNN tendent ainsi à se boiser et à se fermer. Les surfaces forestières représentent, en 2003, 19 % de la surface de la RNN contre seulement 7 % en 1826. Les interventions humaines étant proscrites, il semblerait que la RNN continue de se boiser largement. La limite supérieure de la forêt, actuellement formée de pins à crochets, continue, en l'absence d'intervention, de progresser et de s'étendre sur les pelouses en amont. Aujourd'hui, 36 % de la surface de la RNN est recouverte de forêt et celle-ci est constituée à près de 80 % de pins à crochets. Le pastoralisme en place permet de conserver une certaine portion de la RNN en milieu ouvert ou semi-ouvert, cependant les rédacteurs du plan de gestion de la réserve indiquent (Guisset *et al.*, 2020, p.50) que :

*[...] la seule présence du pâturage n'est pas toujours suffisante pour limiter l'extension de la lande ou l'emboisement des pelouses subalpines. Des interventions humaines concertées (fauche, débroussaillage, déboisement) devront être programmées pour garantir le maintien de milieux ouverts (Guisset *et al.*, 2020).*



Figure 55 - Paysages de la Réserve Naturelle Nationale de Mantet (juin 2021, photographie D.Birre).

La RNN de Py

La RNN de Py a été créée en 1984 sur le versant nord du massif du Canigou (Figure 56). Elle s'étend sur presque 80 % de la commune de Py, soit 3 930 hectares. Sa trajectoire suit celle de la RNN de Mantet marquée par une utilisation accrue du bois pour diverses utilisations et notamment les charbonnières retrouvées abondamment dans la RNN. Les principaux éléments divergents de ceux observés à Mantet seront évoqués ici. A la fin du XVIII^e siècle, les cartes de Cassini permettent de constater une très faible couverture forestière. Cependant, contrairement à ce qui a été observé à Mantet, environ 16 km² de bois (probablement de bouleaux) sont présents sur les parties les plus hautes du village. Plusieurs coupes de pins à crochets parasités ont été effectuées dans les années 1960 et divers reboisements à

partir de mélèzes (*Larix decidua*), d'épicéas (*Picea abies*) et de sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) ont été effectués (Figure 56). Si aujourd'hui, en conséquence d'un exode rural massif et d'une protection élevée des milieux, la reconquête de la forêt est avérée dans la RNN de Py comme dans celle de Mantet, les peuplements forestiers y sont jeunes et formés d'essences telles que les bouleaux (*Betula spp.*), le noisetier (*Corylus avellana*), les frênes (*Fraxinus spp.*) et le pin à crochets. Les peuplements situés à l'étage subalpin sont d'âge homogène. La RNN compte des espaces non boisés formés de landes à genêts purgatifs. La forêt représentait 12 % de la RNN en 1826 et près de 40 % dès 1955. Comme à Mantet, ce sont les terrains agricoles qui ont perdu en superficie, les terrains pastoraux étant restés stables. La majeure partie de la forêt est formée de pins à crochets. Dans la réserve, la limite supérieure de la forêt se situe, comme théoriquement attendu, à l'étage subalpin. Les pineraies des ombrées et soulanes d'altitude constituent l'un des enjeux de conservation de la RNN pour la faune patrimoniale qu'elles hébergent (Guisset *et al.*, 2010).



Figure 56 - Paysages de la Réserve Naturelle Nationale de Py (juin 2021). La photographie de gauche permet d'observer l'emprise forestière importante au sein de la réserve. La photographie de droite quant à elle montre le village de Py autour desquels les terrains sont entretenus ouverts.

La RNN de Prats-de-Mollo-La-Preste

La RNN de Prats-de-Mollo-La-Preste a été créée en 1986 (Figure 57). Elle concerne une surface de 2 185 hectares et est dominée par le pic de Costabonne (2 465 mètres d'altitude) et s'étend sur le versant Sud du massif du Canigou. Anthropisées depuis le Néolithique, les zones boisées de la RNN ont largement été déboisées pour l'exploitation du fer, à l'instar de l'ensemble du massif. Au sein du périmètre de la RNN, des traces d'exploitation ont été retrouvées au-delà de 1 800 mètres d'altitude et concernaient ainsi les forêts les étages montagnards et subalpins. Le sapin et le hêtre ont été largement exploités dès le VII^{ème} siècle. Quelques reliquats de cette forêt ancienne subsistent et concernent quelques hêtres qui n'étaient pas exploitables au vue de leur taille trop importante. Parallèlement, l'élevage a continué de s'implanter sur le site, entretenant le processus de déforestation. Le cheptel présent aujourd'hui s'élève à 800 bovins et 200 ovins qui parcourent les pâturages d'altitude. Il ne restait à la fin du XIX^e siècle qu'une maigre surface forestière de 1 600 hectares. Jusqu'en 1940, les forêts montagnardes et subalpines ont été profondément exploitées, influençant aujourd'hui grandement la diversité biologique retrouvées sur le site. Depuis le milieu du XX^e siècle, la tendance est, comme au sein des précédentes réserves décrites, à la recolonisation forestière à partir de pins à crochets et recouvre aujourd'hui une grande partie de la réserve et présentent un fort enjeu de conservation (Gaultier, 2019).



Figure 57 - Paysages de la Réserve Naturelle Nationale de Prats-de-Mollo-La-Preste (juin 2021, Photographie D. Birre). Sur les deux photographies, la limite supérieure forestière formée de pin à crochet (*Pinus uncinata*) est située en arrière-plan. Les photographies sont prises depuis des milieux de landes caractéristiques de l'écotone subalpin.

La RNN de la Vallée d'Eyne

La RNN de la vallée d'Eyne a été créée en 1993. Elle couvre 1 177 hectares et 58 % de la commune d'Eyne, et est dominée par le pic d'Eyne qui culmine à 2 786 mètres d'altitude. Le site de la RNN est boisé à 15 %, mais ce sont les pelouses (38 %), les milieux rocailloux (27 %) et les landes et fruticées (18 %) qui forment les milieux majoritaires de la RNN. Les milieux forestiers sont formés essentiellement de pins à crochets. La carte de Cassini permet d'observer l'ampleur des déboisements opérés jusqu'au XIX^e siècle. Aujourd'hui, seul le *Bosc del Quer* est exploité par l'Office National des Forêts. L'activité agro-pastorale a historiquement construit les paysages de la RNN. La forêt de la réserve est en grande majorité localisée au niveau de l'ombrée entre 1 650 et 2 400 mètres d'altitude. Elle est décrite dans le plan de gestion de la réserve (Staats *et al.*, 2019, p.41) comme étant « [...] constituée d'îlots anciens dans les secteurs inaccessibles, de boisement exploités jusqu'à la fin du XX^e siècle ». et des zones forestières issues d'extensions récentes de la forêt. Aujourd'hui, des bovins et des équins parcourent les pâturages à l'étage montagnard dans des zones semi-ouvertes dans les pineraies de pins à crochets et les zones supra-forestières de landes et de pelouses. L'activité pastorale occupe une surface délimitée de la RNN (Staats *et al.*, 2019).

La RNN de Nohèdes

La RNN de Nohèdes est l'une des trois réserves du massif du Madrès (Conat et Jujols étant les deux autres). La RNN de Nohèdes a été créée en 1986 et comprend les étages depuis le collinéen méditerranéen jusqu'au subalpin (Mangeot *et al.*, 2011). Jusqu'au XIX^e siècle, la forêt ne s'étend que sur les versants les plus inaccessibles, les autres surfaces étant largement employées pour l'élevage et se

traduit par l'éviction de toutes les surfaces boisées. Ces déboisements massifs ont été la conséquence des activités sidérurgiques et des déboisements pour la création de parcours pastoraux. La RNN de Nohèdes va fortement s'emboiser avec le fort déclin de ces activités à partir du début du XX^e siècle avec une accélération dans la deuxième moitié du siècle. Roura i Pascual (2001) notent que les surfaces de prairies ont diminué de 44 % à 7 % entre 1953 et 2000. Aujourd'hui, la surface de la réserve est constituée aux deux tiers de forêts et principalement de pins à crochets. Les landes et les pelouses occupent quant à elles 18 % et 9 % de la surface de la RNN. La forêt continue de s'étendre et reste assez jeune, hormis dans les secteurs les plus reculés qui ont échappé aux défrichages.

3.2.4.4 Les Réserves Biologiques

La zone étudiée comprend cinq réserves biologiques situées au-delà de 1 500 mètres d'altitude (Tableau 7). Lefebvre et Moncorps (2010, p. 30) définissent les principaux objectifs comme suit :

Une réserve biologique protège des espèces ou des habitats considérés comme remarquables ou représentatifs, dans des milieux forestiers ou associés à la forêt comme par exemple des tourbières, des dunes littorales et des landes.

Ces réserves présentent différentes modalités de gestion selon qu'elles soient classées comme Réserves Biologiques Intégrales (RBI) ou Réserves Biologiques Dirigées (RBD). Pour les premières « [...] la forêt est laissée en libre évolution [...], à l'intérieur des secondes [...] est mise en place une gestion conservatoire active des écosystèmes » (Lefebvre et Moncorps, 2010, p. 30). Les cinq réserves sont gérées par l'Office National des Forêts.

Tableau 7 - Description des réserves biologiques et dirigées comprises dans la zone d'étude (RBD : Réserve Biologique Dirigée; RBI : Réserve Biologique Intégrale).

Nom	Type	Surface (ha)	Année de création	Massif
Sapinière de l'Isard	RBD	136	1983	Maubermé
Carcarnet	RBD	431,8	1994	Madrès
Laurenti	RBD	290	1997	Carlit
Montcalm	RBD	180,050	2017	Montcalm
Montcalm	RBI	391,36	2017	Montcalm

3.2.4.5 Les Réserves Naturelles de Chasse et de Faune Sauvage (RNCFS)

La réserve naturelle de chasse et de faune sauvage (RNCFS) d'Orlu est localisée en Ariège au sein de la commune du même nom, à une dizaine de kilomètres d'Ax-les-Thermes. Elle a d'abord été classée en 1981 en tant que Réserve Nationale de Chasse puis en 1998 en tant que Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage. Sa surface s'étend sur 4 243 hectares. La RNCFS d'Orlu est également incluse dans le réseau Natura 2000. Elle fait partie des zones couvertes par les ZPS et ZSC de « Quérigut, Orlu » et « Quérigut, Laurenti, Rabassolles, Balbonne, la Bruyante, haute vallée de l'Oriège », respectivement. La couverture forestière de la réserve a peu évolué depuis le XIX^e siècle. Cependant, les forêts de résineux ont largement été remplacées par des hêtraies surmontées de pâturages. La pression exercée par les activités métallurgiques et pastorales est maximale au XIX^e siècle, puis décline au cours du XX^e siècle. Cette dynamique aboutit à une fermeture des milieux et à une recolonisation par les landes et les forêts de résineux. Aujourd'hui, 100 bovins et 1 000 ovins parcourent les estives de la RNCFS. Au sein de la réserve, la limite supérieure de la forêt est formée de hêtres et de bouleaux et très localement de pins à crochets. Les landes occupent

progressivement les parties hautes de l'étage montagnard, matérialisées en grande partie par la présence de rhododendron (*Rhododendron ferrugineum*). Ces dernières ont tendance à progresser en réponse à la déprise pastorale. Les forêts de résineux n'occupent que 3 % de la surface totale de la réserve contre 20 % pour les forêts de feuillus et 25 % pour les milieux de landes (Milhau, 2012).

Conclusion du chapitre 3

A l'échelle des Pyrénées orientales, une grande diversité de contextes locaux ont été mis en évidence dans ce chapitre 3. Il s'agissait ici d'explicitier l'hétérogénéité et les spécificités du terrain considéré pendant la thèse et leurs intérêts dans le cadre du sujet traité. Les relations plurimillénaires Homme-environnement ont sans équivoque un impact considérable sur l'évolution et les configurations spatiales actuelles des limites forestières. L'agencement spatial et temporel de ces activités varie également en fonction des secteurs, entraînant des dynamiques qui peuvent varier fortement d'une vallée à l'autre. Couplées à des conditions climatiques, topographiques et lithologiques également variées, le secteur étudié fournit un cadre biogéographique reflétant la complexité de la dynamique présentée dans le premier chapitre. Chacun des facteurs et contextes détaillés peuvent, en fonction de leurs effets couplés, agir par rétroaction positive (ex : déprise pastorale, création d'une aire protégée) ou négative (ex : maintien du pastoralisme, brûlages, barrière topographique) sur la progression de la forêt. Ce sont les effets de la combinaison locale des différents aspects du territoire détaillés ici qu'il s'agira de démêler dans les chapitres suivants.

Chapitre 4 - Approche multiscalaire de la dynamique spatio-temporelle de la limite supérieure de la forêt : choix méthodologiques

Introduction du chapitre 4

La mise en place et la dynamique de la limite supérieure de la forêt est un processus qui se situe sur le temps long et qui est fortement multifactoriel (voir **Chapitre 1**). Les facteurs ont une variation spatiotemporelle dont nous avons posé la diversité et la complexité pour la partie orientale des Pyrénées dans la revue bibliographique des **chapitres 2 et 3**). La mise en place de ce système complexe intègre de fait des interactions entre ces facteurs ressortant à plusieurs échelles : depuis l'échelle globale où le rôle des températures peut être posé, à l'échelle locale pour la mise en place d'un site naturel protégé par exemple. Ces interactions évoluent au cours du temps et concourent à façonner les paysages à un moment donné. Le résultat de cette évolution temporelle et de cette hétérogénéité spatiale, pour être saisie, doit être étudié en tenant compte de ces interactions entre échelles. Appliquées aux Pyrénées orientales, comme détaillées dans le chapitre précédent, les conditions environnementales d'une part, les interactions plurimillénaires entre les sociétés rurales et l'environnement d'autre part, varient d'un département à l'autre mais également d'une vallée, voire d'un versant, à l'autre.

L'approche générale de cette thèse est basée sur cet emboîtement d'échelles allant de l'échelle régionale – correspondant à l'ensemble de la partie orientale des Pyrénées françaises – à l'échelle locale et même microlocale où s'observe concrètement la dynamique forestière. Il s'agit ici d'analyser la façon dont différents facteurs interagissent à différentes échelles locales pour comprendre comment la

reconfiguration spatiale de la limite supérieure de la forêt est influencée. La prise en compte de ces échelles permet ainsi d'intégrer la complexité du phénomène et de révéler la variété des dynamiques locales.

La complexité identifiée dans l'état de l'art présentée dans les deux premiers chapitres justifie le d'un protocole de recherche pluriscale présenté ici. Dans ce chapitre 4, une présentation et la justification du cadre temporel exploré seront réalisées, ainsi qu'une présentation générale de la production des données qui constitueront l'apport original de la thèse. Il s'agit donc de présenter précisément l'organisation des travaux menés pendant ce travail de recherche et la méthodologie générale qui a été développée dans ce cadre.

Ce chapitre décrit l'organisation de la production des résultats qui seront présentés dans la deuxième partie de la thèse, puis discutés dans la troisième partie.. Ce chapitre a également pour vocation de rappeler et détailler chacun des trois objectifs énoncés dans l'introduction générale et rappelés ici :

1 - la **quantification de la dynamique spatio-temporelle** de l'objet étudié en termes d'altitude, de forme et de colonisation forestière. Ces indicateurs seront calculés à l'échelle de l'ensemble de la zone d'étude.

2 - l'**identification et la quantification des facteurs** impliqués dans sa dynamique et la construction d'une base de données

3 - l'appréhension des **liens complexes entre ces facteurs et la dynamique** de la forêt intégrant une **approche multiscale** (régionale et locale).

4.1 Choix du cadre temporel

La période retenue pour l'analyse de la dynamique de la limite supérieure de la forêt débute à la moitié du XX^e siècle (~1950) jusque récemment (~2015 et jusqu'à 2021 pour les observations de terrain), soit environ 70 ans. Ce choix a été motivé par plusieurs aspects :

- **(4.1.1)** l'inertie propre au processus de colonisation de la forêt liée à une diminution des capacités de production et de dissémination des graines à haute altitude **(4.1.1.1)** résultant en une colonisation plus lente de la forêt **(4.1.1.2)** ;
- **(4.1.2)** le contexte actuel du réchauffement climatique **(4.1.1.1)** et les trajectoires socio-économiques récentes de la zone inventoriée **(4.1.2.2)** ;
- la disponibilité des données.

4.1.1 L'inertie liée à la colonisation de la forêt

Le processus de recolonisation de la forêt après le maximum d'extension de l'action anthropique qui avait provoqué son reflux à la fin du XIX^e siècle nécessite par essence de placer l'observation sur une assez longue durée, comme cela a été démontré à partir de l'exemple du pin à crochets dans le chapitre 2 (voir 2.2.2.1) du fait du faible nombre de plantules dépassant le stade de germination. À ce faible nombre s'ajoutent les contraintes environnementales qui limitent la production et la dissémination des graines en altitude **(4.1.1.1)**. Ces contraintes environnementales sont donc responsables d'une lenteur dans la colonisation de l'arbre **(4.1.1.2)** même si celle-ci est favorisée par la hausse des températures (mais aussi possiblement freiné par la sécheresse).

4.1.1.1 La production et la dissémination des graines à haute altitude

Anadon-Rosell *et al.* (2020) indiquent deux étapes clés qui conditionnent la capacité de régénération de l'arbre : 1) la production de graines viables ; 2) la dispersion de ces graines. Les capacités de reproduction de l'arbre forment ainsi le premier facteur limitant majeur pour la vitesse de la dynamique lorsqu'on se situe à la marge de la niche écologique de l'arbre. En particulier, le pourcentage de graines pleines par cône diminue drastiquement avec la rigueur des conditions environnementales (Sirois 2000 ; Brown *et al.*, 2019). Aussi la survie des graines depuis leur production jusqu'à leur germination et la distance à partir desquelles les graines peuvent être disséminées sont-elles des facteurs qui peuvent influencer les capacités de colonisation de l'arbre en altitude (14 mètres d'après Lescourret et Génard, 1986b ; voir 2.2.2.1).

Concernant spécifiquement le pin à crochets (*Pinus uncinata*) qui forme l'espèce dominante des limites supérieures de la forêt située à l'étage subalpin, la production et la dissémination de graines est drastiquement diminuée par rapport à des arbres situés aux altitudes où la limite supérieure de la forêt a été surbaissée par l'action anthropique. Anadon-Rosell *et al.* (2020) rapporte ainsi une diminution de 65 % du nombre de graines depuis le milieu de la forêt dense vers la frange où l'arbre prend la forme de *krummholz*. En revanche, la proportion de graines pleines et leur viabilité ne sont pas réduites par l'altitude. En conséquence de cette faible production et de la dissémination réduite des graines, la progression de l'arbre est ralentie avec l'altitude (Anadon-Rosell *et al.*, 2020). Cette réduction du nombre de graines, couplée à la prédation exercée par les consommateurs décrits par

Lescourret et Génard (1986b), réduit les capacités de colonisation de l'arbre à l'altitude de la limite supérieure de la forêt.

4.1.1.2 Les capacités de colonisation de l'arbre à son altitude maximale

La croissance de l'arbre et sa colonisation du milieu sont des processus nécessitant un pas de temps large pour pouvoir être nettement observables dans le paysage. En particulier, à l'étage subalpin aux altitudes théoriques de la limite supérieure de la forêt, la croissance de l'arbre est, du fait de la rigueur des conditions environnementales (températures basses et réduction de la durée de la saison d'activité de la végétation), réduite, la température pendant la saison de croissance au niveau du sol étant, comme le rappellent De Andrés *et al.* (2015), le facteur limitant majeur de la croissance radiale des arbres au niveau des limites supérieures de la forêt subalpine. Si les anciennes surfaces pastorales peuvent être recolonisées sur un laps de temps assez court (en moins de 50 ans) du fait de la présence de conditions environnementales favorables à plus basse altitude, les conditions aux marges de la niche écologique de l'arbre sont moins favorables à une pousse rapide de l'arbre (voir 4.1.1.1 ; Ameztegui *et al.*, 2016 ; Anadon-Rosell *et al.*, 2020).

Toutefois, aux altitudes les plus élevées égalant ou approchant l'altitude théorique de la *treeline* climatique, la progression altitudinale est fonction de la hausse des températures actuelles. Ameztegui *et al.* (2016, p.1) notent, à ce titre, que les sites historiquement anthropisés sont ceux qui ont connu la progression altitudinale de la limite supérieure forestière la plus importante (environ 50 mètres) contrairement aux sites au sein desquels l'altitude de la limite supérieure forestière était proche de son altitude climatique (environ 20 mètres).

Il convient donc dans un premier temps, pour être en mesure de dissocier les effets des variations du climat de ceux des variations de l'action anthropique, d'intégrer un pas de temps de plusieurs dizaines d'années pour bien qualifier son évolution (Figure 58).

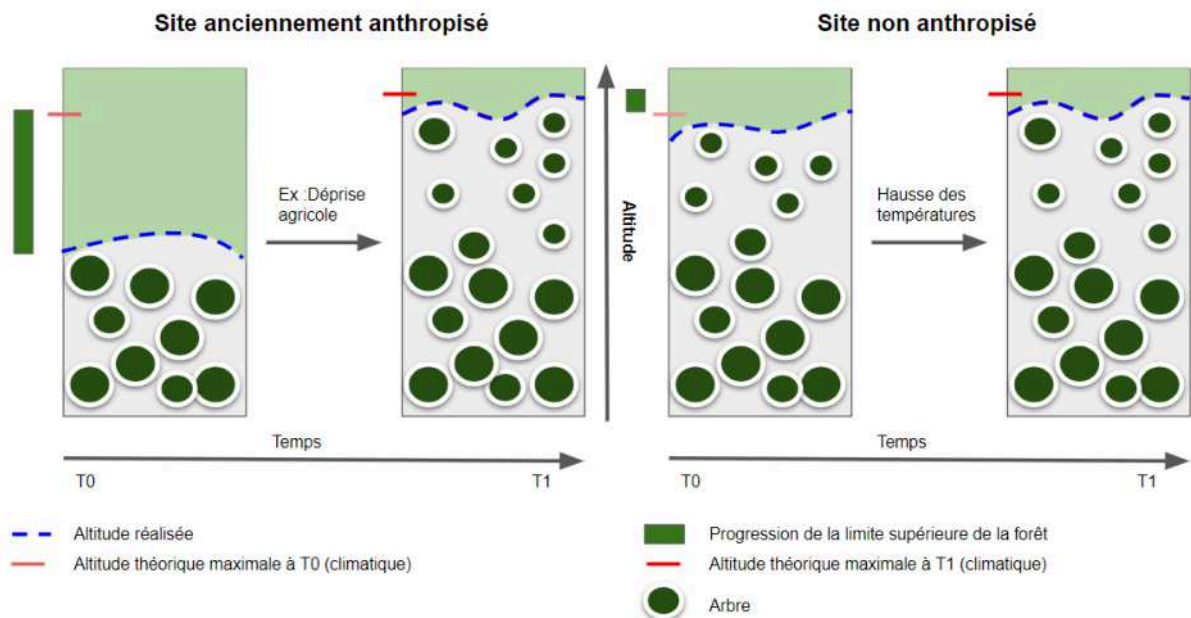


Figure 58 - Schéma de l'évolution de l'altitude de la limite supérieure de la forêt par rapport son altitude maximale théorique entre T0 et T1 dans un contexte de réchauffement climatique a) sur un site anciennement anthropisé ; b) non anthropisé.

4.1.2 Le contexte : le changement climatique contemporain et les trajectoires socio-économiques historiques

Les évolutions du climat (4.1.2.1) et de la pression anthropique depuis le Néolithique jusqu'à ce début du XXI^e siècle (4.1.2.2) permettent de définir la période récente comme particulièrement pertinente pour l'étude de l'évolution de la position de la limite supérieure de la forêt dans les Pyrénées orientales, les traces de l'action anthropique passée restant inscrites dans le palimpseste paysager.

4.1.2.1 Le changement climatique contemporain

La sensibilité de la limite supérieure de la forêt aux évolutions récentes du climat envisagée à une échelle globale et particulièrement des températures estivales est le premier argument justifiant la focalisation de ce travail de thèse sur la période récente. Les changements climatiques sont bien enregistrés et connus pour la période récente (depuis 1950). À l'échelle de l'ensemble des Pyrénées, l'observatoire pyrénéen des changements climatiques (<https://opcc-ctp.org/fr/geoportal>) a recensé une élévation des températures de 1,2°C pour 1950-2010. Cette hausse des températures entraîne une progression altitudinale de la position climatique potentielle de la limite supérieure de la forêt (Figure 59).

Ainsi, la position historique de la limite supérieure de la forêt au milieu du XX^e siècle devait-elle se situer à l'actuel emplacement de l'isotherme annuelle 7,6°C c'est-à-dire à l'altitude qu'avait en 1950 l'isotherme de 6,4°C fixée par Körner et Paulsen (2004 ; 2014) comme étant le seuil théorique de la limite supérieure forestière (voir chapitre 1, 1.1.2.1). La température diminuant en moyenne de 0,55°C tous les 100 mètres le long des versants (variable selon les saisons, l'exposition et le taux d'humidité de l'air), l'altitude actuelle de l'isotherme 6,4°C devrait se situer près de 220 mètres au-delà de son altitude en 1950. Un pas de temps d'environ 50 ans apparaît donc suffisant pour observer le déplacement de la forêt pour les limites situées à leur altitude climatique en 1950.

Sur cette plage temporelle et au sein de la zone étudiée, les températures ont été enregistrées par les agences météorologiques françaises, espagnoles et catalanes. Les données ont été interpolées à l'échelle de la zone d'étude par Serrano-Notivoli *et al.* (2017 et 2019).

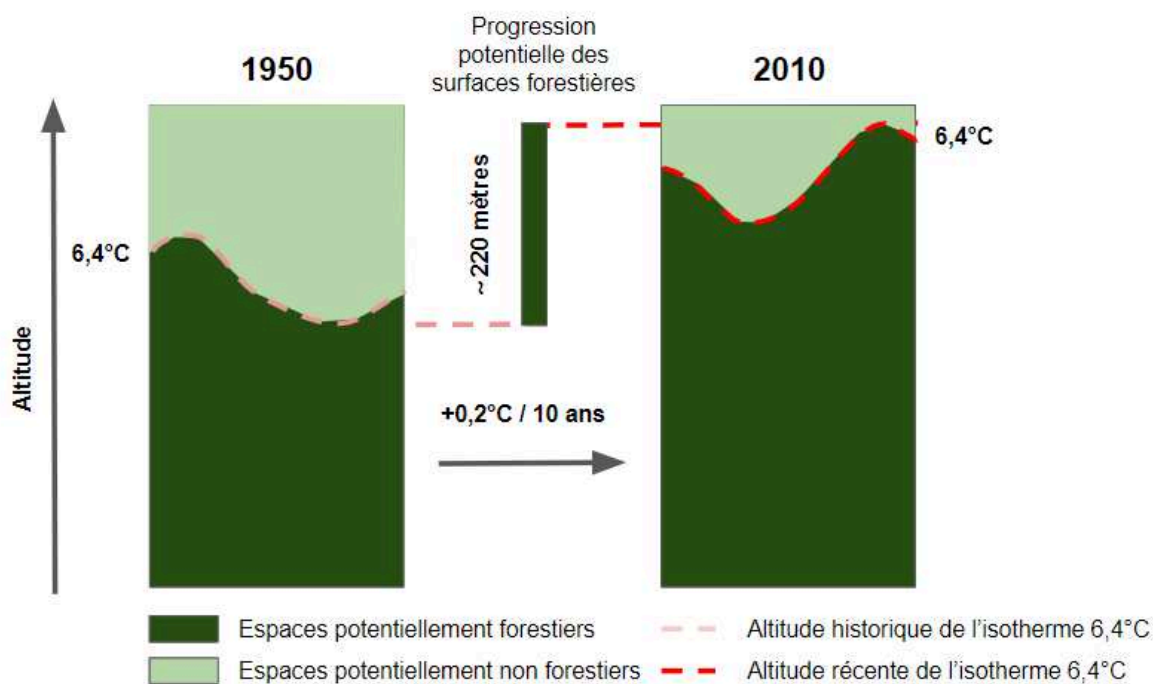


Figure 59 - Evolution théorique de l'altitude de l'isotherme 6,4°C entre 1950 et 2010 et des emprises potentielles des surfaces colonisables par la forêt (d'après OPCC, 2018 et Körner et Paulsen, 2004 et 2014).

4.1.2.2 Les trajectoires socio-économiques

Le cadre temporel délimité en fonction du contexte climatique précédemment évoqué coïncide avec le renforcement de l'exode rural observé au sein de la zone étudiée après la Deuxième Guerre mondiale. Il coïncide aussi avec la reforestation massive (qui a été ici relativement tardive) par le RTM, ainsi qu'avec la mise en place des premières stations de ski et des aires protégées (voir Chapitre 3). Cette mutation des systèmes socio-économiques montagnards a eu des effets notables sur la dynamique forestière et a entraîné en de nombreux lieux une reconquête des anciens espaces forestiers abandonnés par le pastoralisme, reconquête favorisée par le classement de ces zones dans des aires naturelles protégées. La variété des contextes anthropiques locaux dans la région étudiée fournit un éventail de

contextes dont il est intéressant de dissocier les effets (ex : site inclus dans une aire protégée, site où l'activité pastorale est maintenue, site de reboisement, etc.).

La période retenue offre donc un contexte propice pour la résolution de l'objectif central de cette thèse qui est de démêler les effets de la hausse des températures et de l'anthropisation dans la dynamique de la limite supérieure de la forêt. La prise en compte de ces activités humaines est indispensable à la compréhension des effets réels de la hausse des températures actuelles pour dissocier les accrus forestiers attribuables aux changements climatiques et ceux qui sont le fait des changements de l'action anthropique.

4.1.3 Les données mobilisables pour la connaissance de l'état de la forêt sur la plage temporelle

Le cadre temporel retenu et les justifications exposées dans les deux précédentes sous-sections sont confortés par la disponibilité des sources d'images, à la base de ce travail de recherche, mobilisables pour la détermination de la dynamique de la limite supérieure de la forêt. Pour cela, des photographies aériennes historiques et récentes fournies par l'IGN-f (<https://www.ign.fr/>) sont utilisées. Ces images permettent de détecter à distance la position et l'évolution de la limite supérieure de la forêt et forment la base des analyses menées pendant la thèse.

4.2 L'approche multiscalaire

Les hypothèses posées aux différentes échelles spatiales doivent permettre de résoudre la problématique générale de la thèse. De fait, ce travail de thèse est

articulé autour d'une démarche multiscale combinant les échelles régionales, différentes méso-échelles (massif, vallée, versant) et locales.

Si le climat et son évolution régissent la position de la limite supérieure de la forêt à une échelle globale et agissent directement sur la dynamique de la forêt, les facteurs aux échelles médianes et locales présentés dans le chapitre 1 agissent également : (i) directement sur la dynamique de la forêt et (ii) sur la relation entre le climat et la dynamique (Figure 16). Autrement dit, à des échelles fines, les effets du forçage climatique sont modulés (de manière synergique ou antagonique) par un ensemble de co-facteurs agissant à ces échelles inférieures. L'approche multiscale et les interactions inter-échelles permettent de discuter le rôle du climat à des échelles inférieures (Soranno *et al.*, 2014).

L'objectif est ici de mettre en évidence des tendances générales à l'échelle des deux départements sans omettre le rôle des particularités locales (effets de site). Ceci justifie pleinement le passage d'une échelle régionale vers des échelles plus fines. Cette approche multiscale nécessite l'emploi de méthodes et de techniques adaptées à l'échelle considérée. Dans cette section, une justification des sites inventoriés (**4.2.1**) sera apportée. Dans un deuxième temps, les objectifs et une synthèse des méthodes mises en place pour leur résolution seront détaillées (**4.2.2**).

4.2.1. Délimitation précise de l'objet étudié

La limite supérieure de la forêt concerne les portions de territoires montagneux d'altitude. Il convient donc de délimiter précisément les secteurs à étudier afin de se focaliser uniquement sur les zones d'intérêt. L'objet étudié correspond aux limites supérieures de la forêt. Ces limites, théoriquement situées à l'étage subalpin, sont localement abaissées en-deçà de cette position et se situent

régulièrement à l'étage montagnard. Par ailleurs, certains massifs sont trop bas en altitude pour permettre la formation d'une limite supérieure forestière climatique. Il est donc nécessaire de prendre en compte ces deux contraintes pour délimiter efficacement l'étendue spatiale potentielle du phénomène de déplacement de la limite supérieure de la forêt.

4.2.1.1 La nécessité d'inclure les limites forestières abaissées

Dans le chapitre 2, l'étude des trajectoires des communautés rurales montagnardes a permis de mettre en évidence leurs effets sur la dynamique de la forêt. Il est clair et indiscutable qu'une très large portion des limites supérieures est en grande partie anthropogénique, c'est-à-dire façonnée par les sociétés humaines. Le principal effet de ces activités anthropiques s'avère être l'alternance de phases d'abaissement et de recolonisation de la forêt, respectivement pendant les périodes de défrichement ou d'utilisation massive de la ressource forestière défrichement et les périodes de déclin des activités. Localement, les limites forestières peuvent se situer bien en-deçà de leur altitude limite maximale théorique en conséquence de ces déboisements massifs. La limite fixée à 1 500 mètres d'altitude doit permettre d'inclure l'essentiel de ces limites forestières basses de manière à pouvoir en déterminer l'évolution actuelle.

4.2.1.2 Des massifs suffisamment hauts pour intégrer l'étage subalpin

Les massifs montagneux présentés dans le chapitre 2 (section 2.1) recouvrent des altitudes maximales supérieures à 2 300 mètres, voire 2 500 mètres. À ces altitudes, la mise en place d'une *treeline*, au sens biogéographique du terme, c'est-à-dire atteignant sa limite supérieure théorique, est possible. En deçà, les

massifs ne comprenant pas une portion suffisante de l'étage subalpin ne sont pas inclus dans les zones étudiées dans cette thèse, car la forêt n'a pas la possibilité d'atteindre le seuil climatique altitudinal actuel (~2 200 - 2 500 mètres) de la *treeline*.

4.2.2 Organisation et méthodologie générale de la thèse

Dans cette sous-section, les trois objectifs de la thèse et la méthodologie générale suivie sont rappelés. Le travail de thèse réalisé s'articule autour d'une première phase de cartographie diachronique de la limite supérieure de la forêt par la télédétection, d'analyses spatiales pour la détermination de sa dynamique régionale et par la réalisation de relevés et de mesures sur le terrain pour la caractérisation des conditions locales. Il a été choisi de détailler précisément la méthode suivie pour atteindre chacun des objectifs dans la deuxième partie de la thèse. Les trois chapitres qui la composent seront structurés de la même manière. Dans chacun des chapitres sera d'abord présentée une revue de la littérature concernant l'objectif visé et les hypothèses posées pour chacun d'eux. Seront ensuite décrits les protocoles précis mis en place, les résultats, ainsi qu'une discussion et une conclusion. Chaque chapitre fera l'objet de la résolution d'un objectif (Figure 60). La dernière partie de la thèse comprend quant à elle une discussion générale des apports de cette thèse.

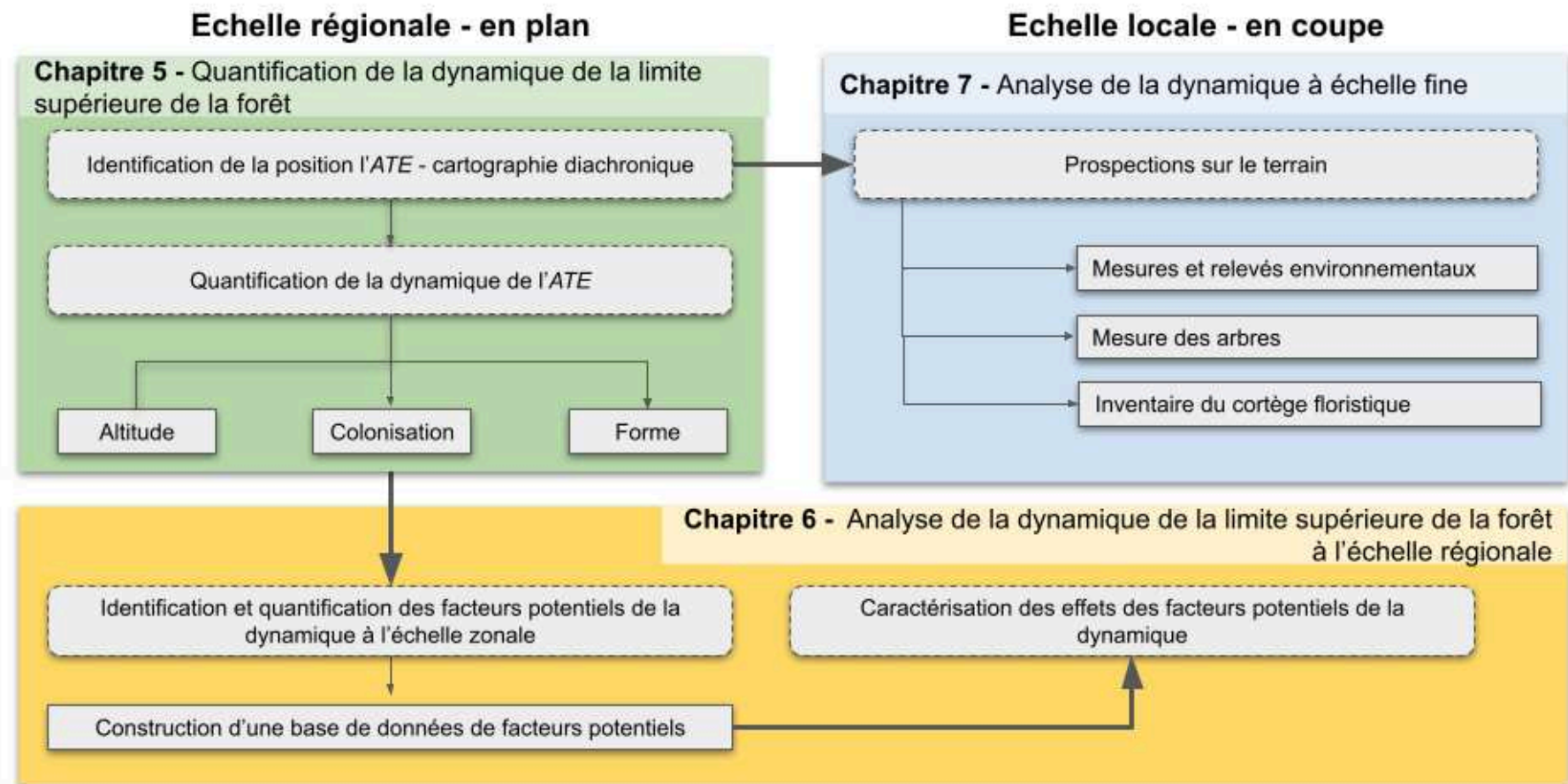


Figure 60 - Organisation schématique des résultats dans les trois chapitres de la partie 2 de la thèse.

4.2.2.1 Aux échelles régionale et intermédiaire

La mobilisation de l'échelle régionale doit permettre d'une part de distinguer les tendances générales de la dynamique, d'autre part de révéler des particularités à des échelles plus fines. L'échelle régionale a servi de support pour la sélection des sites inventoriés localement. Les méthodes et outils mobilisés à cette échelle sont ceux de l'écologie du paysage, de la télédétection et de la géomatique (systèmes d'information géographique (SIG)) et permettent une analyse en plan de la dynamique forestière.

Identification de la position et de la structure de la limite supérieure de la forêt : quantification de la dynamique

L'étape préliminaire à la compréhension de la dynamique de la limite supérieure de la forêt consiste en la quantification précise du phénomène. Pour cela, une cartographie diachronique de la limite supérieure de la forêt en ~1950 et en ~2015 est réalisée par télédétection à partir de photographies aériennes historiques et récentes fournies par l'IGN-f (<https://www.ign.fr/>). Cette méthode offre la possibilité de réaliser un suivi spatio-temporel de la dynamique forestière sur une échelle spatiale large. Il s'agit du premier sous-objectif de la thèse. À partir de cette cartographie, la dynamique a été mesurée par trois aspects principaux à l'échelle régionale (Figure 61) :

- i) l'évolution de l'altitude de la limite supérieure de la forêt ;
- ii) l'évolution de sa configuration spatiale (i.e. la forme) ;
- iii) l'évolution de la colonisation des surfaces forestières.

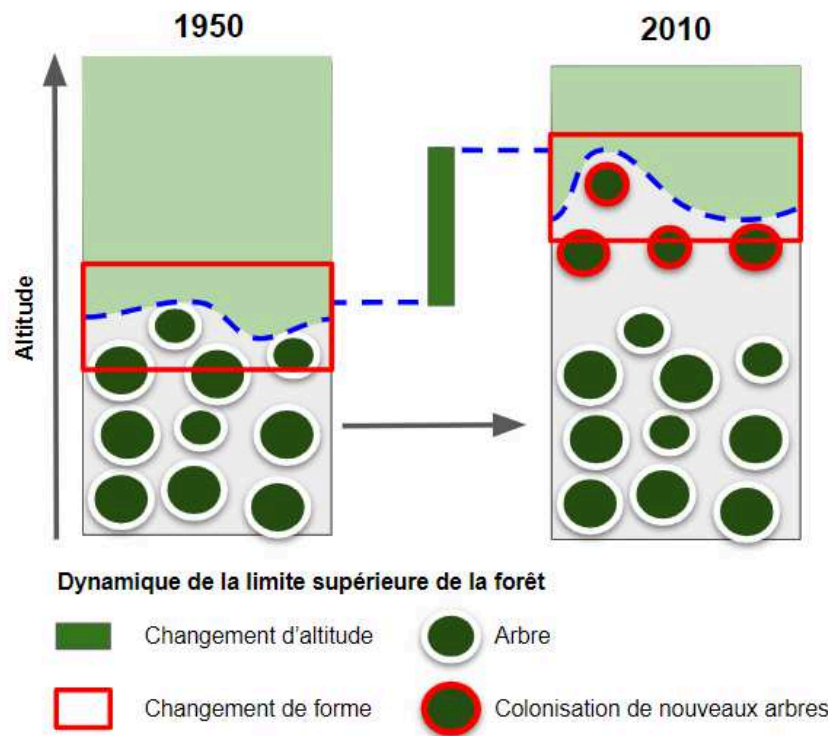


Figure 61 - Exemple de la dynamique de la limite supérieure de la forêt quantifiée dans le cadre de la thèse.

Cette première étape de quantification est l'objet du chapitre 5 de la thèse. Une méthodologie standardisée et reproductible a été développée pour chacun des trois aspects de la dynamique quantifiée.

- L'évolution de l'altitude

L'évolution de l'altitude est la variable la plus couramment utilisée pour quantifier la dynamique de la limite supérieure de la forêt (Harsch *et al.*, 2009). Ce phénomène peut être quantifié *via* des études de terrain (Aakala *et al.*, 2014 ; Bekker, 2005), de photographies répétées (Hagedorn *et al.*, 2014) ou d'utilisation d'images satellites et de photographies aériennes (Feuillet *et al.*, 2020). Au vu de l'étendue spatiale de du terrain inventorié, l'analyse du changement d'altitude par l'utilisation de photographies aériennes est le plus adapté.

- L'évolution de la configuration spatiale

L'analyse de la configuration spatiale est récemment prise en compte dans les analyses de la dynamique de la limite supérieure de la forêt. Les enjeux de la prise en compte de ce paramètre sont nombreux (voir chapitre 1 ; Bader *et al.*, 2021) et permettent notamment de révéler l'existence de processus sous-jacents. Dans le cadre de la thèse et pour l'échelle d'analyse régionale, cette approche combinera l'utilisation des photographies aériennes et des techniques de l'écologie du paysage par l'utilisation de métriques paysagères (McGarigal, 2006).

- L'évolution de la colonisation des surfaces forestières

Cette troisième approche vise à permettre de distinguer des portions de terrain en fonction de leur dynamique. Ceci inclut notamment le passage d'un état non colonisé par la forêt à un état colonisé et permet ainsi de déterminer la part précise de forêt nouvellement colonisée.

Identification, quantification et hiérarchisation des facteurs potentiels des effets de la dynamique à l'échelle zonale

Dans un deuxième temps, l'influence des facteurs potentiels de la dynamique et la hiérarchisation de leurs effets a été réalisée. Ces résultats font l'objet du chapitre 6. Une base de données spatialisées compilant l'ensemble des facteurs pouvant influencer sur la dynamique de la limite supérieure de la forêt a été construite. Il en résulte la construction d'un Système d'Information Géographique (SIG) contenant des informations dérivées de sources multiples et traitant du climat, de l'occupation humaine, de la géomorphologie et des changements climatiques. Ces facteurs ont

été mesurés (exemples : pente, distance à une cabane pastorale, à un sentier de randonnée, etc.) et leurs effets hiérarchisés. La différence entre contextes spatiaux a ainsi pu être mise en évidence et leurs effets sur la dynamique par rapport aux effets du climat évalués (effet synergique, antagoniste).

4.2.2.2 A l'échelle locale

Aux fines résolutions spatiales, un échantillon des sites au sein desquels la dynamique de la forêt a été quantifiée ont été inventoriés. Cette étape de la méthodologie est complémentaire au travail de géomatique présenté en 4.2.1.1. Étant donné la superficie de la zone inventoriée, une sélection de sites doit être opérée afin que cette investigation de terrain soit réalisable dans le cadre d'une thèse. Les sites seront échantillonnés en fonction des dynamiques quantifiées à l'échelle régionale afin de fournir un échantillonnage représentatif.

Dans ce cadre, deux campagnes de terrain ont été réalisées. Les objectifs de ces campagnes ont été d'identifier :

- i) La structure des peuplements forestiers et la régénération forestière passée et en cours. Il s'agit ici d'affiner les résultats obtenus par la géomatique à l'échelle du versant / du site. Le passage à cette échelle par la réalisation de relevés permet de passer à une vision en coupe de la limite supérieure de la forêt.
- ii) Des facteurs potentiellement impliqués dans sa dynamique et indiscernables par la géomatique (micro-topographie, sol, couvert végétal, flore).

L'objectif principal de ce travail de terrain est de permettre d'articuler les tendances générales observées régionalement et les particularités également révélées à cette échelle avec les conditions localement observées.

La structure des peuplements forestiers et la régénération forestière

A partir de ce travail de terrain, la structure des espaces forestiers est précisément identifiée. Il est alors possible, contrairement au travail mené *via* la géomatique, d'identifier la configuration précise des arbres (espacés, regroupés), leur taille et leur diamètre. Cette étape permet aussi d'identifier précisément les espèces arborées en présence. La régénération forestière, c'est-à-dire le renouvellement de la forêt, au niveau de la limite supérieure de la forêt, est également mesurée à partir de la comptabilisation des individus en fonction de leur âge.

Les facteurs indiscernables par la géomatique

D'autres paramètres tels que l'habitat de chacune des espèces du cortège floristique et les caractéristiques environnementales fines (pente, profondeur des sols notamment) sont difficilement cartographiables pour former une couche d'information géomatique. Ils peuvent pourtant localement faire varier les dynamiques forestières ou donner de nouvelles clés d'analyse des dynamiques locales. Le couvert végétal au sein et au-delà des peuplements forestiers identifiés par le biais de relevés botaniques, l'état des arbres, différents facteurs topographiques (pente, profondeur, microrelief) ou encore les relations intra et interspécifiques (situation d'abris, etc.) sont autant d'éléments non pris en compte par la géomatique, mais qu'il est important de considérer localement.

Conclusion du chapitre 4

Ce chapitre 4 a permis d'une part de justifier le choix de la période retenue pour traiter le sujet de thèse, d'autre part, de présenter l'organisation générale de la deuxième partie de la thèse. Au terme de ce chapitre, le cadre général de la thèse a été posé et ses contours délimités. Les dispositifs présentés pour suivre précisément les dynamiques de la limite supérieure de la forêt à chacune des échelles traitées seront présentés par la suite. Les trois chapitres de la deuxième partie présenteront effectivement les hypothèses, méthodes et résultats acquis au cours de la thèse. Ces derniers seront discutés respectivement dans chacun des chapitres et de manière globale dans la dernière partie de la thèse.

Conclusion de la première partie

Les trois chapitres de cette première partie ont permis de dresser un état des lieux complet du sujet traité dans le cadre de la thèse, de présenter spécifiquement le terrain et de présenter l'organisation générale de la suite du manuscrit. Au terme de cette première partie ressort le constat de la grande complexité de la dynamique de la limite supérieure de la forêt et des jeux d'échelles qu'il est nécessaire de mettre en place pour démêler les différentes interactions soulevées. La limite supérieure de la forêt apparaît, dans le terrain constituant les Pyrénées orientales, comme une limite largement modelée par ses relations avec les sociétés montagnardes. L'empreinte humaine largement mise en évidence dans le second chapitre constitue le principal forçage dont il faudra démêler, dans les parties suivantes, la part par rapport à celle des évolutions du climat et des conditions de site. Les chapitres suivants permettront de déterminer sous quels aspects les différentes portions du territoire présentent des tendances générales proches et de quelle manière ceux-ci s'individualisent localement.

Partie 2 : Quantification et analyse de la dynamique de la limite supérieure de la forêt

Introduction de la partie 2

La deuxième partie de cette thèse présente l'ensemble des données produites et des résultats des analyses réalisées au cours de ce travail de recherche. Cette partie divisée en trois chapitres vise à répondre aux trois objectifs particuliers de la thèse (*cf.* chapitre 4). Le premier est de parvenir à une quantification de la variabilité spatio-temporelle de la dynamique de la limite supérieure de la forêt ; il fait l'objet du premier chapitre de cette partie (**chapitre 5**). Le deuxième objectif est l'identification des facteurs de la dynamique et la quantification de la variabilité spatio-temporelle de leur rôle ; il fait l'objet du **chapitre 6**. Enfin, l'appréhension des liens complexes entre ces facteurs et la dynamique intégrant l'approche multiscalaire constitue le **chapitre 7**. Suivant le cadre méthodologique présenté dans le chapitre 4, la méthode et les techniques utilisées pour chacun des trois chapitres de cette deuxième partie seront décrites précisément. Les résultats seront présentés et discutés spécifiquement en regard de l'objectif traité dans chacun de ces chapitres.

Chapitre 5 - Quantification de la dynamique de la limite supérieure de la forêt à l'échelle régionale

Introduction du chapitre 5

*Ce chapitre reprend, adapte et développe la discussion des résultats de la publication : Birre D., Feuillet T., Lagalis R., Milian J., Alexandre F., Sheeren D., Bader M. Y. (2023). A new method for quantifying treeline-ecotone change based on multiple spatial pattern dimensions. *Landscape Ecology*, 38(3), 779-796.*

Comme détaillé dans le Chapitre 1 (**section 1.2**), la dynamique peut être révélée à travers différents indicateurs. Dans la plupart des études, la dynamique de l'ATE est caractérisée par son changement d'altitude (ou de latitude) dirigé par le changement du climat thermique (Ameztegui *et al.*, 2016 ; Bonanomi *et al.*, 2018 ; Elliott et Cowell, 2015). Cependant, l'altitude, la recolonisation de la forêt, mais également le changement de configuration spatiale du couvert arboré au niveau de la limite supérieure de la forêt varient dans l'espace et dans le temps, de façon parfois décorrélée au changement d'altitude théoriquement attendu en conséquence du changement climatique actuel (Feuillet *et al.*, 2020). Décrite dans le chapitre 1 (**section 1.2**), la typologie des formes observées révèle que celles-ci sont également en reconfiguration spatiale, ce qui apporte des informations complémentaires sur les facteurs potentiellement impliqués. Bader *et al.* (2021) ont proposé cette typologie de forme au niveau de la limite supérieure de la forêt (**voir 1.2.2.1**) distinguant des formes diffuses, discrètes et en îlots à l'échelle du versant, à partir d'une vision en plan. Ces formes peuvent, selon les auteurs, révéler des processus écologiques sous-jacents (par exemple mortalité, hétérogénéité environnementale, effets du vent

et de la neige et même dispersion des graines). Cette typologie sera donc réutilisée pour comprendre la dynamique de la limite supérieure de la forêt.

Si la configuration spatiale du couvert arboré peut changer, notamment en se densifiant ou en contraire en s'éclaircissant (voir Ameztegui *et al.*, 2021), il n'en résulte d'ailleurs cependant pas systématiquement un changement d'altitude (Tremli et Chuman, 2015 ; Feuillet *et al.*, 2020 ; Morley *et al.*, 2020).

L'hétérogénéité des réponses souligne bien que le climat n'est pas le seul déterminant de la position de l'ATE, notamment celles qui peuvent être observées à une échelle fine (voir Chapitre 1, **section 1.2**). Ces processus sous-jacents dépendants de l'échelle sont à l'origine de la variabilité de la localisation et de la dynamique de la limite supérieure forestière et peuvent en particulier être révélés par sa forme et l'évolution dans le temps de celle-ci .La connaissance de ces processus constitue ainsi un prérequis pour démêler le rôle des facteurs environnementaux et anthropiques à l'échelle globale et à l'échelle de la zone étudiée (voir chapitre 1, section 1.3). Cependant, si plusieurs méthodes ont été proposées pour quantifier le changement d'altitude et les changements de forme de la recolonisation forestière, la caractérisation de la forme et de son changement présente un défi majeur du fait de la multi-dimensionnalité et de la variabilité régionale des formes paysagères au niveau de la limite supérieure de la forêt.

Jusqu'à présent, aucun protocole standard pour quantifier le changement temporel de la limite supérieure de la forêt n'a été proposé. L'hétérogénéité des méthodes employées rend difficile la comparaison les résultats entre les études et peut expliquer certaines incohérences reportées à l'échelle mondiale. Les méthodes utilisées incluent, par exemple, les analyses de voisinage (Humphries *et al.*, 2008 ;

Camarero *et al.*, 2015 ; Beloiu et Beierkuhnlein, 2019), le calcul de la densité du couvert forestier (Sigdel *et al.*, 2020) ou l'utilisation de métriques paysagères (Malandra *et al.*, 2019 ; Ameztegui *et al.*, 2021) et l'interprétation visuelle (Treml et Veblen, 2017). Les paysages, et plus spécifiquement la forme de la limite supérieure de la forêt, peuvent être décrits par la configuration des îlots boisés qui seront appelés *patches* dans la suite du chapitre pour éviter les confusions avec la forme en îlot décrit par Bader *et al.* (2021). Ces paysages peuvent être caractérisés par des paramètres tels que la densité des *patches*, leur forme, leur complexité et leur degré de regroupement et de connectivité. Pour mettre en évidence ces changements de forme en termes de configuration des *patches*, celles-ci doivent d'abord être caractérisées d'une manière reproductible, intégrant tous ces aspects.

L'objectif de ce chapitre 5 est de répondre au premier objectif de la thèse : quantifier la dynamique de la limite supérieure de la forêt au sein de la zone d'étude entre 1950 et récemment. Trois types de quantification et leur protocole seront décrits respectivement pour les changements de : 1) altitude ; 2) colonisation de la forêt ; 3) configuration spatiale. Eu égard aux manques dans la littérature scientifique concernant la forme et son changement au niveau de la limite supérieure de la forêt, une attention particulière sera portée au changement de forme dont le protocole est de ce fait plus lourd. Cette modalité d'étude de la dynamique sera comparée au changement d'altitude et de colonisation de manière à explorer leurs relations. Des protocoles facilement répliquables pour étudier ces changements sont proposés. Ceux-ci sont fondés sur la télédétection, en accord avec la taille étendue du terrain étudié. La quantification du changement de forme emprunte des techniques de l'écologie du paysage et est fondée sur la quantification de caractéristiques paysagères (McGarigal *et al.*, 2009 ; Kupfer, 2012 ; Hesselbarth *et al.*, 2019). Ces

changements seront quantifiés à l'échelle du versant avec autant de sites répliqués pour les intégrer à l'échelle régionale en intégrant, pour la forme, les dimensions multiples qui lui sont associées.

5.1 Matériel et méthodes

Les processus écologiques régissant la forme de la limite supérieure de la forêt et leur hiérarchie peuvent évoluer au cours du temps. Ces changements se traduisent par des changements dans la configuration spatiale de cette limite ou le développement des formes existantes. Le protocole développé ici a pour objectif d'évaluer, de manière standardisée, les changements de forme de la limite supérieure de la forêt, le changement d'altitude et de colonisation forestière entre deux dates à partir de l'utilisation de photographies aériennes à plusieurs dates. Ce protocole est facilement reproductible ; le flux de travail est réalisé entièrement avec le logiciel R et à partir de *packages open source* (Hesselbarth *et al.*, 2019 ; R core Team, 2022). La figure 62 résume ce protocole.

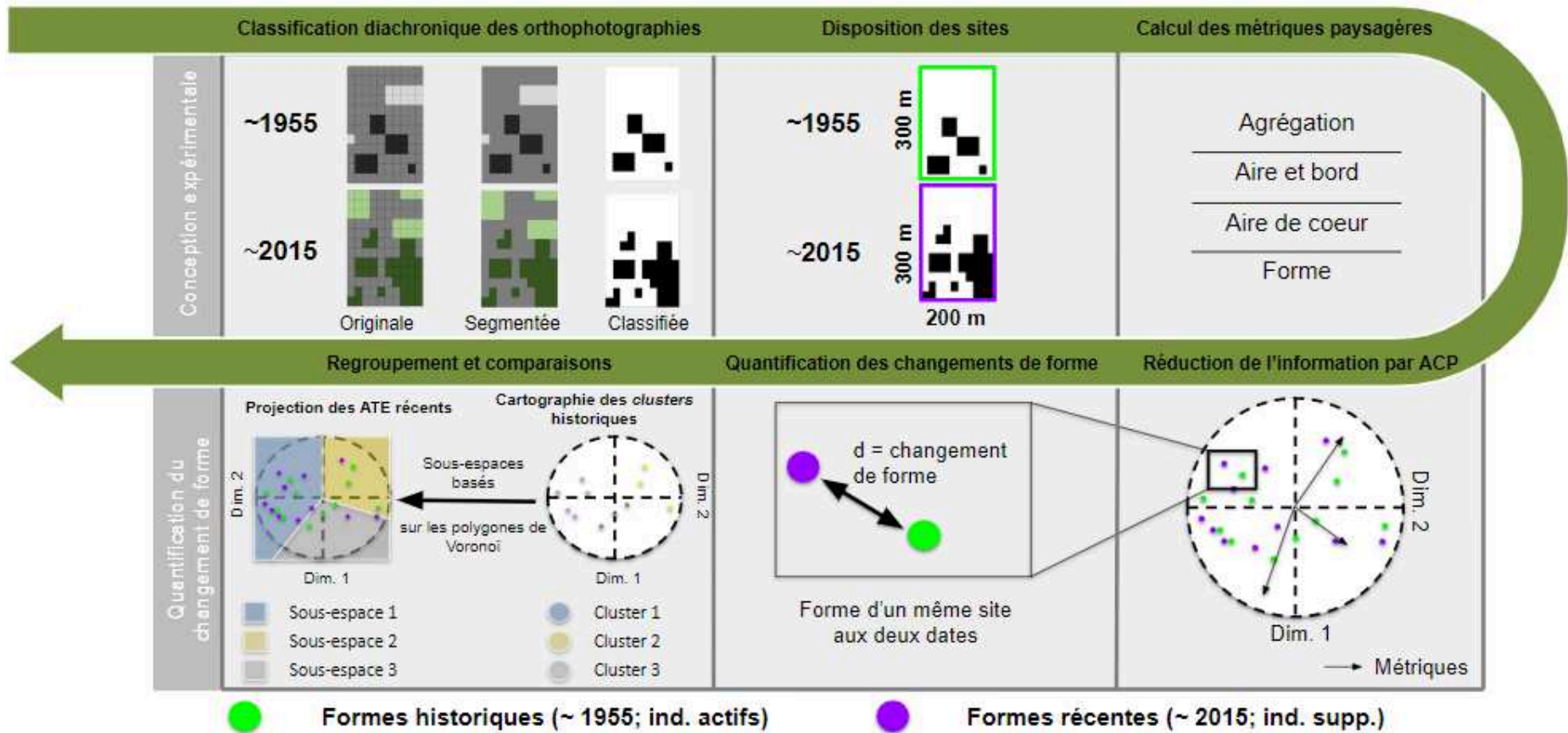


Figure 62 - Protocole proposé pour quantifier le changement de forme de la limite supérieure de la forêt. Les individus actifs (ind. actifs : points verts) correspondent aux formes comprises dans les parcelles centrées sur l'ATE de ~1955, utilisées pour construire l'ACP. Les individus supplémentaires (ind. supp.; points violets) correspondent aux formes dont les coordonnées sont prédites sur l'ACP construite à partir des individus actifs. Les individus supplémentaires n'interviennent pas dans l'ACP.

5.1.1 Dispositif méthodologique

5.1.1.1 Acquisition des photographies aériennes anciennes et récentes

La dynamique de la limite supérieure de la forêt a été déterminée à partir de l'utilisation de photographies aériennes de 1950 (1953 pour les Pyrénées-Orientales et 1956 pour l'Ariège) et de 2015 (2015 pour les Pyrénées-Orientales et 2016 pour l'Ariège). Ces images d'une résolution de 0,5 m fournies par l'Institut national de l'information géographique et forestière (IGN-f) anciennes et récentes sont respectivement panchromatiques en nuance de gris et colorées. Un prétraitement radiométrique et une orthorectification ont été réalisés par l'IGN-f. Le décalage entre ces deux images a été calculé à partir de la position de 144 éléments caractéristiques des paysages tels que des rochers sur les images de chacune des deux années. Le décalage moyen est de 2,3 m.

5.1.1.2 Classification des photographies aériennes

Pour chaque site, le jeu de données orthophotographiques correspondant à chacune des deux dates a d'abord été segmenté, c'est-à-dire qu'un rassemblement dans une même entité (le segment) des pixels adjacents de valeurs proches a été opéré (Figure 63b). Cette première étape a été réalisée à partir de l'algorithme de décalage moyen de segment sous ArcMap (v.10.5.1).

Une classification supervisée a ensuite été appliquée aux images segmentées (Figure 63c). Les images finales ont été classifiées de manière binaire en distinguant les zones forestières (1) des zones non forestières (0). Cette classification a été réalisée à partir de l'algorithme d'apprentissage automatique de

forêt aléatoire (*random forest algorithm*) en utilisant la boîte à outils Enmap-Box (Van der Linden *et al.*, 2015 ; EnMAP-Box Developers, 2019) fondée sur la librairie Python scikit-learn (Pedregosa *et al.*, 2011). L'algorithme de forêt aléatoire consiste en l'utilisation de plusieurs arbres de décision, chacun correspondant à une suite de règles. Ces derniers sont construits à partir de l'utilisation d'un sous-ensemble de l'échantillon d'apprentissage fourni. La valeur finale de chaque segment correspond à la valeur majoritairement attribuée par l'ensemble des arbres de décision (Breiman, 2001).

Les classifications obtenues ont été corrigées à partir d'observations visuelles. Les classifications finales ont été filtrées de manière à ne conserver que les îlots forestiers d'une surface minimale de 100 pixels (25 m²). Ce seuil a été déterminé visuellement de manière à exclure les petits arbres dispersés et ainsi à focaliser sur la partie basse de la limite supérieure de la forêt. L'exclusion de ces petits regroupements d'arbres a des implications importantes pour l'interprétation, comme discuté dans la section discussion. Ce seuil permet aussi d'exclure les artefacts tels que d'éventuels rochers classifiés par erreur en forêt sur les images panchromatiques.

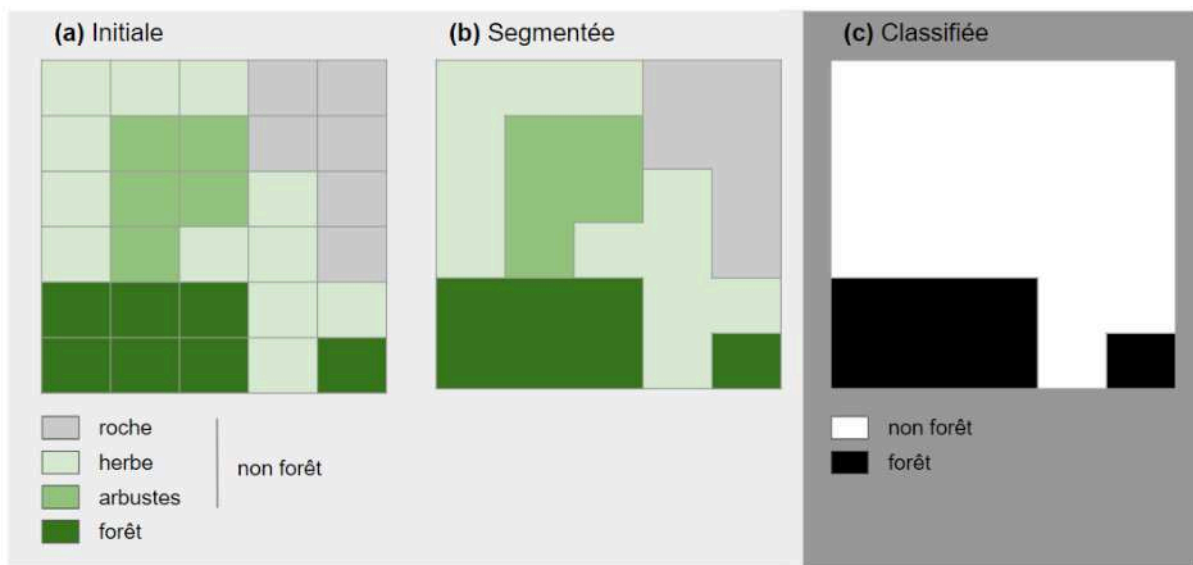


Figure 63 - Processus de classification des orthophotographies.

A partir de matrices de confusion, la précision de chacune des classifications a été évaluée (Tableau 8) en utilisant un échantillon de 500 points aléatoirement répartis au sein de chacune des images des deux années. Pour cela, la précision de l'utilisateur, la précision du producteur et le coefficient de Kappa ont été calculés. La précision de l'utilisateur correspond à la proportion de points correctement classés par rapport au nombre total de points classés. La précision du producteur correspond quant à elle au nombre de points correctement classés par rapport au nombre de points de référence pour la classe. Le coefficient de kappa évalue la précision globale de la classification en la comparant à des valeurs aléatoires.

Tableau 8 - Evaluation de la précision de chacune des classifications (n = 500).

Année	Département	Précision producteur		Précision utilisateur		Kappa
		1	0	1	0	
~1955	Ariège	0,88	0,97	0,92	0,96	0,87
	Pyrénées-Orientales	0,72	0,99	0,86	0,97	0,76
~2015	Ariège	0,85	0,93	0,91	0,88	0,79
	Pyrénées-Orientales	0,83	0,98	0,94	0,93	0,83

Les précisions du producteur, d'utilisateur et le coefficient de Kappa varient de 0 à 1. Une valeur de 1 pour ces précisions correspond à une précision parfaite et à un accord global total pour le coefficient de Kappa.

5.1.1.3 Disposition des sites

Trois jeux de parcelles rectangulaires placés manuellement parallèlement à la pente principale ont été disposés le long de l'ATE (Figure 64). Chaque parcelle est espacée d'environ 500 mètres de ses voisines. Un premier jeu de parcelles de 600 mètres de long et 200 mètres de large englobe à la fois l'ATE de ~1955 et celui de ~2015. Deux autres jeux de parcelles inspirés de Dearborn et Danby (2020) alignés avec les précédentes sont respectivement centré sur l'ATE de ~1955 et de ~2015. Ces deux derniers jeux de parcelles contiennent approximativement 50 % de zones forestières et 50 % de pelouse et mesurent 300 mètres de long sur 200 mètres de large. Au total, 648 parcelles par jeu délimitent la zone d'étude.

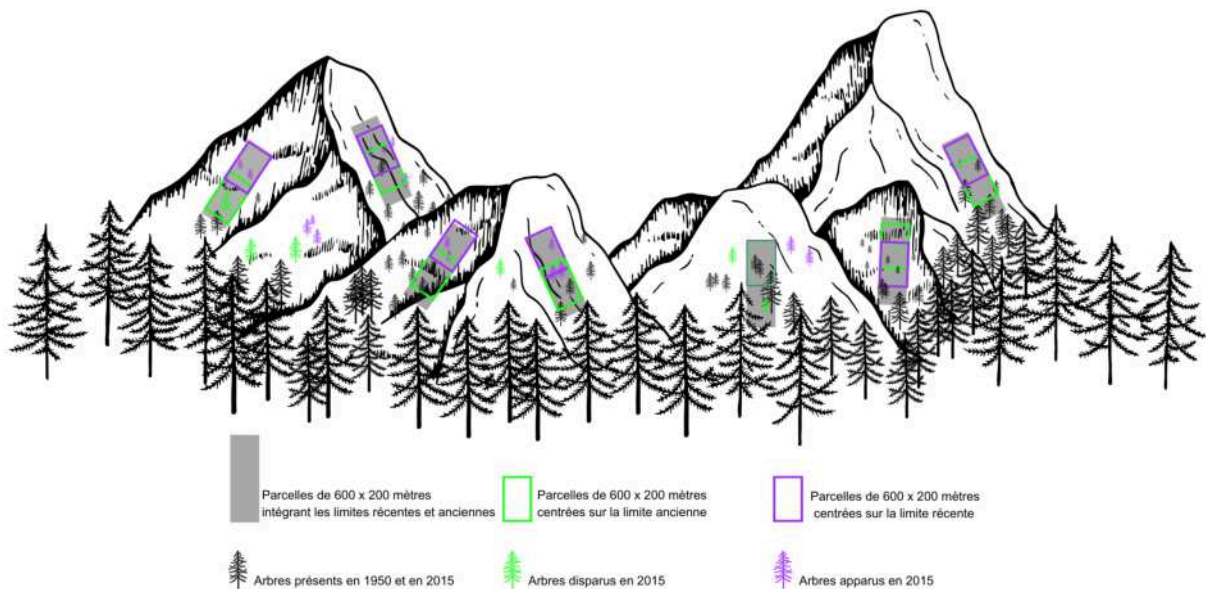


Figure 64 - Jeux de parcelles le long de la limite supérieure de la forêt. Les parcelles grises intègrent les deux limites forestières (récentes et anciennes). Les parcelles violettes sont centrées sur les limites récentes. Les parcelles vertes sont centrées sur les limites anciennes.

5.1.2 Quantification de la dynamique de l'ATE

5.1.2.1 Quantification du changement de forme

Le changement de configuration spatiale (la forme) de l'ATE est quantifié à partir des classifications supervisées comprises au sein des deux jeux de parcelles de 300 mètres de long sur 200 mètres de large, respectivement centrées sur les ATE de ~1955 et de ~2015. Les étapes réalisées pour la quantification du changement de forme sont présentées dans la figure 62 et décrites ci-après, et reposent sur des méthodes issues de l'écologie du paysage.

Caractérisation des formes de l'ATE à partir des métriques de paysage

La forme de l'ATE a été caractérisée à l'échelle de chaque parcelle de 300 mètres sur 200 mètres pour chacune des deux années à partir du calcul de métriques du paysage au niveau de la classe (forêt / non forêt). Ces métriques ont été calculées en utilisant le package « *landscapemetrics* » (Hesselbarth *et al.*, 2019) dans le logiciel R (version 4.0.5 : R Core Team, 2022). 19 métriques au total, réparties dans quatre catégories (Tableau 9), ont été calculées pour décrire les formes. Ces quatre catégories de métriques caractérisent les surfaces au niveau de : 1) l'agrégation ; 2) la surface et le bord ; 3) l'aire de cœur et 4) la forme (Figure 65).

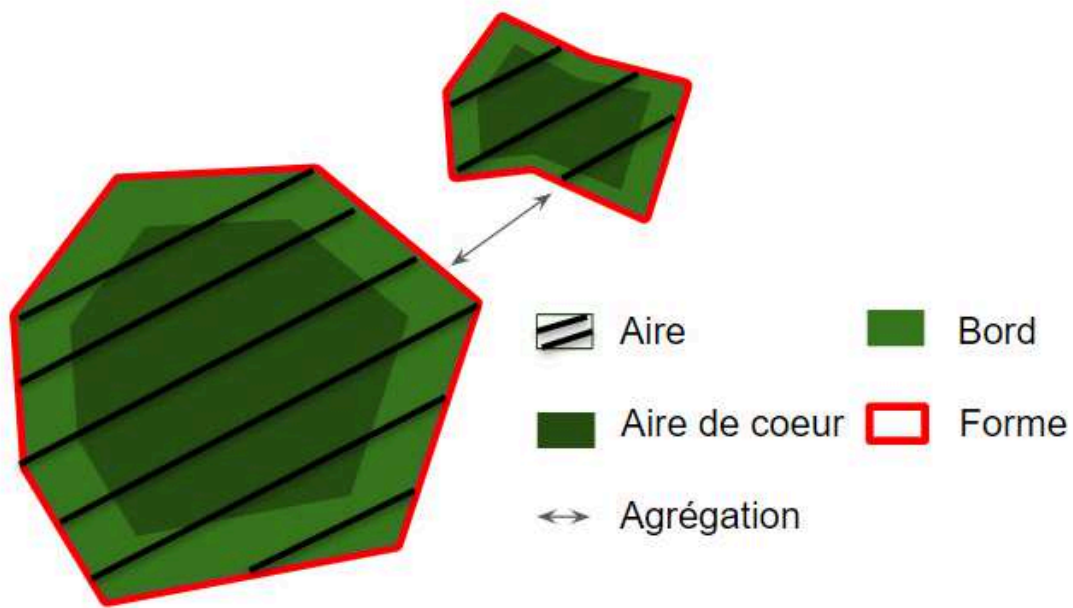


Figure 65 - Les quatre catégories de métriques du paysage.

La moyenne de l'ensemble des métriques pour chaque parcelle et la variabilité des mesures au sein des parcelles ont été calculées au niveau du patch. La variabilité permet de quantifier l'hétérogénéité de chaque métrique au sein de chacune des parcelles. Au total, 33 (19+14) métriques ont été calculées à partir des paysages potentiellement forestiers de ~1955 et de ~2015.

Tableau 9 - Description des métriques de paysage calculées au sein de chaque parcelle.

Nom	Abréviation	Description	Valeurs	Unités	Catégorie	Statistiques calculées
Indice d'agrégation	ai	Pourcentage de voisins de la même classe. 100 : Pixels voisins de la même classe. Agrégé au maximum..	[0;100]	%	agrégation	total
Indice de regroupement	clumpy	Déviations à partir d'une distribution aléatoire de pixels de la même classe. -1 : Pixels de la même classe. Désagrégé.. 0 : Pixels de la même classe répartis aléatoirement. 1 : Pixels de la même classe agrégés..	-1]	%	agrégation	total

Indice de cohésion des <i>patches</i>	cohesion	Longueur moyenne des chemins le long de voisins de la même classe. 0: Les pixels de la même classe sont désagrégés et subdivisés.	0 - 100]	/	agrégation	cv, mn, sd
Indice de division	sion	Probabilité que de pixels sélectionnés aléatoirement ne soient pas de la même classe. 0: Un seul grand îlot 1: îlot d'un seul pixel.	0 - 1]		Proportion agrégation	total
Indice normalisé de la forme des paysages	nsi	Longueur totale du bord des îlots de la même classe redimensionné au minimum et maximum Total patch-edge length of same-class pixels rescaled to the minimum and maximum same-class patch length possible. 0 : landscape is constituted by a single square patch 1 : landscape is maximally disaggregated	0 - 1]	/	agrégation	total
Densité de <i>patches</i>	pd	Nombre de <i>patches</i> par surface	0	: # <i>patches</i> / 100 ha	agrégation	total
Indice de division	split	Nombre de <i>patches</i> obtenus en divisant les <i>patches</i> de la même classe en <i>patches</i> de la même taille. 1: Un <i>patch</i> Augmente avec la réduction de la superficie des <i>patches</i> de même classe et la division du paysage.	1; nombre de pixels total du paysage]	/	agrégation	total
Surface des <i>patches</i>	area	Moyenne de la surface des <i>patches</i> d'une même classe	0	: ha	surface et bord	cv, mn, sd
Surface totale de classe	ca	Somme des surfaces de tous les <i>patches</i> d'une même classe.	0	: ha	surface et bord	total
Densité de bord	ed	Somme de toutes les longueurs de bord (en mètre) de la même classe parmi la surface totale de la classe en hectares.	0	: m / ha	surface et bord	total
Rayon de giration	gyrate	Distance moyenne entre chaque pixel et le centroïde de son <i>patch</i> .	0	: m	surface et bord	cv, mn, sd
Indice de plus grand <i>patch</i>	lpi	Pourcentage de paysage inclus dans le plus grand <i>patch</i> .	0-100]	%	surface et bord	total
Pourcentage de paysage	pland	Addition de toutes les superficies des <i>patches</i> sur la superficie totale du paysage convertie en pourcentage.	0; 100]	%	surface et bord	total
Longueur de bord totale	te	Edge length of all patches of the same class.	0	: m	surface et bord	total
Indice d'aire de coeur	cai	Pourcentage de chaque <i>patch</i> dans la zone centrale, c'est-à-dire les pixels qui n'ont que des voisins de la même classe.	0 - 100]	%	aire de coeur	cv, mn, sd
Aire de coeur	core	Surface centrale de chaque <i>patch</i>	0	: ha	core area	cv, mn, sd
Indice d'aire de coeur totale	tca	Surface de coeur totale au sein du paysage.		: ha	aire de coeur	total

Indice de contiguïté	contig	Somme des valeurs de contiguïté pour toutes les matrices 3x3 pixels d'une même classe. Le pixel central a une valeur 1. Les pixels contigus horizontaux et verticaux comptent pour 2. Les pixels contigus en diagonale comptent pour 1.	[0;1]	/	forme	cv, mn, sd (for forest and for non-forest)
Indice forme	de shape	Complexité de la forme du <i>patch</i> par rapport à celle d'un carré	≥ 1	/	forme	cv, mn, sd

Réduction de l'information par Analyses en composantes principales (ACP)

L'information obtenue par les métriques paysagères pour les individus actifs correspondant à ~1955 a été réduite par des Analyses en composantes principales (ACP). Les analyses ont été menées et visualisées en utilisant le *package* «FactoMineR » (Le *et al.*, 2008) et « Factoextra » (Kassambara et Mundt, 2020) du logiciel R . Les valeurs obtenues pour les individus supplémentaires de ~2015 ont été projetés dans le plan de l'ACP sans contribuer à sa formation, de manière à ce que les coordonnées de ces individus soient prédites sur la base de l'ACP précédemment construite. L'information initiale comprenant 33 variables est par cette méthode réduite et intégrée aux composantes principales (CPs). Le nombre de dimensions de l'ACP conservé pour les analyses suivantes a été déterminé en fonction de trois contraintes principales : 1) les valeurs propres (*eigenvalues*) ; 2) la variance expliquée ; 3) l'interprétabilité de l'analyse multifactorielle.

Regroupement et évaluation qualitative du changement de forme

A partir de l'ACP, une Classification Hiérarchique sur Composantes Principales (HCPC) des formes de paysages des ATE de ~1955 a été réalisée en utilisant le *package* FactoMineR du logiciel R (Le *et al.*, 2008). L'utilisation des deux premières composantes principales fournit une distinction nette des groupes et

facilite la visualisation et la comparaison entre les années. Le nombre de groupes a été déterminé à partir du nœud de l'arbre de partition qui maximise la perte relative d'inertie intra-groupe. Le plan factoriel a ensuite été divisé en sous-espaces correspondant à la cartographie des groupes basée sur le pavage (découpage) de Voronoï. Chaque pavage comprend les individus de chacun des groupes issus de la division effectuée à partir des deux premières composantes principales. Les valeurs des individus récents (~2015) ont été projetées au sein de ces sous-espaces afin de mesurer leur décalage avec la forme de ~1955. La statistique du « v.test » (Escofier et Pagès, 2008 ; Feuillet *et al.*, 2012) a été utilisée pour décrire les valeurs des métriques qui diffèrent significativement entre les groupes et qui les définissent donc. Les groupes résultant de cette partition ont été ensuite décrits au regard de la typologie définie par Bader *et al.* (2021) à partir de l'individu le plus proche du centroïde de chaque groupe. Le changement de forme entre les deux années a été intégré en tant que mesure qualitative du changement de forme.

Evaluation quantitative du changement de forme

Les changements de configuration spatiale entre les deux dates ont été quantifiés par une ACP spatio-temporelle (Cossart *et al.*, 2020). Les métriques calculées au niveau du *patch* pour les formes récentes ont été projetées dans le plan factoriel défini par les métriques correspondant aux formes historiques. Les coordonnées des axes 1 et 2 ont été extraites pour chaque site pour les formes récentes et historiques. La distance entre ces paires de formes a été calculée à partir de ces coordonnées. Cette distance définit finalement le degré de changement de configuration spatiale de la limite supérieure de la forêt au sein de chaque site : plus la distance calculée est élevée, plus la forme de la limite supérieure de la forêt a changé., Le changement directionnel de forme correspondant au changement

absolu sur le premier axe de l'ACP le long duquel les trois formes de paysages sont le plus discriminées a également été calculé. Ici, une distance positive indique une évolution vers un paysage plus diffus. À l'inverse, une distance négative indique un changement vers une limite supérieure forestière discrète.

5.1.2.2 Quantification du changement d'altitude et de colonisation forestière

- Le changement d'altitude

Le changement d'altitude de la limite supérieure de la forêt entre 1950 et 2015 a été déterminé en utilisant un modèle numérique de terrain fourni par l'Institut National de l'Information Géographique et Forestière (IGN-f, résolution = 1 m). Pour chacune des limites forestières identifiées à partir des classifications précédemment décrites, la différence d'altitude moyenne des cinq pixels les plus élevés en altitude pour chacune des deux dates a été calculée. Cette variable est étudiée selon deux modalités : en continu et catégorielle. Cette deuxième modalité comprend quatre catégories : régression, stagnation, progression et forte progression. Un seuil de -20 et un de +20 mètres ont été définis pour la catégorie stagnation afin de ne prendre en compte que les déplacements significatifs supérieurs à -20 mètres (régression) et au-delà de +20 mètres (progression). Le seuil de progression a été déterminé par rapport aux valeurs rapportées dans de précédentes études (Ameztegui *et al.*, 2016 ; Feuillet *et al.*, 2020) qui rapportaient des progressions altitudinales d'environ 40 mètres. Ceci permet de distinguer les seuils de discrétisation de chacune des catégories (Tableau 10).

Tableau 10 - Seuils de discrétisation de la variable de changement d'altitude (en mètres).

	Régression	Stagnation	Légère progression	Forte progression
Seuils (en mètre)	<-20] -20; 20]]20; 100[>100

- Le changement des pixels correspondant à la colonisation forestière

Le processus de colonisation forestière a été quantifié comme l'augmentation ou la diminution du nombre de pixels forestiers entre les classifications récentes et historiques en suivant le protocole décrit dans Gehrig-Fasel *et al.* (2007). Cette quantification a été réalisée dans les parcelles de 600 mètres sur 200 mètres à partir des rasters classifiés des deux périodes. Il résulte de ce processus, la création d'un nouveau raster comportant quatre catégories décrivant l'état de chaque pixel composant les images : i) maintien en surface non forestière (valeur de pixel = 0) ; ii) processus de décolonisation (valeur de pixel = 1) ; iii) processus de colonisation (valeur de pixel = 10) ; iv) maintien de la forêt (valeur de pixel = 11 ; Tableau 11).

Tableau 11 - Calcule de la colonisation de la forêt

Classification passée		Classification récente		Raster final (historique + récente)	
Etat	Valeur	Etat	Valeur	Etat	Valeur
Forêt absente	0	Forêt absente	0	Maintien du sol nu	0
Forêt	1	Forêt absente	0	Décolonisation	1
Forêt absente	0	Forêt	10	Colonisation	10
Forêt	1	Forêt	10	Maintien en forêt	11

5.1.3 Analyse de la relation entre les dynamiques quantifiées

5.1.3.1 La relation entre les trois variables

La relation entre les trois types d'indicateurs de la dynamique a été analysée en réalisant des analyses de la variance (ANOVA) et des tests de khi². L'ANOVA a été réalisée pour tester la relation entre les variables quantitatives (colonisation) et les deux variables catégorielles (changement de forme et d'altitude). Le second a été réalisé pour tester la relation entre les deux variables catégorielles.

5.1.3.2 La relation entre le changement de forme et d'altitude

La relation entre le changement de forme et le changement d'altitude a été affinée en réalisant des analyses descriptives bivariées. Des corrélations (coefficient de corrélation de rang de Kendall) ont été estimées pour évaluer l'association entre la quantification du changement de forme (distance dans le plan factoriel) et le changement d'altitude de la limite supérieure de la forêt. Enfin, une régression locale LOESS a été estimée pour tester la capacité de prédire quantitativement le changement de forme à partir du changement d'altitude.

5.2 Résultats

5.2.1 Statistiques descriptives

Les deux jeux de 648 parcelles dans lesquelles ont été quantifiés les changements de forme historique et récent sont respectivement situées en moyenne à 1 850 et 1 885 mètres d'altitude soit en deçà de la limite théorique climatique. Le changement d'altitude moyen à l'échelle de l'ensemble des sites est de +39,4 mètres d'altitude avec une variabilité extrême allant de -212,0 mètres à +307,8 mètres. Le

taux de colonisation moyen à l'échelle de l'ensemble des sites est de 0,19 (19 %), variant de 0,01 à 0,62.

5.2.2 Résultats pour le changement de forme

5.2.2.1 Réduction de l'information par ACP

Les quatre premières dimensions de l'ACP ont des valeurs propres respectives de 14,2 ; 6,0 ; 3,2 et 2,0. Le premier et second axes concentrent 65,2 % de la variance totale avec respectivement 45,8 % et 19,4 % (Figure 66), tandis que le troisième et le quatrième comptent respectivement 10,4 % et 6,6 % de la variance totale. Du fait de la forte réduction de l'information entre les deux premières et les deux dernières dimensions, seules les deux premières sont conservées ci-après.

Le premier axe de l'ACP est associé à 13 métriques d'aire et de bord, de forme, d'aire de cœur et d'agrégation, qui contribuent pour plus de 70 % de sa construction. Parmi ces métriques, 11 lui sont fortement corrélées positivement ($r > 0,75$; $p < 0,05$) et deux lui sont négativement corrélées ($r < -0,75$; $p < 0,05$; Annexe 1). Ainsi une augmentation sur cette première dimension est-elle associée avec une augmentation de l'aire de coeur totale (« tca »), d'aire de coeur (« ca »), de pourcentage de paysage (« pland »), de grandeur de *patch* (« lpi »), de variabilité du rayon de giration (« gyrate_sd » et « gyrate_cv »), de coeur (« core_sd »), de surface totale (« area_sd »), d'agrégation, de cohésion et de regroupement (« clumpy »), une diminution de l'indice de division (« division ») et de l'indice normalisée de forme du paysage (« nlsi »). Cette première dimension décrit le niveau d'agrégation et la taille des *patches* qui forment les paysages au niveau de la limite supérieure de la forêt. Des valeurs positives sur cet axe correspondent à des

limites supérieures forestières avec de larges *patches* agrégés tandis que des valeurs négatives indiquent un grand nombre de petits *patches* désagrégés.

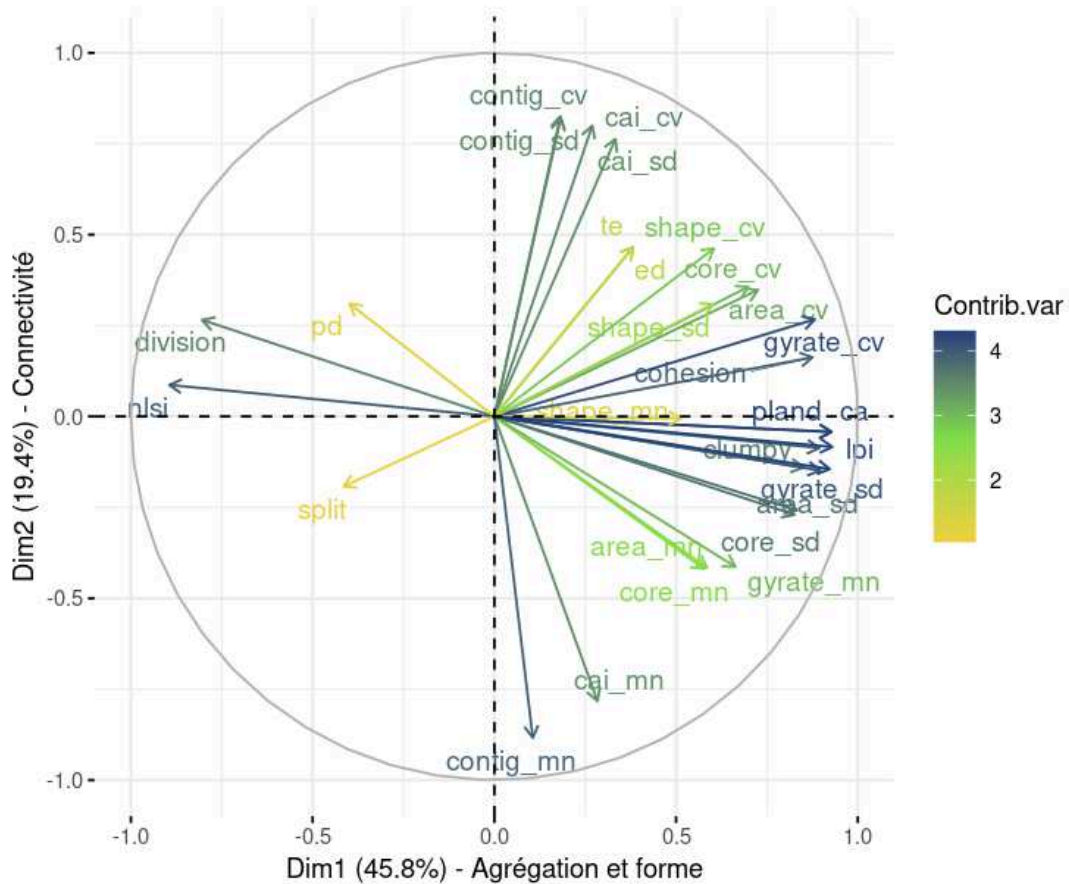


Figure 66 - Corrélation des métriques de paysage décrivant l'ensemble des sites explorés dans la partie orientale des Pyrénées. Les deux premiers axes de l'ACP représentés sont basés sur les formes de la limite supérieure de la forêt historique (~1955). La longueur et la couleur des flèches indiquent leur contribution en pourcentage à la construction des deux dimensions principales (voir échelle de couleur). Voir tableau 9 pour les abréviations.

Pour le deuxième axe, les six métriques les plus corrélées ($r > 0,75$; $p < 0,05$; Annexe 1) contribuent pour plus de 65 % de sa formation. Une augmentation sur cet axe est associée avec une augmentation des valeurs de variabilité de la contiguïté et des indices d'aire de coeur (« contig_cv » ; « contig_sd » ; « cai_cv » ; « cai_sd ») et une diminution des valeurs moyennes des indices « contig_mn » et « cai_mn ». Cette dimension rend donc compte du niveau

de connectivité au sein de la limite supérieure de la forêt. Les valeurs positives dans cette dimension sont associées aux écotones formés par des petits *patches* moyennement ou faiblement connectés de manière hétérogène. Les valeurs négatives renvoient à de grands *patches* bien connectés.

5.2.2.2 Groupe de paysages historiques de la limite supérieure forestière

Trois groupes ont été distingués *via* l'HCPC. Ces derniers se distinguent le plus fortement sur le premier axe de l'ACP. Le premier groupe est localisé à gauche (valeurs basses sur le premier axe), le second au milieu vers le haut (valeurs élevées sur le second axe) et le troisième en bas à droite (valeurs élevées sur le premier axe et basses sur le second ; Figure 66 ; Annexe 2).

5.2.2.3 Caractérisation des groupes

La majorité des métriques de paysages varient entre les trois groupes (Figure 68). Les trois groupes historiques (~1955) permettent de distinguer trois types de limite supérieure forestière au sein des parcelles : diffuse, en îlots ou discrète (Figure 67). Ces trois types sont caractérisés par une augmentation de l'agrégation et de la taille des *patches* et une diminution de leur nombre depuis les formes diffuses vers les formes en îlots et les formes discrètes. La transition entre la forêt en-deçà et les espaces non forestiers au-delà de la limite forestière sont fortement distincts entre les groupes 1 (diffus) et 3 (discret) comme cela apparaît sur la figure 67. Ces appellations (diffus, en îlots et discrets) sont basées sur la terminologie suggérée par Bader *et al.* (2021), même si nous entendons le terme de « diffus » plus largement en y incluant les formes avec des petits *patches* plutôt que celles qui ne correspondent qu'à des arbres uniques.

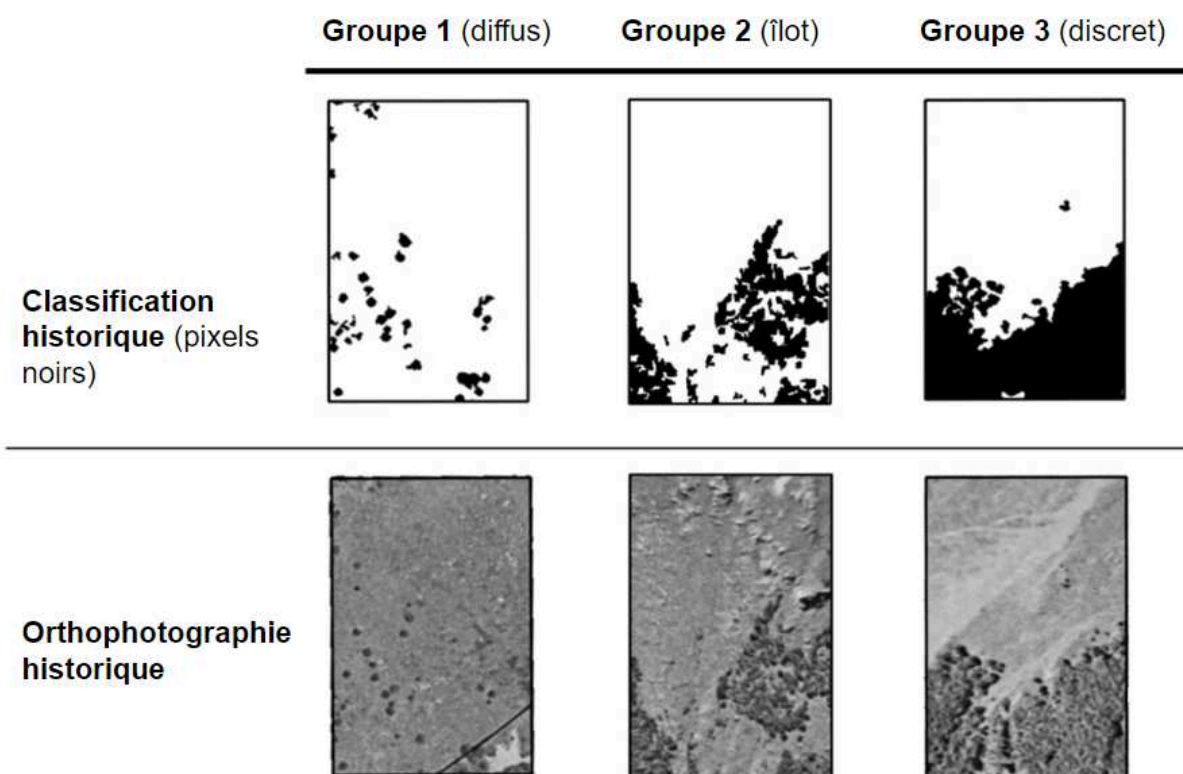


Figure 67 - Limites supérieures forestières la plus proche du centre de chaque groupe (la plus représentative) défini sur les deux premiers axes de l'ACP à partir des métriques de paysages pour les limites supérieures forestières historiques (~1955) dans les Pyrénées orientales.

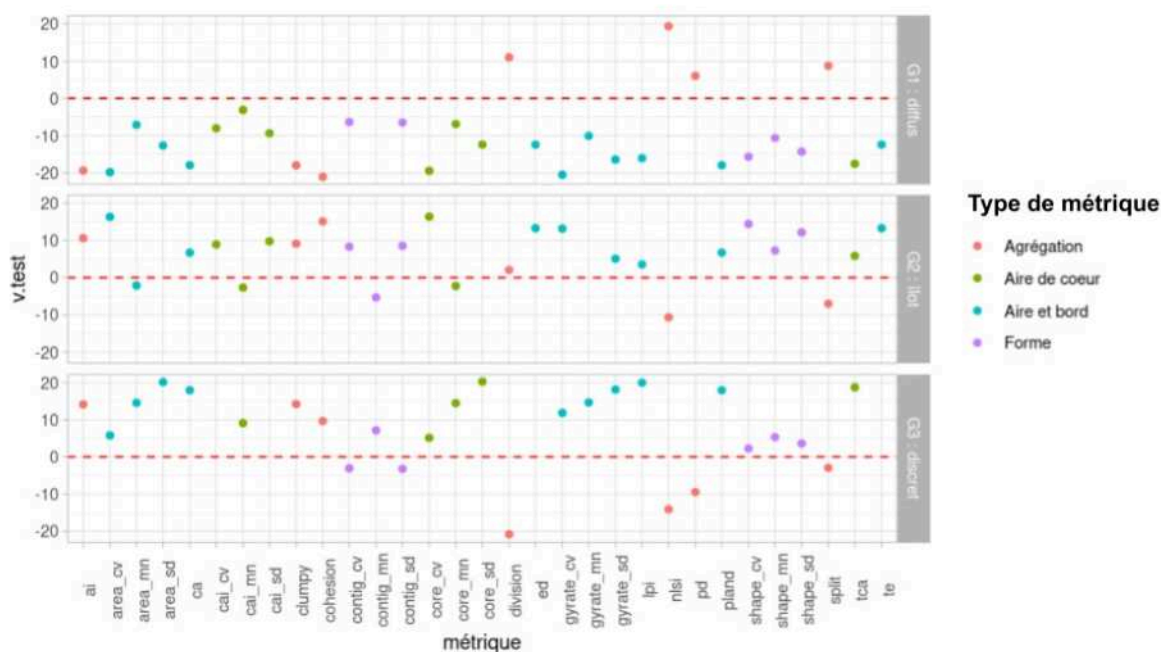


Figure 68 - Identification des métriques significativement associées ($p < 0,05$) avec chaque groupe de limite supérieure forestière historique (~1955). Aucun point n'est indiqué pour les associations non significatives. Des valeurs positives et négatives de $v.test$ indiquent respectivement des valeurs élevées et faibles de ces métriques, i.e. celles qui sont sur et sous représentées au sein de chaque groupe.

5.2.2.4 Profils de changements

La distance calculée entre les parcelles récentes et historiques projetées dans le plan de l'ACP historique (Figure 69c) correspond au changement de forme de la limite supérieure de la forêt entre les deux dates. Ainsi, une distance élevée entre les deux points d'une paire de parcelles traduit-elle un changement d'autant plus important dans la forme.

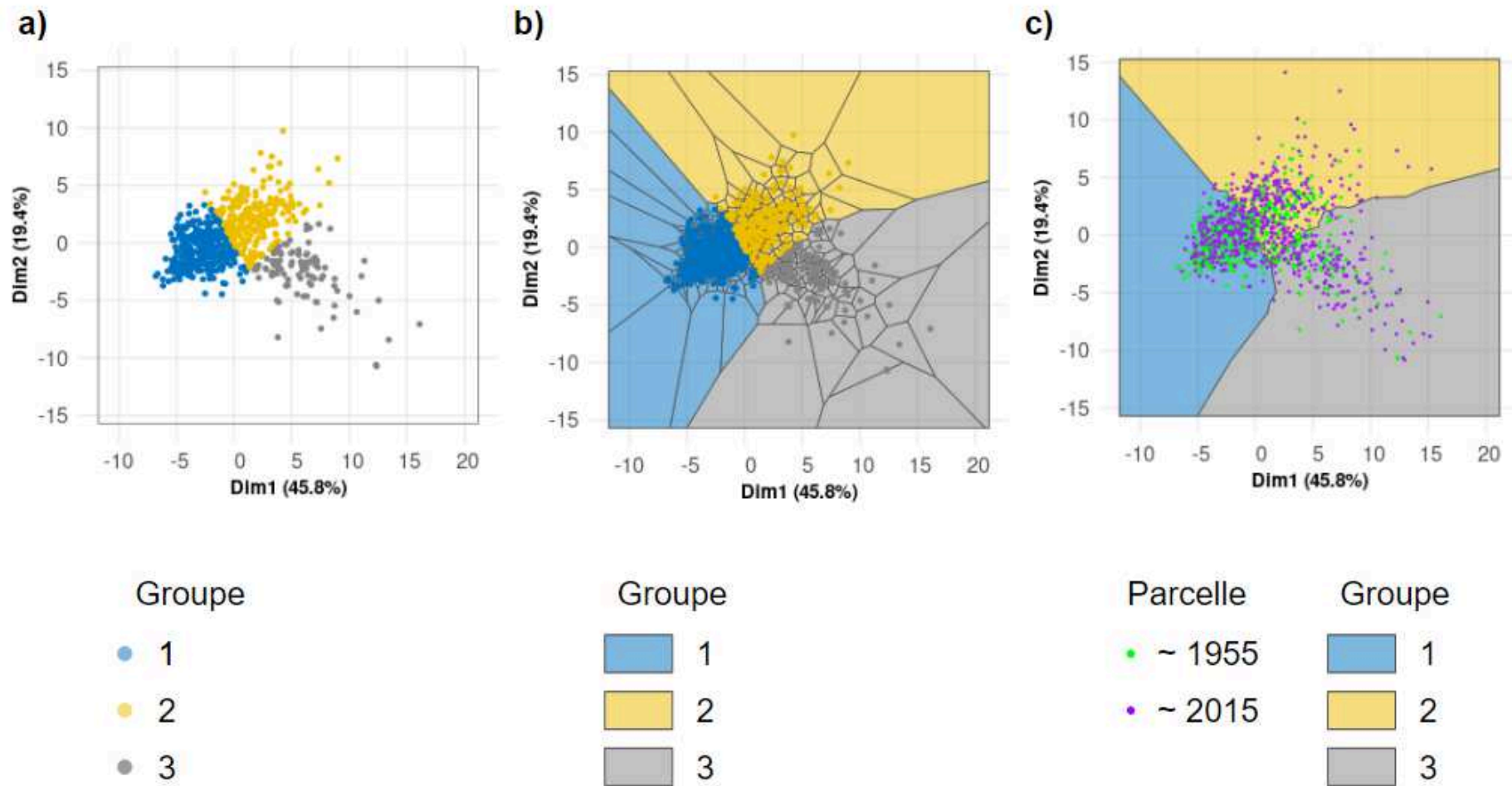


Figure 69 - a) Groupes de parcelles d'écotones de la limite de la forêt basées sur une classification hiérarchique dans une ACP basée sur des métriques paysagères provenant d'images aériennes historiques (~1955) ; b) Subdivision du plan factoriel de l'ACP en sous-espaces basée sur un pavage de Voronoï et assignation de chaque polygone à la cartographie des groupes ; c) Parcelles récentes (~2015 ; points violets) projetés dans les sous-espaces basés sur les groupes historiques et comparaison avec les parcelles historiques (points noirs). Le groupe 1 (en bleu) correspond aux formes diffuses, le groupe 2 (en jaune) aux formes en îlots et le groupe 3 (en gris) aux formes discrètes de la limite supérieure de la forêt.

Sur les 648 limites supérieures forestières, 52 % (n = 337) ont subi un changement de forme significatif entre ~1955 et ~2015. Au total 163 sites ont changé de forme depuis une forme diffuse vers une forme en îlot ou une forme discrète, 125 depuis une forme en îlot vers une forme diffuse ou une forme discrète et 49 puis une forme discrète vers une forme diffuse ou une forme en îlot. La distance moyenne dans le plan de l'ACP entre les deux parcelles d'un même site entre ~1955 et ~2015 est de 5,0 avec une étendue de 0,3 à 16,8.

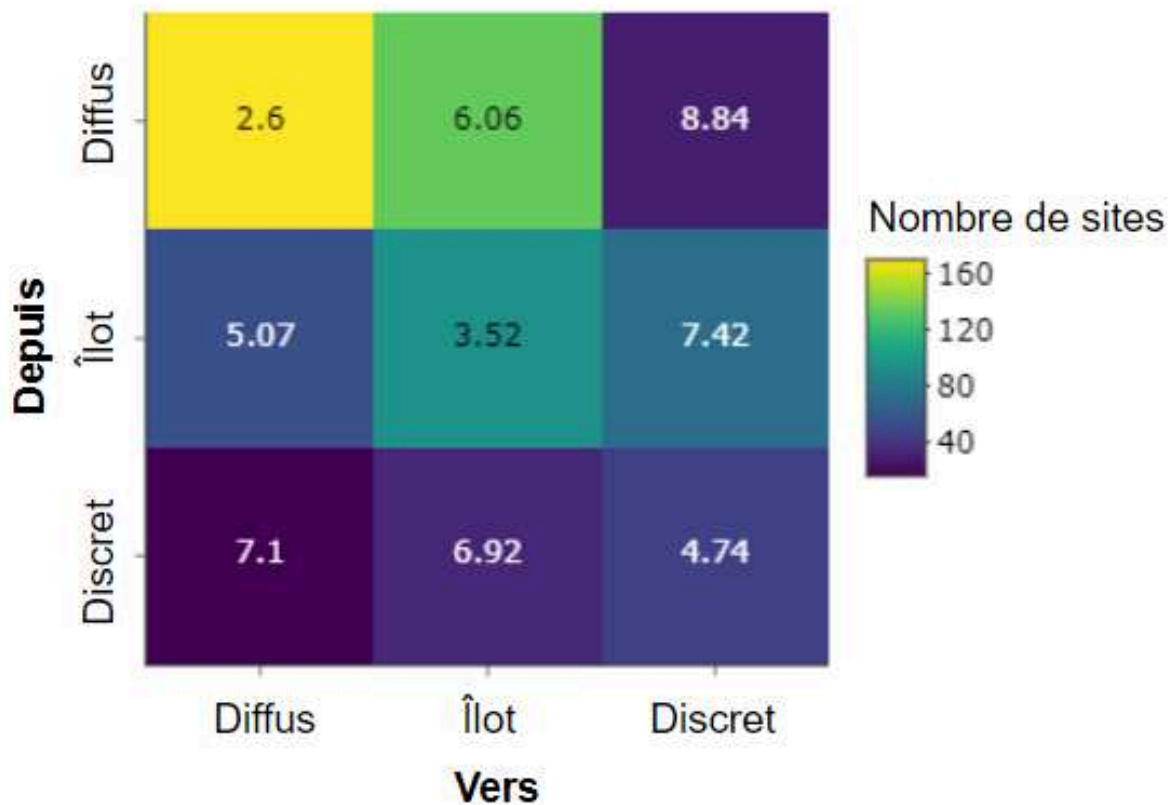


Figure 70 - Nombre de sites (en couleur) ayant changé d'une forme vers une autre entre ~1955 et ~2015 (total n = 648 sites) et distance moyenne dans le plan de l'ACP par groupes affichés sous forme de nombres.

Globalement, il y a eu une évolution vers des formes plus discrètes. Le nombre de limites forestières diffuses diminue et le nombre de formes en îlots et de formes discrètes augmentent avec le temps avec 333 parcelles aux formes diffuses,

220 aux formes en îlot et 95 aux formes discrètes en ~1955 et 240, 262 et 146 parcelles en ~2015. Plus de la moitié des 333 parcelles avec une forme diffuse en ~1955 le restent en 2015 (51 %, n = 170) tandis que 40 % (n = 134) changent vers une forme en îlots et seulement 9 % de ces parcelles (n = 95) arborent une forme discrète en ~2015 (Figure 70). Parmi les 220 sites avec une forme en îlots en ~1955, 43 % (n = 95) le sont restés en ~2015, 25 % (n = 54) ont changé vers une forme diffuse et 32 % (n = 71) vers une forme discrète. Sur les 95 parcelles ayant une forme discrète en ~1955, 48 % le sont restés en 2015 (n = 46), 35 % ont changé vers une forme en îlot (n = 33) et 17 % vers une forme diffuse (n = 16). Comme attendu, le changement sur le plan factoriel était plus réduit pour les sites qui ne changent pas de groupe et était la plus grande pour les sites ayant changé de groupe. La distance la plus grande était pour les sites qui ont évolué depuis une forme diffuse (groupe 1) vers une forme discrète (groupe 3) ou *vice versa* (Figure 70).

5.2.2.5 Comparaison entre les trois indicateurs de la dynamique

La colonisation par la forêt est au-delà de la moyenne pour les sites étant passés d'une forme diffuse ou d'une forme en îlots à une forme discrète. Les sites étant passés d'une forme en îlot à une forme diffuse ont des valeurs de colonisation en-deçà de la moyenne (Figure 71a). La colonisation est plus importante pour les dynamiques de progression (Figure 71b). Les sites restés avec une forme diffuse ont plutôt tendance à avoir régressé en altitude tandis que les sites qui ont changé d'une forme en îlot vers une forme diffuse sont plus susceptibles d'avoir progressé en altitude que d'avoir stagné ou régressé. Les sites qui étaient discrets et qui sont devenus diffus ne sont pas susceptibles d'avoir stagné contrairement à ceux qui sont

restés discrets. Les sites qui étaient diffus et qui sont devenus en îlot sont susceptibles d'avoir faiblement progressé (Figure 71c).

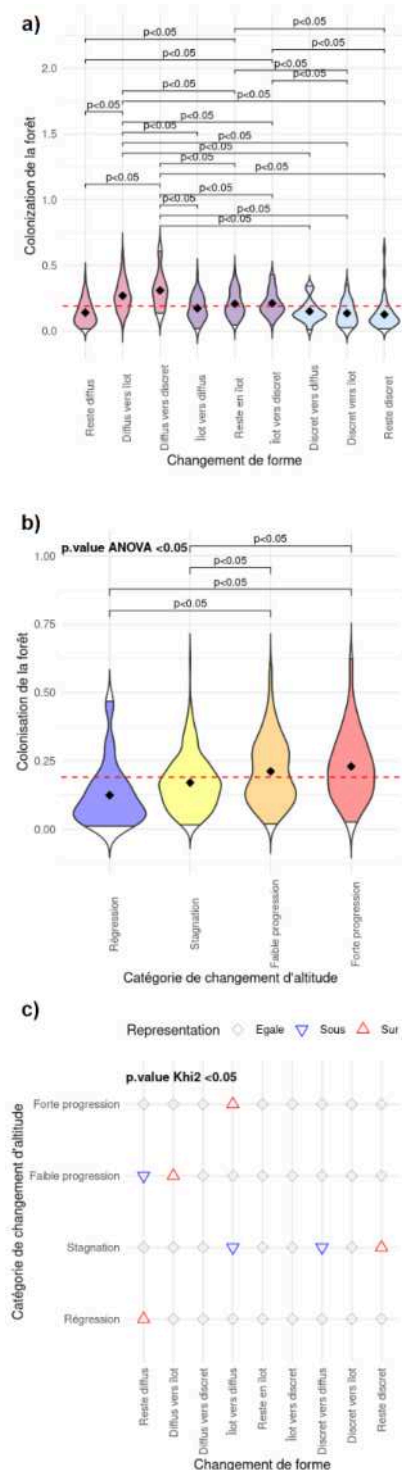


Figure 71 - Analyse de la relation entre : a) la colonisation et le changement de forme, b) la colonisation de la forêt et le changement d'altitude, c) le changement d'altitude et le changement de forme.

5.2.2.6 Comparaison entre le changement de forme et le changement de d'altitude

La corrélation de Kendall entre le changement d'altitude et l'ensemble des changements de forme n'est pas significative ($p = 0,9$) et la régression de LOESS indique une absence de relation entre le changement d'altitude et le changement de forme mesuré par distance dans le plan de l'ACP entre les parcelles diachroniques (Figure 72a). Ces résultats indiquent que le changement d'altitude peut se produire sans changement de forme et *vice versa*. Cependant, ces deux types de changements ne sont pas indépendants comme cela est suggéré lorsque le changement de forme est considéré de manière qualitative et non quantitative. Les changements vers une forme discrète coïncident plutôt avec une faible progression altitudinale ou une régression tandis que le changement vers une forme diffuse coïncide avec une progression altitudinale (Figure 72b). Le changement directionnel le long de la première dimension de l'ACP montre une corrélation négative avec le changement d'altitude (Pearson $r = -0,23$; $p < 0,05$). Ceci confirme que les limites supérieures forestières qui deviennent diffuses sont associées à une progression altitudinale, tandis que celles qui deviennent discrètes ont une position stagnante ou régressent en altitude.

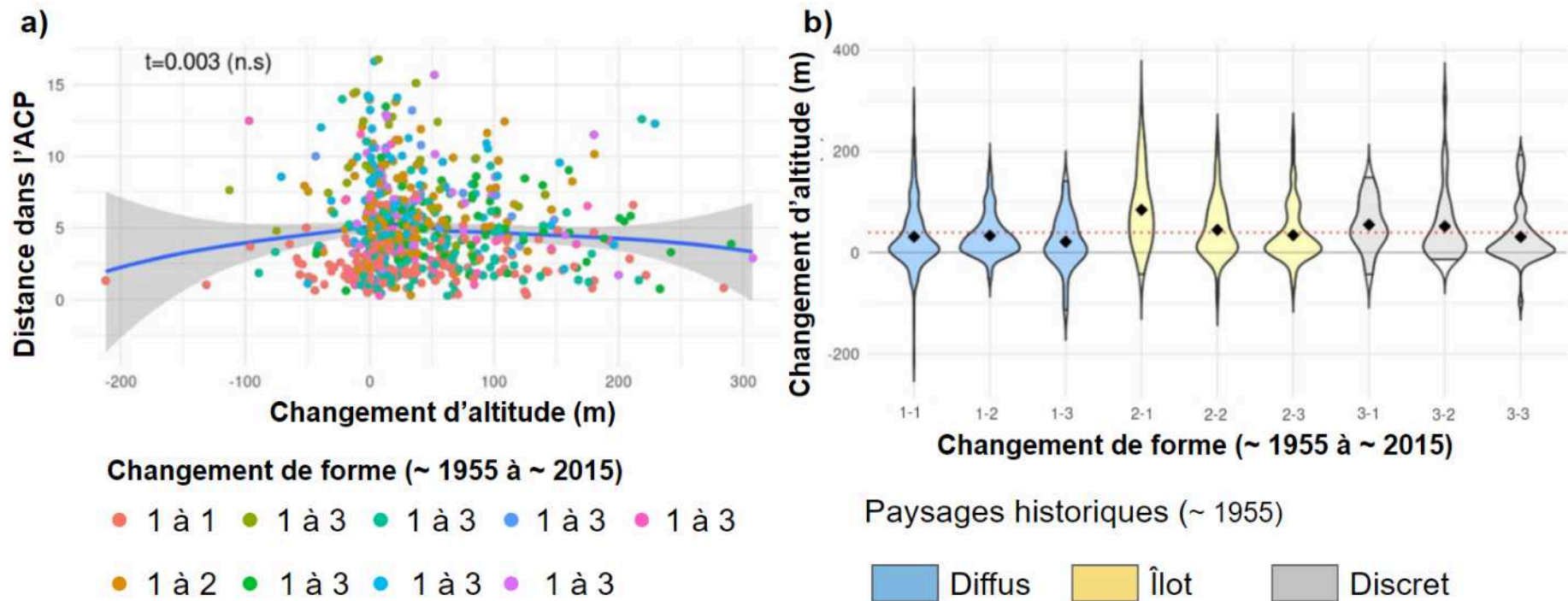


Figure 72 - a) Régression de LOESS entre le changement de forme et le changement d'altitude. Le changement de forme est défini comme la distance entre les métriques paysagères des limites supérieures forestières historiques (~1955) et récentes (~2015) dans le plan factoriel de l'ACP indépendamment de la direction du changement. Le tau de Kendall est indiqué en haut à gauche. n.s : non significatif. Les couleurs des points correspondent aux changements de forme. b) Comparaison du changement d'altitude entre différentes transitions de forme entre les paysages historiques (~1955) et récents (~2015) dans le plan factoriel. Les points noirs correspondent à la moyenne générale.

Les changements d'altitude et de forme observés diffèrent entre les groupes, c'est-à-dire entre types de limites supérieures forestières. Sur les parcelles historiques et, de manière plus claire, sur les parcelles récentes, les formes diffuses sont celles qui ont les valeurs de métriques paysagères qui changent le moins (Figure 73a et b) bien que, de manière générale, leur changement d'altitude soit similaire à ceux des autres formes (Figure 73c et d). Ils sont situés à des altitudes plus élevées que les autres formes (Figure 73e et f). Ces écotones qui étaient de forme déjà diffuse en ~1955 et le restent jusqu'en ~2015 sont situés aux altitudes les plus élevées de toutes tandis que la plupart des écotones qui passent d'une forme diffuse à une forme discrète sont situés à des altitudes plus basses de manière similaire aux limites forestières qui étaient déjà discrètes en ~1955 (Figure 73f).

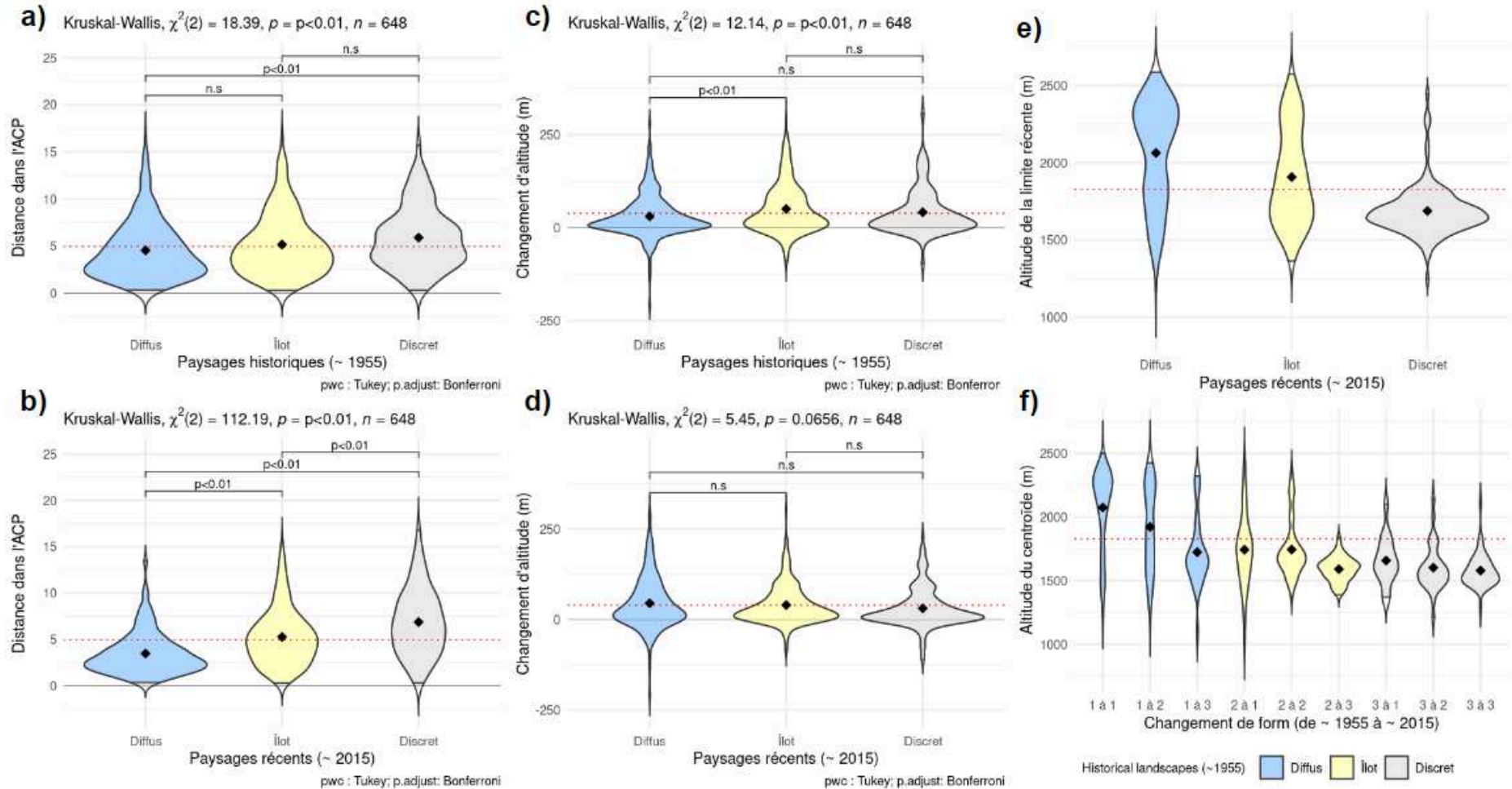


Figure 73 - Graphiques en violon comparant différentes formes de la limite supérieure de la forêt selon les regroupement basés sur les métriques paysagères soit historiques ~1955 (a et c) ou récent ~2015 (b et d) en termes de changement de forme (a et b), changement d'altitude (c et d), ou altitude récente (e et f). Graphique en violon comparant les altitudes récentes des écotones au cours de laquelle différentes transitions de formes ont eu lieu. Les points noirs correspondent aux valeurs moyennes. Les lignes en pointillés rouges correspondent à la moyenne pour tous les sites. Les p-values par paires (dans a et d) sont basées sur des tests de comparaison par paire de Tukey.

5.3 Discussion méthodologique

5.3.1 Intérêt de la méthode suivie

La nouvelle méthode utilisée montre que les limites supérieures forestières ont connu des changements importants dans la forme de celles-ci, mais que ces changements ne sont pas nécessairement accompagnés par un changement d'altitude ou une recolonisation forestière importante. Ceci suggère que le changement de couverture forestière se fait davantage par densification de la formation ligneuse que par expansion vers la zone alpine. De même, des changements d'altitude importants (jusqu'à 200 mètres vers le haut ou 100 mètres vers le bas) n'impliquent pas nécessairement des changements de forme importants comme cela était également suggéré par Feuillet *et al.* (2020) en se fondant sur la densité du couvert forestier comme intermédiaire du changement de forme. La direction du changement est clairement liée à son intensité : les changements vers des écotones de forme discrète sont associés à de petites progressions altitudinales ou des régressions alors que des changements vers une forme diffuse sont associés avec les plus fortes progressions altitudinales. Ces relations sont en accord avec les prédictions théoriques : les limites supérieures forestières discrètes en particulier lorsqu'elles sont également abruptes (par exemple un changement abrupt dans la taille de la végétation en coupe à partir de grands arbres vers une végétation herbacée basse de type pelouse) sont considérées comme étant causées par des perturbations (par exemple mortalité aux limites hautes de l'écotone) tandis que les formes diffuses peuvent indiquer une recolonisation active par les arbres les plus résistants (Bader *et al.*, 2021).

Le changement d'altitude et le changement de forme ne sont pas nécessairement corrélés (comme montré ici et précédemment par Feuillet *et al.*, 2020), mais le changement de forme peut avoir d'importantes conséquences pour le fonctionnement des écosystèmes au sein de l'écotone de la limite supérieure de la forêt. Quantifier la direction du changement de forme est de fait important. Comme montré ici, une synthèse réductive *via* l'ACP de l'information apportée par l'ensemble des métriques paysagères peut être une manière utile pour identifier la dimension principale du changement de forme et définir la direction du changement de forme. En contraste avec les études précédentes qui se sont surtout focalisées sur la quantification du processus de remplissage à travers l'augmentation de la densité en arbres au sein de l'écotone (par exemple Battlori *et al.*, 2010 ; Treml et Chuman, 2015), notre méthode utilise les métriques paysagères qui décrivent des propriétés écologiquement significatives comme le regroupement, la connectivité et le ratio aire de cœur / bord. D'une part, les formes décrivent le paysage disponible pour les animaux ou pour l'établissement des plantes par exemple ; d'autre part, tout comme les modèles fondés sur un échantillon élaboré sur le terrain de points des emplacements des arbres (par exemple Camarero *et al.*, 2000 ; Battlori *et al.*, 2010 ; Wang *et al.*, 2016), ils indiquent quels sont les processus qui agissent pour former et peut-être changer la limite supérieure forestière (Bader *et al.*, 2021).

Le tableau des métriques doit être déterminé avec soin pour déterminer les composantes principales, l'ACP étant sensible aux métriques incluses, à leur variabilité et au nombre de métriques corrélées décrivant certaines dimensions de la forme (par exemple la connectivité). Pour des questions spécifiques à la forme des écotones, les métriques doivent être considérées individuellement ou avec des combinaisons adaptées (par exemple, pour apprécier la connectivité des habitats

forestiers ou herbacés pour le déplacement des animaux, l'étude de l'intérieur de l'écotone peut être intéressante). Des études spécifiques pourraient permettre de préciser les frontières entre les groupes et ainsi mieux définir les types d'écotones en se fondant sur des critères prenant en compte les propriétés fonctionnelles de ces métriques. Cependant, pour des études plus générales et exploratoires comme celle présentée dans ce chapitre, on peut réduire l'utilisation du modèle aux dimensions gérables pour l'interprétation de l'ACP, ce qui a l'avantage de capturer un maximum d'informations, réduisant le risque de manquer des changements subtils. L'approche statistique pour définir les groupes utilisés évite les décisions subjectives sur les frontières des groupes et est adaptée pour décrire les tendances de changements. Jusqu'à ce que la communauté scientifique s'accorde sur un critère quantitatif pour définir les types spatiaux de limites supérieures forestières, une telle approche statistique est le mieux qui puisse être fait.

5.3.2 Les difficultés d'identification des petits arbres

Étant donné que le contraste entre les couverts de *P. uncinata* et le fond de sol et de végétation dans notre zone d'étude était fort, il a été possible d'identifier les arbres même sur les images aériennes panchromatiques des années 1950. Cependant, même avec ce contexte favorable pour les images les plus anciennes et même avec les images multispectrales plus modernes, l'identification automatique des arbres isolés, particulièrement les plus petits d'entre eux, comme ceux retrouvés sur les sites où l'ATE atteint sa limite supérieure théorique reste un défi sur une image avec une résolution de 0,5 m. Pour éviter les erreurs, les plus petits segments ont été exclus car s'ils peuvent correspondre à des arbres isolés, ils peuvent aussi être confondus avec des pointements rocheux et leur ombre en particulier sur les images panchromatiques. En conséquence, la diffusion des arbres et possiblement

la progression altitudinale de la limite supérieure de la forêt ont probablement été sous-estimés. La méthode peut être affinée pour repérer les arbres isolés, par l'utilisation de l'imagerie spectrale à une résolution très élevée et / ou l'utilisation additionnelle de données Lidar pour permettre une démarcation claire de la couverture forestière. Si la taille des arbres individuels peut être dérivée, par exemple à partir de données Lidar (voir par exemple Coops *et al.*, 2013) ou par une corrélation de la taille de la canopée ou de la longueur de l'ombre (Dial *et al.*, 2022) à la hauteur de l'arbre, il est recommandé d'inclure des métriques additionnelles descriptives de l'écotone en coupe comme la hauteur du plus grand arbre, le taux de changement de la taille avec l'altitude et la distribution des ratio hauteurs / largeurs des arbres (ce qui permet de détecter les formes en *krummholz*). Dans la plupart des cas, ces métriques ne sont malheureusement pas disponibles pour les images anciennes rendant difficile la reconstitution fidèle de l'histoire de l'écotone, la résolution spatiale ne permettant pas le même niveau de détails que sur les images récentes. La règle étant que pour détecter les changements, la même résolution doit être utilisée pour les données historiques et récentes, ce sont les images les plus anciennes qui établissent la norme à suivre.

Cependant, avoir accès à davantage de métriques pour les écotones récents peut être utile pour approfondir le résultat et avoir une meilleure compréhension des processus qui ont conduit aux formes récentes. Si les arbres qui conduisent à une progression altitudinale sont rabougris en *krummholz* par exemple, ceci indique que ces derniers souffrent des vents forts ou de la dessiccation par le froid qui limitera la progression altitudinale liée au réchauffement climatique. Si une limite forestière discrète est stable, la taille des arbres nous dit si ces arbres ont une croissance

limitée ou non ; si ce n'est pas le cas, une perturbation maintient probablement la forme discrète.

5.3.3 Une méthode répliquable et transposable

L'étude du cas pyrénéen a un avantage. Il est relativement facile de travailler avec la limite supérieure forestière étudiée ici, pas seulement parce que les arbres étaient facilement distinguables mais également parce qu'ils sont formés d'une seule espèce très dominante parmi les arbres et les petits buissons. Ceci contraste fortement avec les écotones tropicaux par exemple où la richesse spécifique des arbres et des grands arbustes peut être très élevée. Bien que beaucoup d'écotones y soient très abrupts et aux limites discrètes, ils ne permettent pas de montrer une distinction binaire claire entre la forêt et la végétation herbacée du fait de la présence de grands buissons (Bader *et al.*, 2007 ; Hofstede *et al.*, 2014).

Cela n'empêche cependant pas l'utilisation de la méthode proposée ici. Des schémas de végétation plus complexes (c'est-à-dire avec plus de deux classes) peuvent aussi être quantifiés par des métriques paysagères. Bien que cela reste à tester, il est attendu que ces dernières puissent être utilisées pour distinguer des types de formes et pour détecter leur changement de la même manière que celui décrit ici. La méthode développée dans le cas des Pyrénées orientales s'appuie sur images espacées temporellement d'environ 60 ans. Des intervalles plus courts et multiples pourraient permettre une correspondance plus fine entre les changements des facteurs potentiels sous-jacents dans le temps en particulier du fait de changements dus à des perturbations. Le changement ou les perturbations peuvent être rapides ; cependant, la lenteur des processus – surtout lorsque l'on parvient au niveau des limites supérieures naturelles de la forêt – l'apparition des formes

résultantes durera jusqu'à ce que la dispersion et la croissance des arbres auront permis une recolonisation complète par les arbres jusqu'à la limite supérieure théorique). Cette longue période temporelle est adoptée pour décrire les changements si seulement deux dates vont être comparées.

La méthode peut aussi être appliquée à d'autres objets spatiaux pour lesquels les changements de forme peuvent être plus rapides comme les formes d'expansion urbaines, les services écosystémiques urbains (Schwarz, 2010 ; Grafius *et al.*, 2018), les effets sur les paysages de catastrophes naturelles tels que des typhons (Lin *et al.*, 2006), ou des connectivités écologiques (Herrera *et al.*, 2018). Dans ces cas, les bornes temporelles doivent correspondre à des intervalles de temps plus courts. Analyser plus de points temporels peut être fait tant que les données sont disponibles et peuvent être traitées, en utilisant la même méthode et est utile pour affiner la description et l'interprétation du modèle spatial changements.

5.3.4 Diversité des processus de recolonisation forestière

Le fait que les formes diffuses des limites supérieures de la forêt prennent place à des altitudes plus élevées que les formes discrètes et le fait que les changements des écotones depuis les formes diffuses vers les formes abruptes se situent à des altitudes bien plus basses que ceux restés diffus suggèrent que les écotones discrets sont, dans la majorité des cas provoqués par l'absorption de *patches* par la matrice forestière. De plus, la (re)colonisation de surfaces au-dessus de la forêt fermée est soit inachevée (arbres plus petits que le seuil inférieur de taille), soit entravée par des perturbations répétées, naturelles ou anthropiques, ou des limitations à l'établissement des semis imposé par le substrat (par exemple par

inhibition de la pédogenèse). Pour certaines espèces, la dépendance à l'ombre ou la sensibilité au froid au stade de semis peut aussi limiter l'établissement des arbres hors des zones protégées par la forêt (ce mécanisme explique probablement le maintien de formes discrètes abruptes composées de Nothofagaceae dans l'hémisphère sud, Wardle, 2008). Bien qu'un tel mécanisme puisse jouer un rôle pour la limite forestière du hêtre (*Fagus sylvatica*) dans la partie ouest de notre zone d'étude, elle ne peut expliquer la variété de modèles observés dans la partie orientale de la zone d'étude, où une seule espèce d'arbre, *Pinus uncinata*, compose tous les écotones. Bien que ces résultats ne peuvent exclure la possibilité que les formes les plus diffuses soient également façonnées par les perturbations, notamment l'utilisation des terres comme la coupe et le pâturage, il apparaît que l'est des Pyrénées, les limites supérieures forestières représentent les limites les moins perturbées.

5.3.5 Discussion sur la prédictibilité du modèle

Le modèle spatial décrit semble avoir seulement une faible valeur prédictive pour l'altitude future ou des changements de modèle, alors qu'il reflétait des changements de modèle passés mais pas les changements d'altitude au cours des 60 dernières années. Cela peut sembler contradictoire avec les attentes théoriques, où l'on prédit que les limites diffuses seront plus dynamiques et plus sensibles au changement climatique que les formes aux lisières discrètes (Bader *et al.*, 2021). Ces prédictions ne tiennent cependant que si le processus conduisant à certaines formes de limites supérieures forestières ne change pas. Si les formes sont causées par des perturbations des processus naturels (par exemple dues à l'utilisation des terres par l'homme), comme c'est souvent le cas (mais pas toujours), avec des lisières en lignes d'arbres discrètes, et que cette perturbation s'arrête, la dynamique

changera alors (dans ce cas, les arbres coloniseront probablement l'espace au-dessus de la forêt fermée) et le modèle perdra son pouvoir prédictif. Les limites supérieures de la forêt correspondant aux mêmes espèces d'arbres (comme dans la partie orientale de la zone d'étude avec le pin à crochets), sont moins susceptibles de refléter des processus écologiques fondamentalement différents entre les sites ; elles reflètent bien en revanche l'histoire des perturbations anthropiques. Or l'action anthropique n'est prévisible que dans une faible mesure.

Notons enfin que, en excluant les arbres isolés plus petits de la classification et des descriptions, la détection de modèles de colonisation, indicateurs importants des changements de forme et d'altitude a été empêchée. Ainsi la limite récente peut-elle correspondre à la même limite que la limite historique puisque les arbres poussent très lentement à l'approche de la limite forestière. Comme mentionné ci-dessus, une résolution plus élevée des images aériennes et des données spatiales auxiliaires pourrait lever au moins partiellement cette limitation.

Le protocole suivi a montré qu'il pouvait être utilisé pour la caractérisation des changements de forme à l'échelle régionale. Il présente cependant une limite inhérente à la géomatique : notre analyse ne nous permet de caractériser la configuration de la limite des arbres et de l'écotone que de manière bidimensionnelle (2D), vue en plan. Ainsi, certaines caractéristiques de l'écotone restent indiscernables de ce point de vue et à cette échelle (par exemple les dimensions des arbres, la composition spécifique, l'âge et la forme de croissance des individus), ce qu'une étude de terrain peut révéler (Camarero *et al.*, 2000, 2004 ; Treml et Veblen, 2017). À l'inverse, une étude sur le terrain ne permet pas de comparer un aussi grand nombre de sites que cette analyse fondée sur la télédétection.

Pour articuler les avantages des deux approches, nous compléterons l'analyse géomatique par une étude de terrain sur un échantillon de sites dans le **chapitre 7**. Ce double travail (géomatique et terrain) permet de cibler des sites qui sont souvent difficiles d'accès, et de mener un échantillonnage représentatif de la diversité des changements de forme.

Conclusion du chapitre 5

L'étude de la dynamique de la limite supérieure de la forêt et en particulier de sa forme menée ici est une clé pour comprendre les mécanismes sous-jacents en jeu dans l'objectif de démêler les interactions multiples associées à la dynamique. Une première étape consiste en la caractérisation des formes et de leurs changements temporels. Cependant, le changement de forme tout comme les processus de recolonisation ont été sous-étudiés en comparaison du changement d'altitude et aucun protocole standard n'avait été proposé jusqu'alors.

La méthode présentée ici prend en compte la nature multidimensionnelle des formes. L'analyse des changements met en évidence une variété dans l'évolution de la forme de la limite supérieure forestière. Cela suggère qu'il existe une variété correspondante d'associations de processus sous-jacents et souligne l'importance de capturer le changement temporel de la forme dès lors que l'on analyse la dynamique de la limite supérieure de la forêt.

Finalement, pour interpréter ces résultats sur les changements de forme, il convient d'explorer l'association spatiale entre ces changements et les facteurs qui les produisent (par exemple le changement climatique et l'utilisation anthropique des sols, la topographie et la géomorphologie), ce que nous ferons dans le chapitre suivant (**chapitre 6**). Combinée à une telle analyse, la méthodologie présentée ici

permet de monter une autre marche dans la compréhension de ce qui dirige la dynamique de la limite supérieure de la forêt et la façon dont les écosystèmes montagnards répondront au changement climatique dans la multiplicité de ses aspects. La quantification de la dynamique opérée à l'échelle régionale sert de base à l'ensemble des résultats présentés dans les **chapitres 6 et 7**.

Chapitre 6 - Analyse des facteurs déterminants de la dynamique de la limite supérieure de la forêt à l'échelle régionale

Introduction du chapitre 6

L'objectif de ce **chapitre 6** est d'appréhender la hiérarchie des facteurs déterminants de la dynamique de la limite supérieure de la forêt. En regard des apports théoriques sur la limite supérieure de la forêt présentés dans le **chapitre 1** et des caractéristiques du terrain étudié détaillées dans le **chapitre 2** et le **chapitre 3**, il faudra résoudre trois difficultés pour la réalisation de cet objectif :

- **La multifactorialité de la dynamique.** La multifactorialité de la dynamique de la limite supérieure de la forêt à l'échelle subrégionale est soulignée par tous les auteurs, ce qui n'est en rien contradictoire avec la grande sensibilité de cette dynamique aux changements environnementaux comme explicité dans le chapitre 1 de la thèse (Holtmeier et Broll, 2005). Si le climat – en particulier la température pendant la saison de croissance et la durée de celle-ci – détermine la position qu'elle doit atteindre à une échelle globale, d'autres facteurs interagissent localement et modulent l'écart entre cette position théorique et la position actuelle de la limite supérieure de la forêt (Körner et Paulsen, 2004 ; Holtmeier et Broll, 2007 ; Paulsen et Körner, 2014). Il résulte de ces interactions une forme de complexité dans les processus qui régissent la dynamique de la limite supérieure de la forêt, qui ne répond d'évidence pas d'une manière immédiate et homogène à la hausse actuelle des températures (Harsch *et al.*, 2009). La durée variable du temps de réponse et la diversité des formes prises par cette réponse ont été présentées

au **chapitre 5**. En cela, la dynamique de la limite supérieure de la forêt peut être considérée comme multifactorielle (du fait de la multiplicité des facteurs impliqués). Sa complexité réside en outre dans le fait que ces facteurs interagissent (au sein d'une même échelle et entre échelles), ce qui se traduit par une multiplicité de configurations locales de formes et de processus associés, à la manière de la mise en place d'une mosaïque paysagère. C'est en cela que la thèse est profondément inscrite en géographie.

Schématiquement, l'ensemble des facteurs impliqués dans la dynamique peut être rangé en trois catégories de variables : le climat, l'utilisation anthropique des sols et les caractéristiques écologiques des habitats ; chacune de ces catégories étant marquée par leur caractère changeant, mais la temporalité de ces changements n'est pas forcément la même (Ameztegui *et al.*, 2016 ; Treml *et al.*, 2016 ; Vitali *et al.*, 2018 ; Feuillet *et al.*, 2020 ; Bonanomi *et al.*, 2021). Plusieurs études se sont attachées à démêler le rôle des facteurs potentiellement impliqués dans la dynamique en se focalisant en particulier sur le rôle du déclin voire de l'abandon des activités pastorales, mouvement de déprise qui est caractéristique des montagnes européennes et particulièrement du terrain étudié, comme montré dans le **chapitre 5** (Gehrig-Fasel *et al.*, 2007 ; Treml *et al.*, 2016 ; Vitali *et al.*, 2018 ; Feuillet *et al.*, 2020).

- **La multidimensionnalité de la dynamique.** En définitive, ces interactions résultent de dynamiques différentielles qui peuvent se manifester, comme cela a été montré dans le chapitre 4, par un changement d'altitude, par des formes variées de recolonisation forestière ou de configuration spatiale de la limite supérieure de la forêt (Feuillet *et al.*, 2020 ; Bader *et al.*, 2021 ; Birre *et*

al., 2023). Néanmoins, les recherches antérieures se sont limitées à une exploration généralement partielle de l'expression spatiale de la dynamique, se concentrant principalement sur la variation d'altitude de la limite supérieure de la forêt. Pourtant, les changements observés au niveau de cette limite ne sont pas nécessairement contrôlés par les mêmes facteurs, comme cela a été montré pour le changement d'altitude et pour la densité du couvert forestier (Feuillet *et al.*, 2020).

- **La multiscalarité de la dynamique.** La multifactorialité de la dynamique et les effets de ces facteurs sur l'ensemble de ses dimensions peuvent également varier localement. Ainsi, la hiérarchie des facteurs dans la dynamique varie selon l'échelle d'analyse et dépend donc des contextes locaux. Cela se traduit, en théorie, par une hétérogénéité spatiale des relations statistiques entre la dynamique et ses facteurs.

L'enjeu majeur de ce chapitre réside ainsi dans la prise en compte de ces trois caractéristiques : multifactorialité, multidimensionnalité et multiscalarité. Dans un premier temps, les analyses sont menées pour l'estimation de relations moyennes au sein de l'ensemble des parcelles. Il s'en dégage une hiérarchie générale des facteurs impliqués dans les modalités de la dynamique. Cette première hiérarchisation permet de mettre en évidence la tendance générale des effets des différents facteurs sur les dynamiques observées. Elle permet aussi d'évaluer les effets de chacun de ces facteurs selon les indicateurs de la dynamique. La hiérarchie de ces facteurs moyens est ensuite réévaluée à l'échelle subrégionale, afin d'observer les effets des contextes locaux sur la dynamique.

L'approche suit quatre séquences : 1) quantification d'un large éventail de données spatiales afin d'en dériver un maximum de facteurs potentiellement impliqués dans la dynamique ; 2) sélection des variables pertinentes en fonction de leur association statistique avec les indicateurs de dynamique et établissement d'une première hiérarchie générale des facteurs ; 3) Réalisation d'une typologie des sites (parcelles) sur la base de ces variables, et représentation spatiale de cette typologie ; 4) mise en relation de la typologie des sites avec la dynamique spatio-temporelle (changement d'altitude, de forme (au sens de Bader *et al.*, 2021) et colonisation forestière) pour déterminer la hiérarchie des facteurs par secteurs géographiques (les massifs et les vallées constituant de petits pays ruraux présentés dans les chapitres 2 et 3) et par indicateur de la dynamique.

A partir de la revue de la littérature scientifique détaillée dans le chapitre 1, les hypothèses posées pour chacun des indicateurs de changement sont synthétisées dans le tableau suivant :

Tableau 12 - Hypothèses sur les processus sous-jacents associé avec les différentes dynamiques

Dynamique	Hypothèse sur les facteurs écologiques sous-jacents
Altitude	<ul style="list-style-type: none"> a) Les limites supérieures forestières affectées par des perturbations anthropiques sont associées à un changement d'altitude faible ou nul (Bonanomi <i>et al.</i>, 2018) b) Les limites qui sont incluses dans des aires protégées avec un haut niveau de protection sont plus susceptibles d'avoir progressé en altitude (Ameztegui <i>et al.</i>, 2021 ; Rai <i>et al.</i>, 2019) c) Les limites anciennes qui sont situées à des altitudes inférieures à son altitude maximale potentielle sont celles qui progressent le plus en réponse à l'abandon des terres agricoles (Ameztegui <i>et al.</i>, 2010) d) Les sites au sein desquels la température a le plus augmenté sont ceux au sein desquels l'altitude de la limite devrait avoir le plus progressé (Camarero <i>et al.</i>, 2021)
Forme	<ul style="list-style-type: none"> a) Les limites affectées par des perturbations anthropiques et particulièrement pas le pastoralisme sont associées à une forme discrète et la diminution de la pression de pâturage favorise la progression de la forêt en une forme diffuse ou en îlot b) Les limites situées au sein de sites avec une topographie irrégulière ont une forme en îlot ou diffuse et devraient la conserver. c) Les limites situées sur un versant nord sont celles sur lesquelles la fonte des neiges est la plus tardive et en conséquence où la durée de la saison de croissance est la plus courte. Ainsi en fonction de la position des arbres autour desquels la profondeur et la durée de la couverture neigeuse sont les plus importantes, la couverture forestière est plus fragmentée et le reste (Paulsen et Körner, 2001) d) Les limites au sein desquels les chemins de randonnées sont présents tendent à avoir une forêt en îlots du fait du passage répété des randonneurs et des éventuels raccourcis qu'ils peuvent emprunter (Klasner, 1998)
Colonisation	<ul style="list-style-type: none"> a) Les limites au sein desquels le relief est rugueux et localement concave du fait de la présence

-
- de petits blocs rocheux sont plus favorables à l'établissement de semis et de fait à la colonisation de l'arbre (Astudillo-Sánchez *et al.*, 2019 ; Johnson et Yeakley, 2019)
- b) Les sites les plus longuement enneigés étant défavorables à la présence de l'espèce majoritaire, le pin à crochet (*Pinus uncinata*), sont moins susceptibles d'être colonisés par l'arbre (Cantegrel, 1986).

6.1 Matériels et méthodes

6.1.1 Acquisition des données

Les données présentées dans le chapitre 5 et les résultats de la quantification de la dynamique de la limite supérieure de la forêt constituent les données de bases utilisées dans ce chapitre 6. Afin de tester les hypothèses précédemment détaillées (Tableau 12), une base de données spatialisées recensant de manière la plus complète possible les facteurs impliqués dans la dynamique de la limite supérieure de la forêt a été construite (n = 94). Cette base de données inclut des variables dites « initiales » correspondant aux données brutes acquises (par exemple : localisation d'un sentier de randonnée) et dérivées des précédentes (par exemple : distance entre une parcelle et un sentier de randonnée). La base de données finale comprend des variables caractérisant cinq axes thématiques :

1) le changement climatique (n = 17, 10 variables initiales, 5 variables finales et 2 variables décrivant la localisation des sites) ;

2) l'anthropisation (n = 32 avec 21 variables finales) décrivant la proximité d'aménagements (n = 6 ; par exemple : sentier, parking, cabane), la population et son évolution à l'échelle communale et sa surface (n = 4) ; le niveau de protection des sites protégés (n = 14 ; 7 variables initiales et 7 variables finales) et les caractéristiques agropastorales (n = 8 ; 4 variables initiales et 4 variables finales) ;

3) la topographie et la géomorphologie (n = 36) ;

4) la lithologie (n = 9 avec 4 variables initiales et 5 variables finales) ;

5) la composition forestière.

6.1.2 Quantification des facteurs potentiels

Pour chaque thématique, plusieurs variables ont été quantifiées, dans chaque parcelle. La quantification s'est effectuée en utilisant les méthodes développées ci-après et résumées dans le tableau 13. Les variables ont été standardisées en amont afin de rendre comparables leurs coefficients.

Tableau 13 - Variables constitutives des facteurs de la dynamique de la limite supérieure de la forêt.

Variable latente	Variabiles observées et code pour les analyses	Sources
Climatique	Evolution des précipitations entre 1951 - 1980 & 1981-2015 (CLIM_evopcp)	Agences météorologiques française (https://meteofrance.com/), (espagnole (https://www.aemet.es/fr/portada) ⁸ et catalane
	Evolution des températures : minimale (CLIM_evotmin), maximale (CLIM_evotmax) moyenne (CLIM_evotmed), estivale (CLIM_sumtem)	Données dérivées par modélisation statistique par R. Serrano-Notivol t (Feuillet <i>et al.</i> , 2020 ; Birre <i>et al.</i> , 2023)
	Altitude (ELEV_MN)	Dérivées à partir du MNT de résolution 1 mètre (IGN-f)
	Localisation (latitude)	
Pression anthropique	Distance avec un aménagements (FACILITIES) : route (ANT_road), sentier (ANT_path), chemin de fer (ANT_railway), remontée mécanique (ANT_lift) , bâtiment de montagne (ANT_building)	BD TOPO (IGN-f) Contributeurs de refuge.info
	Intégration dans un espace protégé (PROTECTION) : Arrêté de protection de biotope (PROT_cat_BPO), Réserve biologique (PROT_cat_BR), Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage (PROT_cat_NHWR), Réserve Naturelle Nationale (PROT_cat_NNR), Parc naturel régional (PROT_cat_RNP), ZSC (PROT_cat_SAC), et ZPS (PROT_cat_SPZ)	MNHN
	Caractéristiques communales (MUNICIPALITY) : Population municipale en 1954, 2015 (MUN_pop_1954 ; MUN_pop_2015) et évolution entre 1954 et 2015 (MUN_pop_5415)	INSEE
	Superficie de la commune (MUN_area_m2)	©Les contributeurs d'OpenStreetMap sous licence ODbL (janvier 2022)

⁸ Université de Zaragoza

	Caractéristiques agro pastorale (AGROPASTORALISM) : herbe dominante (GP_cat_grassy), bois pâturé (GP_cat_grazed_wood), pelouse permanente (GP_cat_permanent_meadow), dominante ligneuse (GP_cat_ligneous)	IGN-f
Topo-géomorphologie	Caractéristiques topo-géomorphologiques (GEOM) : moyenne et variabilité of altitudinale (DEM_elev), pente (DEM_slope), exposition; (DEM_orientation), indice topographique d'humidité (DEM_TWI), indice topographique de position (DEM_TPI), Indice de protection morphométrique (DEM_MPI) facteur de vue du ciel (DEM_SVF), Indice de ciel visible (DEM_visible_sky), profondeur de vallée (DEM_valley_depth) Geomorphons ⁹ (GEOM) : ravine (GEOMORPHON_7_gully), vallée (GEOMORPHON_9_valley), éperon (GEOMORPHON_5_spur), sommet (GEOMORPHON_2_summit), dépression (GEOMORPHON_10_depression), crête (GEOMORPHON_3_ridge)	MNT de résolution 1 m (IGN-f)
Lithologie	Nature du substrat rocheux (LITH) : cristallin, : (LITH_PCry), sédimentaire (LITH_PSed), mixte (LITH_PCry_Sed), dépôts quaternaires (LITH_P_quat) et diversité lithologique (LITH_shannon)	BRGM
Composition des espèces forestières	Types d'arbres (FOREST) : décidu (deciduous), conifères (coniferous), mixte (mixed)	BD-FORET V2

6.1.2.1 Le climat

Le changement climatique sur la période 1950 - 2015 a été dérivé au sein de chaque parcelle de séries de données climatiques (températures minimales, températures maximales, températures moyennes, cumuls de précipitations) de stations situées dans une surface de 100 km de rayon à partir du centre de la zone d'étude à des altitudes allant de 1 à 2 535 mètres. Les données ont été fournies par le projet CLIM'PY (*Climate of the Pyrenees*) à partir des données des agences météorologiques espagnoles, (AEMET), françaises (Météo France) et de Catalogne. Les schémas de températures et les précipitations spécifiques à des sites ont été estimés à partir d'un modèle de régression linéaire multivariée, lancé indépendamment pour chaque site et jour par Roberto Serrano-Notivoli. Les observations les plus proches de chaque site sont les variables dépendantes et un ensemble de variables géographiques (longitude, latitude, altitude et distance à la côte) sont utilisées comme variables prédictives. Cette méthode permet d'induire, à

⁹ Theureaux O., Passy P., Feuillet T. et Birre D. (2023). « Caractérisation des formes du relief à l'échelle de bassins-versants », URL: https://rzine.fr/publication_rzine/20230425_geomorphon/.

partir d'observations fournies par un échantillon le comportement d'une population (l'ensemble des sites étudiés) relativement à une variable climatique à l'échelle du domaine spatial, avec une marge d'erreur mesurable en termes de probabilité (incertitude). Des recherches antérieures sur de vastes réseaux de stations météorologiques ont montré une performance comparable à celle dérivée de l'interpolation à l'aide d'observations de stations (Serrano-Notivoli *et al.*, 2017a ; 2017b ; 2019) suggérant que cette méthode peut servir de substitut approprié pour les changements climatiques et environnementaux à l'échelle du paysage dans les vastes zones non surveillées (absence de station météorologique).

L'altitude et la longitude ont été dérivées à partir d'un modèle numérique de terrain fourni par l'Institut français de l'Information Géographique et Forestière (IGN-f ; <https://www.ign.fr/>).

6.1.2.2 L'action anthropique

L'accessibilité des parcelles a été mesurée en fonction de la distance entre chaque parcelle et différents aménagements (parking, chemin, route, remontée mécanique, bâtiment, chemin de fer). La position de chacun de ces aménagements a été identifiée en utilisant la BD-TOPO fournie par l'IGN-f. Concernant les bâtiments, ceux-ci comprennent les refuges et les cabanes. Leur position a été fournie par les contributeurs du site [refuges.info](https://www.refuges.info/) (<https://www.refuges.info/>).

L'intégration des parcelles au sein d'un espace protégé a été notée par l'utilisation de bases de données fournies par le Muséum National d'Histoire Naturelle sur le site de l'Inventaire National du Patrimoine Naturel (INPN, <https://inpn.mnhn.fr/accueil/index>). Pour chaque type de protection, deux catégories ont été notées : les sites inclus ou exclus. Les sites protégés du terrain étudié

correspondent aux parcs naturels régionaux (PNR), aux réserves naturelles nationales (RNN), aux réserves biologiques (RB), aux réserves de chasse et de faune sauvage (RNCFS), aux arrêtés de protection de biotope (APB) et aux sites Natura 2000 (ZSC et ZPS).

L'évolution de la population communale a été quantifiée à partir des relevés établis par l'Institut national de la statistique et des études économiques entre 1876 et 2020 (INSEE ; <https://www.insee.fr/fr/accueil>). Les relevés utilisés dans ce chapitre correspondent à ceux des années 1954 et 2015. La taille des communes au sein desquels les sites sont situés a été mesurée à partir des surfaces communales fournies par OpenStreetMap (2022). Le type de surface pastorale au sein de chaque parcelle a été déterminé en utilisant Registre Parcellaire Graphique fourni par l'IGN-f.

6.1.2.3 La nature du couvert forestier

La reconnaissance dans chaque parcelle des types d'arbres dominants a été dérivée à partir de la BD-FORET v2 fournie par l'IGN. Trois catégories ont été dérivées de ce jeu de données : les forêts décidues (recouvertes d'au moins 75 % de feuillus), les forêts de conifères (recouvertes d'au moins 75 % de conifères) et les couverts forestiers mixtes (entre 50 et 75 % de feuillus en mélange avec des conifères ; IGNf, 2014).

6.1.2.4 La lithologie

La nature principale du substrat a été déterminée à partir des cartes géologiques départementales au 1:50 000^e (BD Charm-50) fournies par le Bureau de Recherche Géologique et Minière (BRGM ; <https://www.brgm.fr/fr>). Cette information

a été simplifiée en quatre catégories de substrats : cristallin, sédimentaire, dépôts quaternaires et substrats mixtes. La diversité du substrat au sein de la parcelle a été calculée à partir de l'indice de Shannon en utilisant la fonction « *diversity* » disponible sous le logiciel R à partir du package *Vegan* (Oksanen *et al.*, 2022). Lorsque le substrat est homogène au sein de la parcelle, l'indice vaut 0 et augmente avec l'hétérogénéité.

6.1.2.5 La géomorphologie

Les éléments topographiques remarquables, appelés « géomorphons », ont été identifiés en utilisant l'algorithme *geomorphons* à partir du modèle numérique de terrain de résolution d'un mètre. L'algorithme *geomorphons* est une méthode qui identifie le relief en utilisant la reconnaissance de structure développée par Jasiewicz et Stepinski (2012). Les géomorphons sont déterminés à partir d'une méthode de classification semi-automatique à partir du modèle numérique de terrain. Cet algorithme compare chaque pixel du modèle numérique de terrain aux valeurs des huit voisins visibles les plus distants, jusqu'à un maximum de la distance de recherche définie manuellement.

Les variables topographiques ont été dérivées à partir du Modèle Numérique de Terrain (RGE ALTI) de résolution d'1 mètre fourni par l'IGN-f. Ces variables incluent la moyenne et la variabilité pour chaque parcelle de la pente, de l'altitude, de l'exposition et de plusieurs indices morphométriques : l'indice topographique d'humidité (*Topographic wetness Index - TWI*), l'indice topographique de position (*Topographic Position Index - TPI*), l'indice de protection morphométrique (*Morphometric Protection Index - MPI*), le facteur de vue du ciel (*Skyview Factor -*

SVF), l'indice de rugosité de terrain (*Terrain Ruggedness Index - TRI*), la profondeur de vallée (*Valley depth*) et le ciel visible (*Visible sky*). Dans le détail :

- (a) L'indice morphométrique de protection évalue le niveau de protection du relief. Il permet de distinguer le degré d'ouverture du paysage (Yokoyama *et al.*, 2002).
- (b) L'indice de protection topographique est calculé à partir de la différence entre l'altitude d'une cellule et celle de la moyenne des cellules adjacentes (Weiss, 2001). Plus la valeur de l'indice est élevée, plus l'espace est convexe. Cet indice permet de détecter les surfaces abritées de celles qui sont exposées.
- (c) L'indice topographique d'humidité est dérivé à partir de la pente et de la surface drainée de manière à évaluer les surfaces où les masses d'eau stagnent et où l'humidité du sol est en conséquence élevée (Beven et Kirkby, 1979 ; Kopecký *et al.*, 2021).
- (d) L'indice de rugosité du terrain est calculé à partir de la somme des différences d'altitude entre chaque cellule. Cet indice permet d'explorer la rugosité des terrains, c'est-à-dire les conditions de surface et son hétérogénéité (Riley *et al.*, 1999).
- (e) La profondeur de vallée est obtenue en mesurant la différence d'altitude entre un point bas et un point haut. Comme décrit dans Feuillet *et al.* (2020), cet indice peut être un proxy des effets de la domination du relief.

6.1.3 Sélection des indicateurs de la dynamique pour les analyses

Dans ce chapitre, cinq indicateurs de la dynamique seront mobilisés dans la première partie des analyses correspondant à la hiérarchisation moyenne des facteurs impliqués dans la dynamique. Ceux-ci incluent le changement d'altitude en continu et discrétisée tel que décrit dans le chapitre 5 (5.1.2.2), le changement de forme mesuré quantitativement et décrit qualitativement ainsi que la colonisation de nouveaux pixels forestiers. L'intégration de ces quatre premiers indicateurs dans leur version continue et discrète permet de nuancer les résultats obtenus.

Dans la deuxième partie de ce chapitre correspondant à la régionalisation des analyses de la dynamique, les indicateurs catégorisés (changement d'altitude et de forme) ainsi que la colonisation sont conservés, ces derniers permettant de déceler davantage de variabilité parmi les facteurs impliqués dans la dynamique, chaque catégorie étant analysée indépendamment.

6.1.4 Analyses statistiques

6.1.4.1 Prétraitement : filtrage des facteurs redondants

Des analyses bivariées ont été réalisées pour réduire la taille de la base de données initiales. Des modèles de régression simple ont d'abord été réalisés entre chaque facteur potentiel et chaque indicateur de dynamique (recolonisation forestière, changement d'altitude, changement de forme). Seuls les facteurs significativement corrélés avec au moins l'un des indicateurs de la dynamique sont conservés pour la suite des analyses. Ensuite, pour chaque grande catégorie de facteur (voir « Variable latente » dans le tableau 13), les corrélations entre facteurs

de cette catégorie ont été calculées. Pour les facteurs hautement corrélés ($r > 0,7$) deux à deux, seul le plus associé à la dynamique est conservé, limitant ainsi les risques de multicollinéarité.

6.1.4.2 Production de la hiérarchisation moyenne des facteurs en fonction des indicateurs de la dynamique

Les variables topographiques les plus corrélées ($r > 0,7$) ont d'abord été filtrées afin de réduire leur surreprésentation dans les analyses. L'identification des variables ayant un effet significatif sur la dynamique a été réalisée par une procédure de sélection dite « pas à pas » en se fondant sur le critère d'Akaike (AIC). Le principe repose sur le fait que le modèle intègre toutes les variables, puis les retire une à une en ne gardant que celles qui minimisent l'AIC. Des modèles linéaires ont été estimés dans le cas de variables dépendantes quantitatives continues, et des modèles linéaires généralisés (modèles logistiques multinomiaux) dans le cas de variables qualitatives. Ces analyses ont été menées avec la fonction *nnet* du package *multinom* (Venables et Ripley, 2002) et la fonction *stepAIC* du package *MASS* sur R (Venables et Ripley, 2002).

6.1.4.3 Typologie des parcelles à l'échelle subrégionale

Une Analyse Factorielle Multiple (AFM) a été réalisée pour réduire l'information conservée avant le regroupement des parcelles tout en tenant compte de la structure hiérarchique des données. Les variables ont ainsi été regroupées en catégories (Pagès, 2002). L'AFM permet d'analyser à la fois les variables quantitatives comme dans une Analyse en Composantes Principales (ACP) et des variables qualitatives ventilées en catégories comme dans le cas d'une Analyse des Correspondances Multiples (ACM). Fondée sur les résultats de l'AFM qui fait la

synthèse des variables en un nombre réduit de composantes principales, une classification hiérarchique sur les composantes principales (HCPC) a été réalisée. Le nombre de groupes résultant de l'HCPC a été déterminé à partir de l'arbre de partition au niveau du nœud qui maximise la perte relative d'inertie intra-cluster. Ces deux analyses statistiques (AFM et HCPC) ont été réalisées sous R à l'aide du package FactoMineR (Le *et al.*, 2008). Pour identifier les variables qui caractérisent chaque dimension de l'AFM et au sein des groupes, la statistique du « v.test » a été calculée. Une valeur positive de v.test correspond à une surreprésentation de la modalité (pour les variables catégorielles) ou à des valeurs élevées de la variables quantifiées et *vice versa*.

6.1.4.4 Relation entre la dynamique et les types spatialisés

La relation entre la dynamique de la limite supérieure de la forêt et les types de parcelles a été déterminée par une analyse de la variance (ANOVA) et des tests de Khi^2 . L'ANOVA a été réalisée pour tester la relation entre les clusters et les indicateurs quantitatifs (colonisation). Le Khi^2 a été réalisé pour tester la relation entre les clusters indicateurs catégoriels (altitude, forme).

6.2 Résultats

6.2.1 Hiérarchisation moyenne des effets des facteurs sur les indicateurs de la dynamique

Pour chaque indicateur de la dynamique, les variables ayant un effet significatif ont été identifiées (Figure 74). L'altitude moyenne (DEM_elev_mn) apparaît comme la variable la plus commune. Seul le changement d'altitude mesuré en continu n'est pas associé à cette variable. Néanmoins, ses effets sont variables

en fonction de l'indicateur considéré (voir ci-après). L'ensemble des indicateurs sont associés à des variables de différentes catégories (topographiques, anthropisation, nature du couvert forestier) hormis le changement d'altitude catégorisé (Figure 74a), uniquement associé à des variables topographiques.

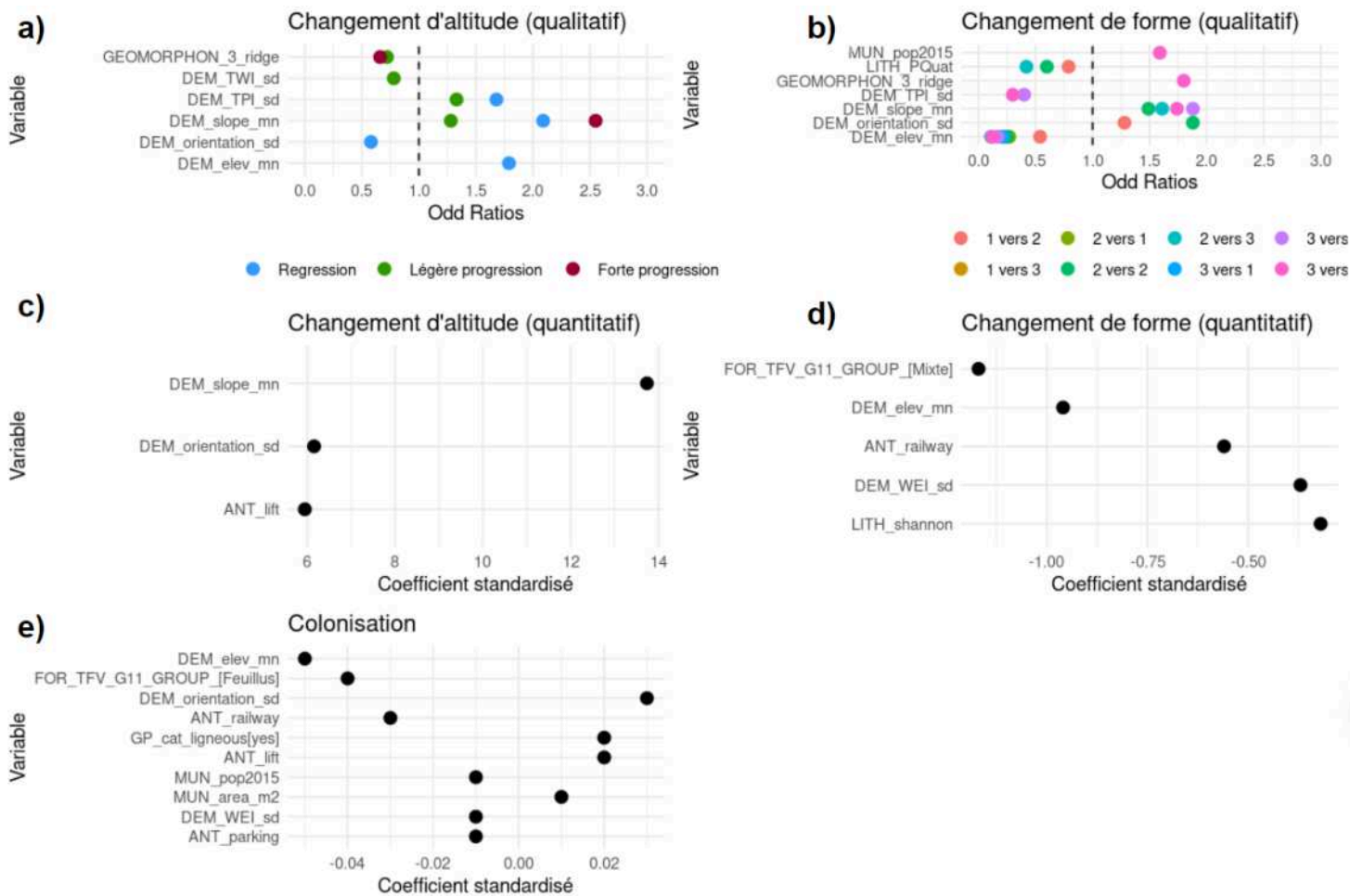


Figure 74 - Hiérarchisation des variables exploratoires ayant un effet significatif sur chaque indicateur de la dynamique à partir de régressions pas à pas. a) Identification des variables ayant un effet sur le changement d'altitude (discretisé en quatre modalités) avec stagnation comme catégorie de référence (régression logistique multinomiale) ; b) Identification des variables ayant un effet sur le changement de forme catégorisé avec la forme qui reste diffuse en catégorie de référence (régression logistique multinomiale) ; c) Identification des variables ayant un effet sur le changement d'altitude mesuré quantitativement (régression linéaire) ; d) Identification des variables ayant un effet sur le changement de forme mesuré quantitativement (régression linéaire) ; e) Identification des variables ayant un effet sur la colonisation de nouveaux pixels forestiers (régression linéaire).

6.2.1.1 Changement d'altitude

Concernant le changement d'altitude, les indicateurs qualitatifs et quantitatifs sont associés de façon différentielle avec les variables potentielles. La principale différence réside dans la complexité des deux indicateurs : le premier est associé exclusivement à des variables topographiques tandis que le deuxième intègre également une variable d'anthropisation.

Concernant le changement d'altitude catégorisé (Figure 74a), seules des variables associées aux paramètres topographiques ont un effet significatif sur cet aspect de la dynamique. Ces variables comprennent le nombre de pixels correspondant à une crête (GEOMORPHON_3_ridge), les valeurs de l'écart-type de l'indice d'humidité topographique (DEM_TWI_sd), de l'indice topographique de position (DEM_TPI_sd) et de l'orientation (DEM_orientation_sd) ainsi que la pente (DEM_slope_mn) et l'altitude moyenne au sein des parcelles (DEM_elev_mn). L'ensemble des coefficients calculés prennent comme référence les parcelles au sein desquelles la limite supérieure forestière a stagné. Par rapport à la modalité « stagnation », la pente moyenne (Odd ratios = 2,09) a l'effet le plus important pour la modalité « régression » , l'indice de variabilité de position topographique (Odd ratios = 1,33) a l'effet le plus important pour la modalité « légère progression » et la pente moyenne (Odd ratios = 2,55) pour la modalité « forte progression » .

Concernant le changement d'altitude en continu, la pente moyenne ($r = 13,74$), la variabilité de l'orientation ($r = 6,15$) et la distance à une remontée mécanique (ANT_lift ; $r = 5,94$) ont hiérarchiquement un effet significatif sur la dynamique.

6.2.1.2 Changement de forme

Les variables ayant un effet sur les indicateurs de changement de forme (qualitatif et quantitatif) varient (Figures 74b et 74d).

La population communale récente (MUN_pop2015), la présence de lithologie quaternaire (LITH_PQUAT), le nombre de pixels classifiés en tant que crête, la variabilité de la position topographique, la pente et l'altitude moyenne ainsi que la variabilité de l'orientation sont associées à l'indicateur de la variable qualitative de changement de forme (Figure 74b). Cette association est différentielle en fonction du changement de forme considéré en prenant comme référence les formes qui restent diffuses.

- L'orientation à l'effet le plus important pour le passage d'une forme diffuse à en îlot (Odd ratios = 1,28) ainsi que pour les formes qui restent en îlots (Odd ratios = 1,88) ;
- L'altitude pour le passage d'une forme diffuse à discrète (Odd ratios = 0,21), depuis en îlot vers diffuse (Odd ratios = 0,27) et de discrète à diffuse (Odd ratios = 0,21) ;
- La pente pour les formes en îlots devenues discrètes (Odd ratios = 1,61) et *vice versa* (Odd ratios = 1,88) ainsi que pour les formes restées discrètes (Odd ratios = 1,74).

La présence de forêts mixtes (FOR_TFV_G11_GROUP_[Mixte], $r = -1,17$), l'altitude moyenne ($r = -0,96$), la proximité avec un chemin de fer (ANT_railway ; $r = -0,56$), l'écart-type de indice d'exposition au vent (DEM_WEI_sd ; $r = -0,37$) et la diversité lithologique (LITH_shannon, $r = -0,32$) ont, dans cet ordre hiérarchique, un

effet sur le changement de forme quantitatif (Figure 74c). Des valeurs élevées de chacun de ces facteurs sont associées à des changements de forme plus faibles.

6.2.1.3 Colonisation de nouveaux pixels forestiers

Concernant la colonisation de nouveaux pixels forestiers, 10 variables ont un effet significatif sur cet indicateur de la dynamique. Ces variables incluent la population communale récente, la taille communale (MUN_area_m2), la présence de ligneux au sein des surfaces pastorales (GP_cat_ligneous[yes]), l'exposition au vent (DEM_WEI_sd), l'orientation, l'altitude moyenne et la distance à une voie de chemin de fer, un parking (ANT_parking) et une remontée mécanique (ANT_lift). L'altitude ($r = -0,05$) et la présence de forêts de feuillus ($r = -0,04$) sont hiérarchiquement les deux variables ayant l'effet majeur sur cet indicateur de la dynamique.

6.2.2 Analyse des effets des facteurs potentiels par sous-régions

6.2.2.1 Réduction de l'information par les analyses bivariées et l'AFM

A partir du jeu de données initial, 44 des 94 variables exploratoires ont été conservées pour les analyses. Celles-ci incluent l'altitude moyenne des sites, le type d'essences forestières, 21 variables relatives à la topo-géomorphologie, 3 variables relatives au climat, 14 relatives à la pression anthropique et 4 relatives à la lithologie.

Les trois premières dimensions de l'AFM incluent 31,8 % de la variance expliquée avec respectivement 16,0 %, 8,8 % et 7,0 % pour la première, seconde et troisième dimension (Figure 75).

L'altitude (21,7 %), les caractéristiques climatiques (19,4 %), le type d'essence forestière (16,9 %) et l'accessibilité (14,3 %) contribuent le plus à la construction de la première dimension. Les caractéristiques géomorphologiques et climatiques (25,0 % et 19,4 % respectivement), les caractéristiques agro-pastorales (13,3 %) et le statut d'appartenance à une aire protégée (12,0 %) contribuent le plus à la construction de la deuxième dimension. Le statut d'appartenance à un site protégé (36,8%), les caractéristiques agro-pastorales (22,3%) et la proximité d'aménagements facilitant l'accessibilité (19,1 %) contribuent le plus à la troisième dimension (Tableau 14).

Tableau 14 - Contribution des groupes de variables à la construction des dimensions de l'AFC.

Catégorie de variable	Nom dans les analyses	Dimension 1	Dimension 2	Dimension 3
Altitude	ELEVATION	21,7 %	4,1 %	1,0 %
Climat	CLIMATE	19,4 %	19,4 %	2,7 %
Type d'essence forestière	FOREST	16,9 %	1,5 %	4,0 %
Accessibilité (proximité d'un aménagement)	FACILITIES	14,3 %	10,8 %	19,1 %
Lithologie	LITH	10,2 %	2,8 %	19,9 %
Topo-géomorphologie	GEOM	6,9 %	25,0 %	6,1 %
Caractéristiques communales	MUNICIPALITY	6,4 %	11,0 %	4,0 %
Statut de protection	PROTECTION	2,7 %	12,0 %	36,8 %
Caractéristiques agro-pastorales	AGROPASTORALISM	1,60 %	13,3 %	22,3 %

Concernant les variables quantitatives, la première dimension est positivement corrélée ($r > 0,5$) avec l'altitude moyenne ($r = 0,88$), l'évolution des températures moyennes ($r = 0,82$), la proportion de roches cristallines ($r = 0,54$) et le taux d'évolution de la population entre 1954 et 2015 à l'échelle communale ($r = 0,53$). A l'inverse, la première dimension est négativement corrélée ($r < -0,5$) avec la distance à une ligne de chemin de fer ($r = -0,65$) et la proportion de roches

mixtes ($r = -0,54$). La seconde dimension est positivement corrélée ($r > 0,5$) avec la pente moyenne ($r = 0,73$) et la variabilité de l'altitude à l'intérieur de la parcelle ($r = 0,67$). A l'inverse, la deuxième dimension est négativement corrélée ($r < -0,5$) avec la valeur moyenne de l'indice de vue du ciel (SVF, $r = -0,72$) et la moyenne de l'indice de ciel visible ($r = -0,72$).

Concernant les variables qualitatives catégorielles, les forêts formées de conifères sont surreprésentées le long de la première dimension (v.test = 19,3). Le long de la seconde dimension, les parcelles incluses dans un PNR (v.test = 12,4), sans surfaces pastorales herbeuses (v.test = 12,0) sont surreprésentées. Les surfaces agro-pastorales ligneuses (v.test = 14,7), les parcelles incluses dans une RNN et un PNR (v.test = 14,0 et 12,8 respectivement) sont surreprésentées le long de la troisième dimension.

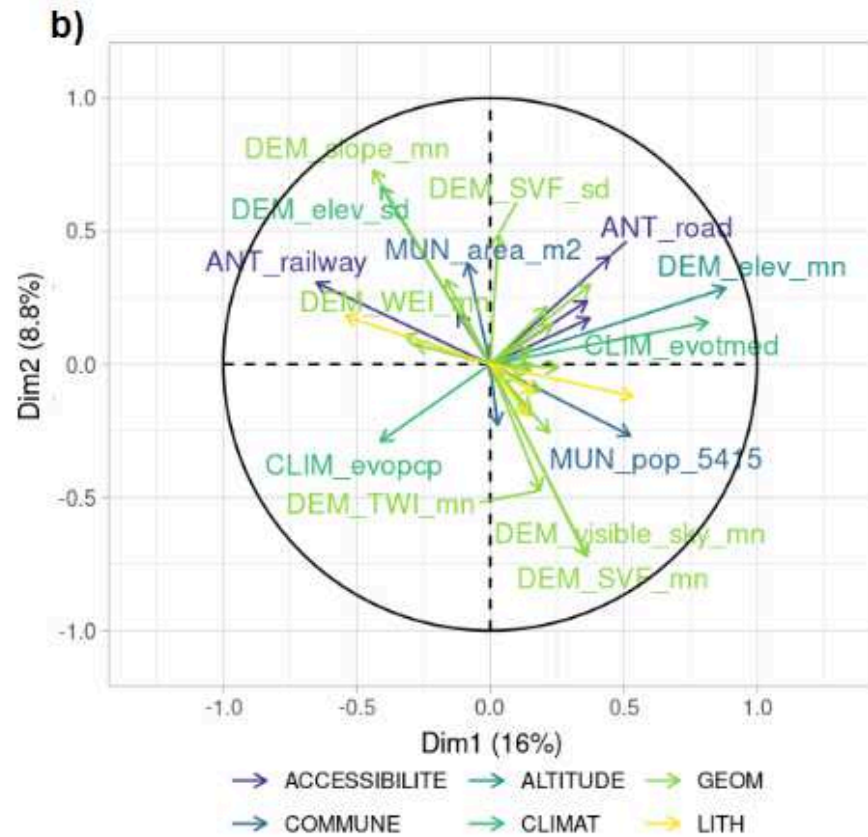
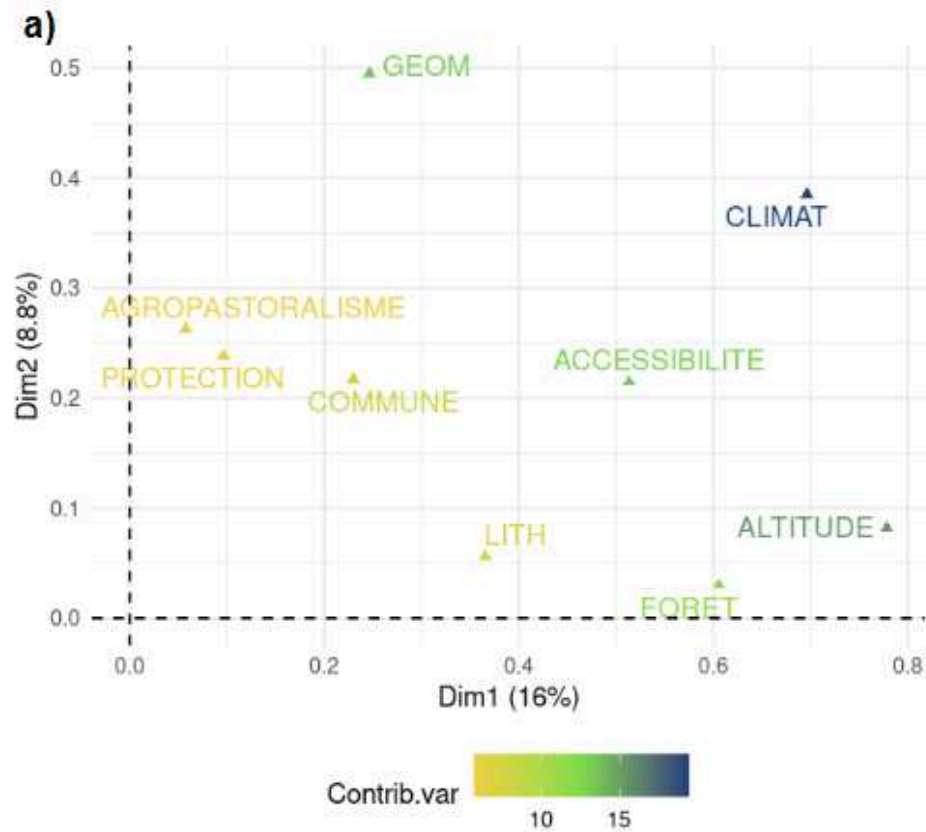


Figure 75 - a) Groupes de variables ressortant de l'analyse factorielle multiple (AFM). Les couleurs indiquent la valeur de la contribution de ces groupes à la construction de ces axes (voir l'échelle de couleur) et b) Corrélation des variables des différents groupes décrivant les caractéristiques des parcelles. La longueur de la flèche indique la qualité de la représentation de chacune des variables. Les couleurs indiquent la catégorie à laquelle la variable appartient.

6.2.2.2 Caractérisation des groupes

Trois groupes ont été distingués par l'HCPC (Figure 76). Le premier groupe (n = 218) est surreprésenté sur la deuxième et la troisième dimension (v.test = 9,4, $p < 0,05$ et v.test = 5,3, $p < 0,05$ respectivement) et sous-représenté sur la première dimension (v.test = -18,7, $p < 0,05$). Le deuxième groupe (n = 184) est sous-représenté sur les trois dimensions (v.test = -2,4 ; -16,0 et -10,0 respectivement pour les première, seconde et troisième dimensions, $p < 0,05$). Le troisième groupe (n = 224) est sur-représenté sur les trois premières dimensions (v.test = 20,9 ; 5,9 ; 4,1 respectivement pour les première, seconde et troisième dimension, $p < 0,05$). Les valeurs des variables utilisées pour la construction des groupes varient parmi les trois groupes (Figure 77).

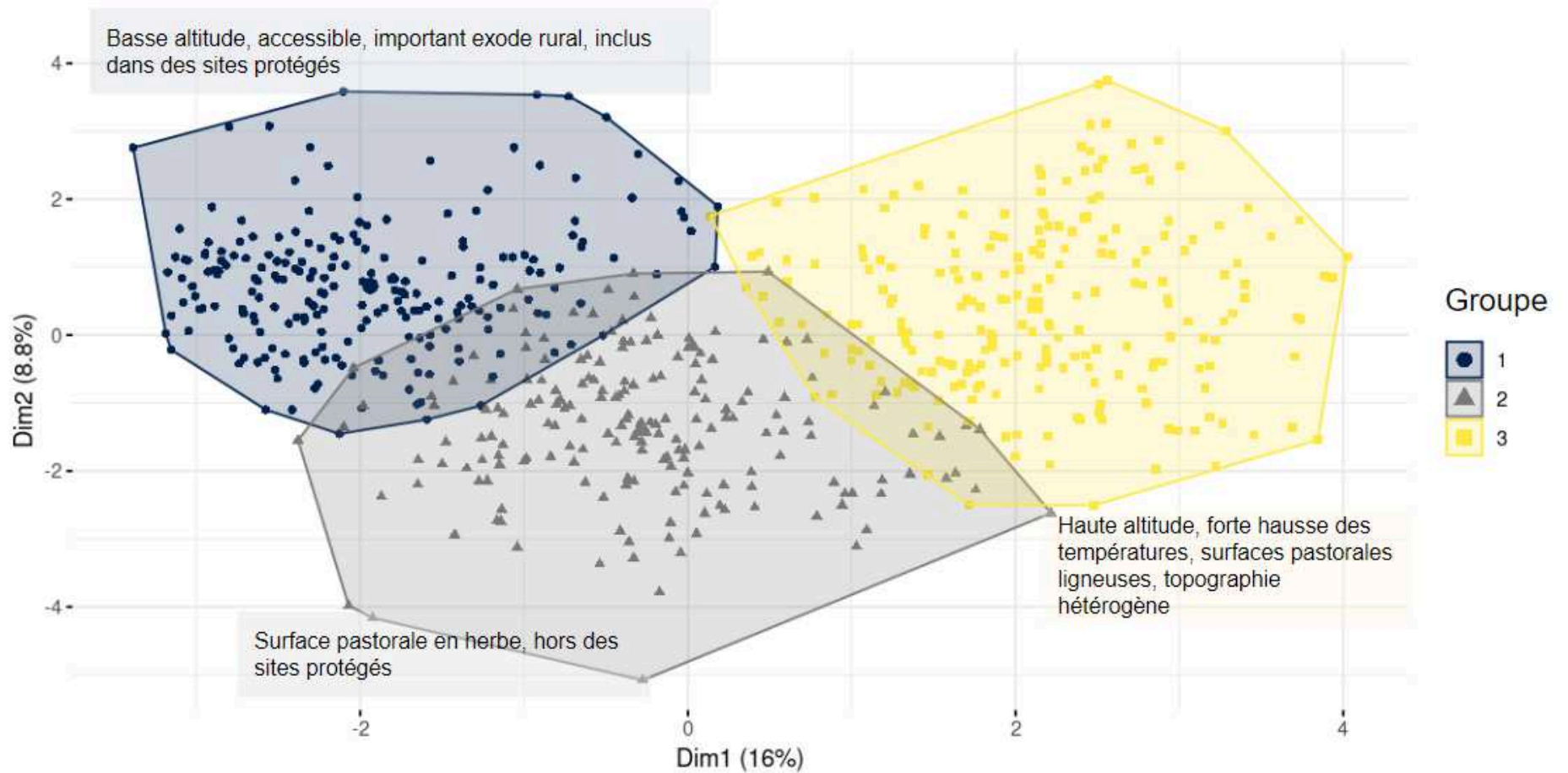


Figure 76 - Représentation des groupes distingués à partir des résultats de l'AFM et description de leurs principales caractéristiques. La partition représentée correspond à celle maximise la perte d'inertie intra-groupe.

Le premier groupe est caractérisé par des sites situés au sein de communes de grande taille (moyenne = 68,8 km²) qui ont connu une forte baisse de leur population (moyenne = -53,4 %). Ces sites sont généralement accessibles par plusieurs moyens. Ils sont situés dans les PNR et les réserves biologiques, mais très peu dans les RNN. Les surfaces pastorales sont majoritairement reconquises par les ligneux et les arbres présents sont majoritairement des feuillus. Ces sites sont caractérisés par une faible altitude (moyenne = 1 581,6 m). Sur le plan climatique, ces parcelles ont connu une diminution légère de leurs précipitations (taux d'évolution moyen = -7,8). Le substrat y est généralement homogène et est formé soit de roches cristallines, soit de roches sédimentaires, avec un relief généralement protecteur, mais souvent exposé au vent (Figure 77).

Le deuxième groupe est caractérisé par des sites situés dans des communes plus petites que le groupe 1 (moyenne = 45,8 km²). Ce sont aussi des sites de basse altitude (moyenne = 1 648 m). Ils sont également accessibles et généralement situés en dehors des réserves nationales ou des réserves biologiques. Les surfaces pastorales y sont principalement constituées d'herbacées, parfois en sous-bois pâturés. Les sites sont favorables à l'accumulation d'eau. Les températures ont légèrement augmenté et les précipitations ont légèrement diminué au sein de ces parcelles (Figure 77).

Le troisième groupe est caractérisé par des parcelles situées dans des communes dont la population a diminué (moyenne = -11,3 %), sont peu accessibles et, contrairement aux deux premiers groupes, plutôt à haute altitude (moyenne = 2 194,0 m). Les changements climatiques y sont plus sensibles avec des températures qui ont fortement augmenté (taux d'évolution moyen = 31,2 %),

contrairement aux précipitations qui ont diminué (taux d'évolution moyen = -15,5 %). Les essences arborées sont majoritairement résineuses et les espaces pastoraux sont significativement lignifiés ('absence d'espaces herbeux). Ces sites sont souvent placés au sein de réserves nationales, le substrat est constitué de roches cristallines, parfois couvertes par des sédiments quaternaires.

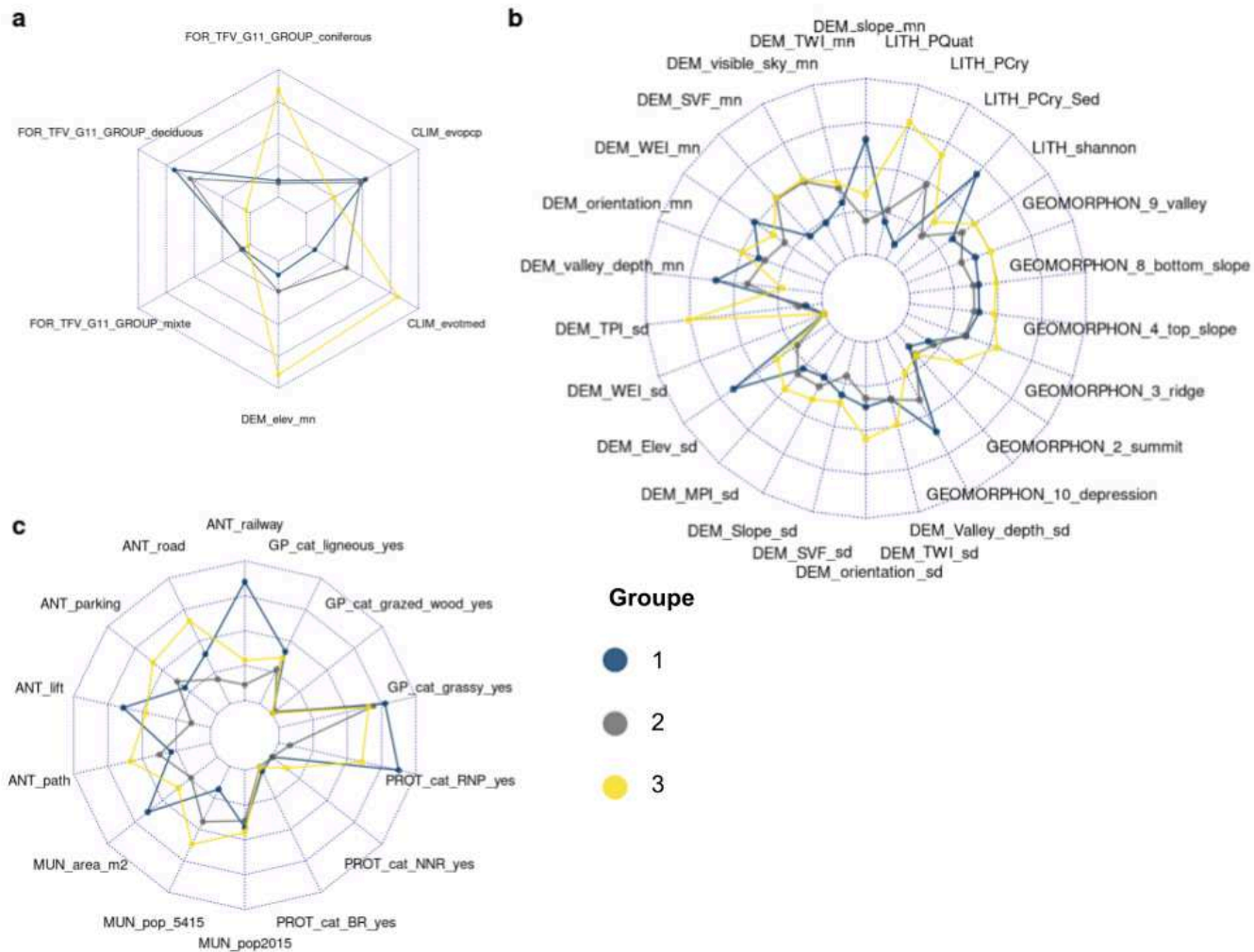


Figure 77 - Caractérisation des trois groupes déterminés en fonction de leurs caractéristiques environnementales. Diagramme en radar pour a) le climat, l'altitude et la composition forestière, b) les caractéristiques géomorphologiques et c) la pression anthropique (accessibilité, aires protégées, agro-pastoralisme). Les unités des axes ont été standardisées.

6.2.2.3 Analyse de la relation entre les groupes et les indicateurs de la dynamique

Concernant le changement de forme, les sites du groupe 1 sont surreprésentés dans les catégories de passage d'une forme en îlot à une forme discrète ou inversement, mais aussi dans les sites où la forme est restée discrète ou en îlot. A l'inverse, ces sites du groupe 1 sont sous-représentés dans la catégorie des formes qui restent diffus ou passent de diffus à îlot. Les sites du groupe 2 sont surreprésentés dans la catégorie de sites qui sont passés d'une forme en îlot vers une forme diffuse et sous-représentés dans les sites qui ont gardé une forme diffuse. À l'inverse, les sites du groupe 3 sont surreprésentés dans cette catégorie des formes restées diffuses ou celles passant d'un mode diffus à un mode en îlot. Ce groupe 3 est sous-représenté dans presque toutes les autres catégories (à l'exception des sites passés d'une forme discrète à une forme diffuse ; Figure 78a).

Concernant le changement d'altitude, le contraste entre les groupes est bien marqué. Les sites du groupe 1 sont sous-représentés dans la catégorie « stagnation », mais surreprésentés dans la catégorie « forte progression ». Les sites du groupe 2 sont sous-représentés dans la catégorie « régression » et surreprésentés dans la catégorie « stagnation ». Enfin, les sites du groupe 3 sont surreprésentés dans la catégorie « régression » mais sous-représentés dans la catégorie « forte progression » (Figure 78b).

Concernant la recolonisation par les arbres, le groupe 2 est celui où elle est la plus importante (moyenne = 0,21 pour le groupe 2, contre 0,19 et 0,18 respectivement, pour les groupes 1 et 3, Figure 78c)

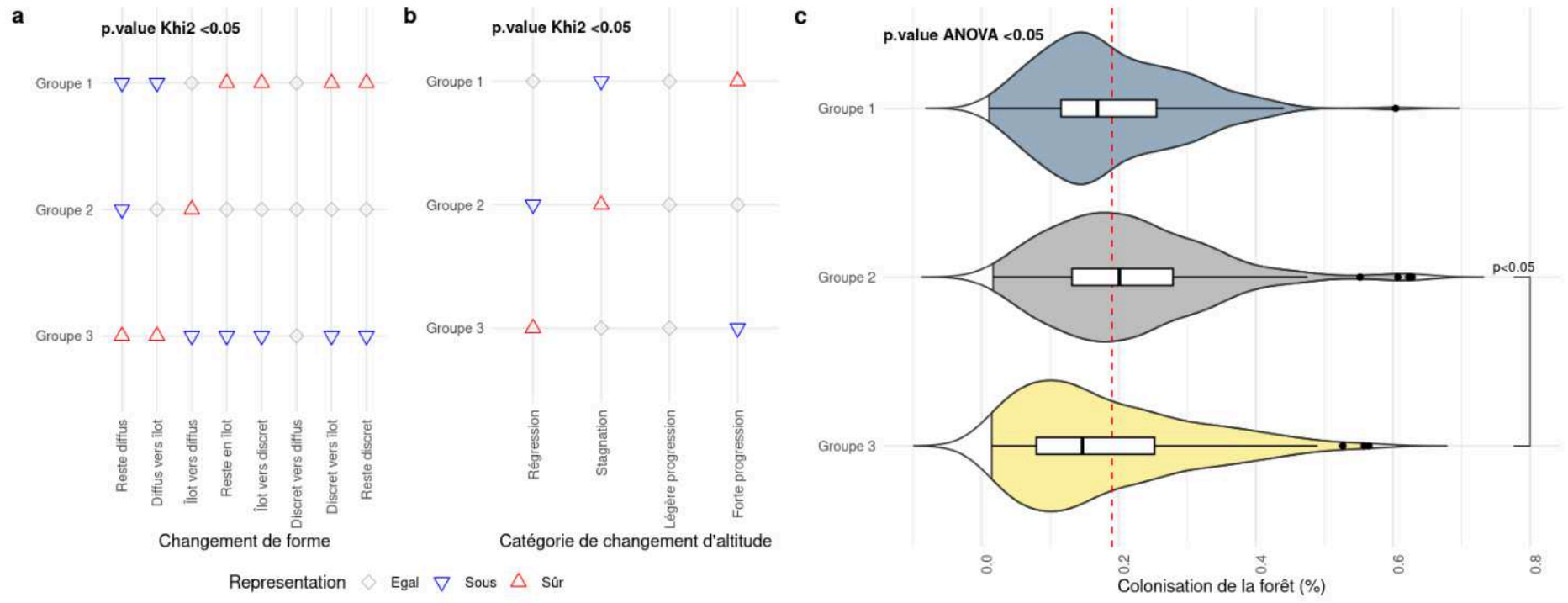


Figure 78 - Nombre de sites au sein de chaque catégorie (a) de changement de forme et (b) de changement d'altitude et (c) distribution de la variable du taux de colonisation de la forêt.

6.2.2.4 Représentation spatiale des groupes

Un effet ouest-est est clairement mis en évidence par la cartographie des sites en fonction de leur appartenance aux groupes (Figure 79). Le groupe 1 est majoritairement localisé à l'ouest de la zone étudiée majoritairement au sein du département de l'Ariège. À l'inverse, les sites du groupe 3 sont majoritairement localisés dans la partie est des Pyrénées-Orientales du massif du Canigou à l'Est vers le Carlit à l'Ouest. Les sites du groupe 2 sont en position intermédiaire entre les deux précédents.

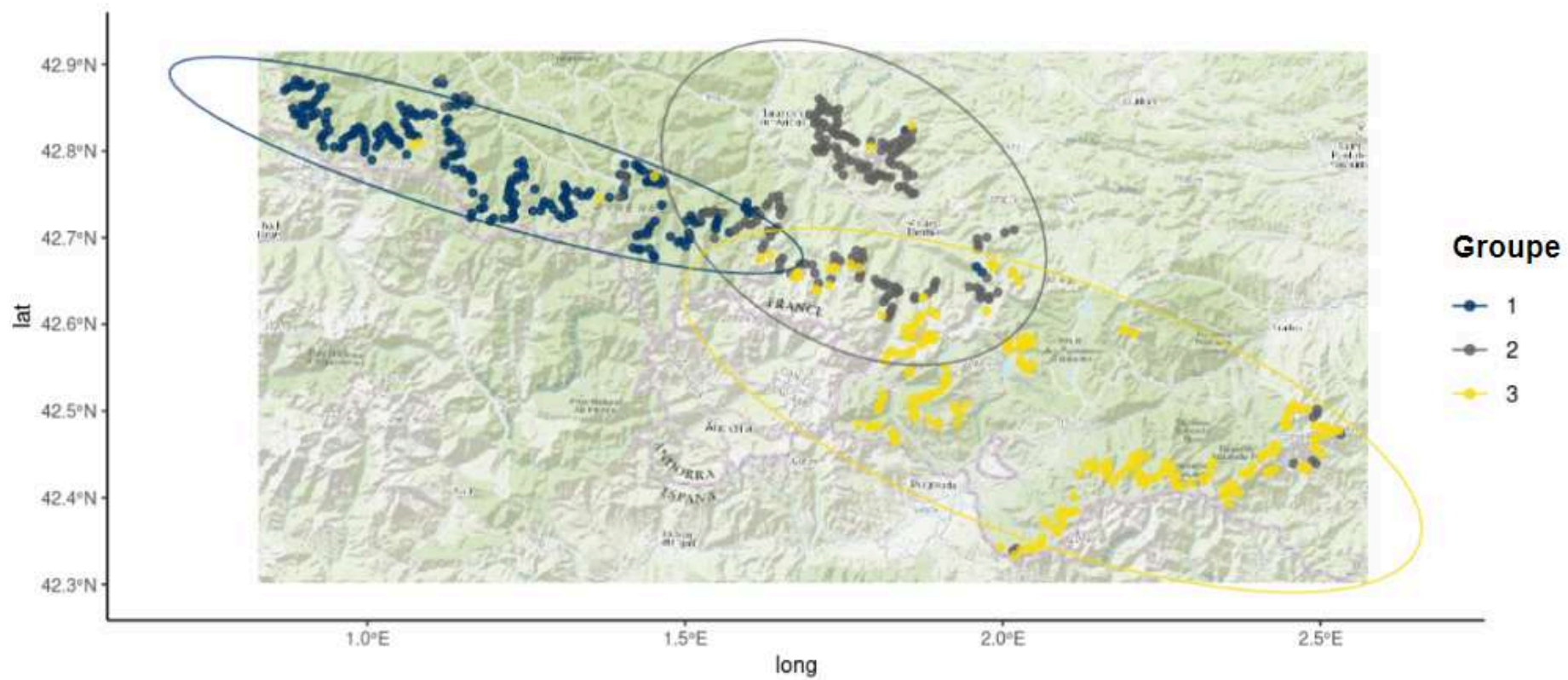


Figure 79 - Cartographie des sites en fonction de leur appartenance aux groupes environnementaux au sein du terrain étudié.

6.3 Discussion

6.3.1 Une hiérarchisation moyenne qui révèle la sensibilité différentielle des indicateurs de la dynamique aux facteurs testés

Les analyses des deux premières sections de ce chapitre 6 ont montré que les indicateurs de dynamique sont associés de façon différentielle aux variables explorées et qu'une hiérarchie est identifiable pour chacun. La hiérarchie de leurs effets varient également entre variable et entre les modalités d'une même variable. Ce résultat confirme la nécessité d'étudier la dynamique de la limite supérieure de la forêt au travers de plusieurs indicateurs, sans se focaliser uniquement sur le changement d'altitude. Ce résultat rejoint les conclusions que nous avons présentées dans Feuillet, Birre *et al.* (2020).

Ainsi l'analyse a-t-elle permis de déceler une multidimensionnalité variable selon les cinq indicateurs., L'indice de (re)colonisation par les arbres est en particulier associé à cinq catégories de variables (topographie, couvert forestier, présence d'aménagements anthropiques, espaces agropastoraux, caractéristiques communales) révélant une grande complexité tandis que le changement d'altitude n'est significativement associé qu'à des variables topographiques.

Cette hiérarchisation moyenne des facteurs met en évidence de grandes tendances à l'échelle de l'ensemble des parcelles. En particulier le rôle prépondérant de l'altitude (suivant que la limite supérieure de la forêt ait été fortement surbaissée par l'action anthropique ou non) pour la quasi-totalité des indicateurs de la dynamique est clairement révélé. Aussi, l'absence de variables climatiques autre que l'effet de l'altitude sur les températures souligne l'importance plus réduite ou

contradictoire du climat à cette échelle d'analyse. contrairement au rôle majeur que celui-ci joue lorsque l'on en reste aux échelles régionale ou supra-régionale.

6.3.2 L'importance des conditions de sites

6.3.2.1 Les trajectoires agro-pastorales et les contraintes climatiques, des clés de lecture de la géographie d'échelle régionale de la limite supérieure de la forêt

Les analyses menées dans la deuxième partie de ce chapitre 6 focalisée cette fois-ci sur un découpage en sous-ensembles régionaux ont révélé le rôle des trajectoires agro-pastorales, facteur difficilement observable et mesurable directement au sein de la zone étudiée. Ces signaux révélés par la distribution des trois groupes permettent d'expliquer les tendances observées à l'échelle régionale.

Le groupe 1 montre le rôle joué par le maintien de l'activité agro-pastorale révélée à l'ouest

Les sites du premier groupe s'étendent au sein des massifs du Maubermé jusqu'au massif du Montcalm à l'est. La quasi-totalité des sites se situent au sein du PNR des Pyrénées Ariégeoises. Les limites supérieures forestières comprises au sein de ces parcelles sont les plus basses de la zone étudiée. Cette altitude fortement en deçà de l'altitude maximale théorique des limites supérieures forestières pyrénéennes, entre 2 100 et 2 500 mètres d'altitude (voir chapitre 2), explique la surreprésentation de ces sites dans la catégorie « forte progression » altitudinale, les conditions climatiques n'étant pas limitantes et concernent probablement des sites où l'activité agro-pastorale a localement diminué. Néanmoins ces parcelles sont également caractérisées par une forte accessibilité

(présence de chemins, de parkings et de routes à proximité) et ont subi un exode rural à partir du milieu du XX^e siècle assez tardif et moins marqué que dans les autres groupes (comme cela avait été montré dans la revue bibliographique présentée dans le chapitre 3). Ces deux éléments se traduisent par une plus grande quantité de sites présentant des surfaces pastorales maintenues en herbe suggérant un maintien de l'activité agro-pastorale de manière générale et résultant en limite supérieure forestière que dans le secteur central de la zone étudiée (groupe 2).

Les contraintes environnementales encore faibles à cette altitude ne permettent néanmoins pas le blocage de la progression forestière comme en atteste la surreprésentation de ces parcelles dans la catégorie des sites dont la limite supérieure forestière a le plus fortement progressé (groupe 1). Cette progression est modulée par une recolonisation par les arbres moins importante. Ce double phénomène est révélé par les formes de la limite supérieure au sein de ces groupes. Le groupe 1 est le seul au sein duquel le maintien du paysage ou son passage vers une forme discrète est surreprésenté. Ce maintien de la pression agropastorale est caractéristique de l'existence d'une perturbation forte au-delà de la limite supérieure actuelle de la forêt (Bader *et al.*, 2021). En regard des résultats du chapitre 5, ceci confirme l'impact de la pression agropastorale sur la dynamique de la limite supérieure de la forêt.

Le groupe 2 : une zone de transition dans le secteur central du terrain d'étude

Dans la partie centrale de la zone étudiée, notamment au niveau des massifs de l'Aston et de Tabe, les trois groupes de parcelles sont présents, mais une forte majorité de ces parcelles correspondent au groupe 2. Les parcelles des groupes 1 et

3 traduisent des écarts locaux à la tendance générale du cœur de la zone étudiée. Les parcelles du groupe 2 présentent globalement des caractéristiques environnementales intermédiaires entre celles des sites des groupes 1 et 3. Elles correspondent aux parcelles qui ont le plus fort taux de recolonisation forestière bien que cela ne se traduise pas nécessairement par une progression notable en altitude de la limite supérieure de la forêt (surreprésentation de la stagnation de la limite). Ce sont cependant des sites qui ne sont pas non plus associés à une dynamique régressive, mais qui montrent une forme initiale en îlot devenue une forme diffuse. Ces caractéristiques traduisent une trajectoire agro-pastorale intermédiaire entre les deux autres groupes.

Le groupe 3 : des parcelles en position plus élevées, plus contraintes par les conditions climatiques à l'est

À l'inverse du groupe 1, les sites du groupe 3 situés très majoritairement dans la partie est du terrain, du Carlit au Puigmal puis au Canigou, présentent les altitudes moyennes les plus élevées pour la limite supérieure actuelle de la forêt. À ces altitudes, les conditions climatiques sont moins favorables à une recolonisation forestière rapide, le risque de dépérissement des arbres lié à cette rigueur étant grand ; de plus, la diminution des précipitations est ici plus importante, comme montré par les analyses pour ces parcelles. Il s'agit aussi d'un secteur qui a été largement reboisé depuis le milieu du XX^e siècle par les services du RTM en réponse aux aléas environnementaux forts dans le secteur du Canigou en particulier (voir chapitre 3). Ceci explique la sous-représentation des sites de ce groupe dans la catégorie de forte progression altitudinale et, au contraire, leur surreprésentation dans la catégorie de régression altitudinale. La colonisation par les arbres est en

conséquence, pour les dernières décennies, significativement inférieure à celle observée dans le deuxième groupe.

De plus, ces sites sont les moins accessibles des trois groupes, rendant ainsi complexe le maintien de l'activité agro-pastorale. Même ralentie par les contraintes climatiques, cette dynamique montre des formes diffuses ou en îlots, témoignant d'une dynamique progressive de la limite supérieure de la forêt. Ces deux aspects de la dynamique (forme progressive, mais progression ralentie, Bader *et al.*, 2021) confirment que ce sont les causes climatiques qui sont ici déterminantes dans la dynamique de la limite supérieure de la forêt, comme cela a été décrit dans le chapitre 5.

6.3.2.2 Les nuances locales : les écarts au modèle agro-pastoral régional mis en évidence

Localement, des sites s'écartent de ces tendances générales discutées dans la sous-section précédente. Ces derniers traduisent des particularités locales qui influent sur la dynamique observée dans ces parcelles. Dans le secteur du Puigmal, les caractéristiques du groupe 1 sont présentes sur un nombre significatif de sites. Dans ce secteur, ces parcelles sont pourtant particulièrement bien accessibles (par exemple présence d'un parking au-dessus de la limite supérieure actuelle de la forêt), ce qui devrait se traduire par davantage de sites appartenant au groupe 2 ou 3. A l'inverse, ponctuellement des sites du groupe 3 sont présents dans la zone où le groupe 1 est dominant notamment au cœur du Valier, du Rouch Certescans ou du Montcalm. Il s'agit de sites présentant des caractères contrastés mais contigus.

Les analyses ont aussi révélé l'hétérogénéité du secteur central suggérant des dynamiques complexes qu'il apparaît nécessaire d'étudier à une échelle plus

fine, notamment au niveau de l'Aston et, dans une moindre mesure, du Carlit. La complexité est révélée d'une part par la forte représentation de parcelles appartenant au groupe 2 (lui-même présentant des caractéristiques intermédiaires aux groupes 1 et 3), d'autre part, la présence de sites de ces deux autres groupes en mélange traduisant le caractère limitrophe et transitionnel de ce secteur central de la zone étudiée.

Ces singularités montrent des dynamiques locales contradictoires avec la tendance générale et dérogeant au modèle agro-pastoral révélé régionalement. Ces premiers éléments apportent une première justification à l'emboîtement des échelles privilégiées dans le cadre de la thèse, ainsi que la considération des analyses locales (passage à une échelle plus fine dans la suite du manuscrit).

6.3.2.3 Limites et perspectives

La méthode utilisée dans ce chapitre a été efficace pour détecter des dynamiques régionales et leur structure spatiale. Cependant, la méthode de regroupement choisie ici (classification hiérarchique sur composantes principales) affecte nécessairement les résultats obtenus.

Ainsi, la méthode par groupes reste partielle, certains facteurs n'étant quantifiables qu'à échelle régionale. Ce manque au niveau de ces facteurs est à l'origine d'une certaine imprécision des résultats aux échelles plus fines. Ceci est bien montré par le caractère mixte des dynamiques discutées dans la sous-section précédente. Les secteurs dérogeant au modèle régional ne peuvent pas être expliqués par les facteurs explorés dans ce chapitre. Cette limitation méthodologique fournit un second argument à la nécessité du passage à une échelle plus fine, certains facteurs ne pouvant pas être appréhendés et mesurés à l'échelle régionale.

Finalement, cette étude confirme l'importance de la distinction des cas généraux, c'est-à-dire les parcelles s'inscrivant dans le modèle régional fondé sur la variation d'ouest en est des trajectoires agro-pastorales, et, des cas singuliers non expliqués par ce cadre.

Conclusion du chapitre 6

L'étude de la limite supérieure de la forêt à partir des analyses présentées dans les chapitres 4 et 5 établit d'une part l'importance de prendre en compte dans leur multiplicité les indicateurs de la dynamique de cette limite, mais également la nécessité de varier les échelles d'analyse en les articulant. La hiérarchie des facteurs appréhendée par sa tendance générale dans un premier temps a ainsi pu être réévaluée aux échelles plus fines soulignant ainsi la différenciation régionale ouest-est engendrée par le rôle majeur joué par les conditions de sites dans les dynamiques observées.

Dans le cas de notre terrain de la partie orientale des Pyrénées françaises, l'étude corrobore les éléments apportés par la revue de la littérature scientifique présentée dans le chapitre 2 et valide ainsi la méthodologie qui avait été adoptée pour certifier et préciser ce qui avait été vu dans cet état de l'art. Ce travail a montré la dichotomie est-ouest de la dynamique de la forêt, reposant sur une utilisation agro-pastorale mieux maintenue à l'ouest et de confirmer de manière générale la perturbation durable et prononcée de cette action anthropique sur les schémas naturels d'évolution spatio-temporelle de la limite supérieure de la forêt. Finalement, le contraste régional est - ouest et les singularités révélées ici confirment l'adéquation de la méthode par emboîtement d'échelles choisie pour cette thèse.

Chapitre 7 - La variété à l'échelle locale de la dynamique de la limite supérieure de la forêt

Introduction du chapitre 7

Le chapitre 6 a montré que les effets des facteurs impliqués dans la dynamique de la limite supérieure de la forêt s'appréhendent à différentes échelles. Le rôle du climat, en particulier, est masqué aux échelles fines, surtout dans un massif comme les Pyrénées où la limite est, de nos jours, très au-dessous de sa position supérieure potentielle déterminée par le changement climatique actuel. Dès lors, l'aspect régional exploré dans le chapitre précédent reste insuffisant pour une compréhension des effets de l'ensemble des facteurs, notamment du fait de l'impossibilité de prendre en compte des facteurs variant à l'échelle stationnelle tels que la granulométrie du sol, les interactions entre espèces végétales, la structure fine du couvert arboré ou encore la microtopographie. Or, chacun de ces paramètres peut affecter directement ou indirectement la dynamique locale et apporter des éléments d'interprétations qui n'étaient jusqu'alors pas discernables.

La géographie affinée à l'échelle de la parcelle proposée dans ce chapitre permet de prendre en compte ces paramètres stationnels. Un sous-échantillonnage stratifié par dynamique à partir des résultats du chapitre 5 a été réalisé et a orienté la sélection de 29 parcelles pour un inventaire des effets de ces paramètres agissant à l'échelle microlocale. La méthode appliquée pour cette étape est fondée sur la collecte de données sur le terrain concernant la biodiversité végétale, le couvert arboré, la microtopographie et la granulométrie permettant de caractériser finement les parcelles inventoriées. La collecte est couplée à l'analyse statistique des données.

Les objectifs principaux de ce chapitre sont : 1) l'acquisition sur le terrain de données environnementales indiscernables aux échelles précédemment explorées ; 2) l'estimation des associations entre ces facteurs potentiels et les indicateurs de la dynamique de la limite forestière.

A partir de la revue bibliographique exposée dans le chapitre 1, les hypothèses posées pour chacune des catégories de facteurs relevés sur le terrain sont présentées dans le tableau de synthèse ci-après :

Tableau 15 - Hypothèses sur les processus sous-jacents associé avec les différentes dynamiques.

Facteur	Hypothèse des effets sur la dynamique
Propriétés du sol et la microtopographie	<ul style="list-style-type: none"> a) La profondeur et la texture du sol modulent les capacités de rétention du sol et de stockage des nutriments et influencent la capacité des arbres à s'implanter (Mueller <i>et al.</i>, 2016a) b) La taille des grains composant les sols ont une incidence sur l'infiltration d'eau dans les sols. Des grains grossiers permettent une meilleure infiltration de l'eau (Shay, 2023). c) La raideur de la pente est associée à une progression altitudinale plus importante du fait de la plus courte distance à parcourir pour les graines (Weisberg <i>et al.</i>, 2013 ; Feuillet <i>et al.</i>, 2020).
Nature et structure du couvert arboré et végétal	<ul style="list-style-type: none"> a) La présence d'abris fournis par la végétation et notamment les arbrisseaux permettent une protection des semis face à la prédation et favorise donc la régénération du couvert arboré en particulier en zones pâturées (Ameztegui <i>et al.</i>, 2015) b) La présence d'arbre et d'arbustes à proximité des semis fournit un abri aux semis face aux conditions environnementales notamment le vent en favorisant l'accumulation de neige protectrice (Bonanomi <i>et al.</i>, 2021) Ces derniers modifient les propriétés du sol localement en particulier au-delà de la forêt dense notamment en augmentant l'humidité et la teneur en nutriments du sol (Gómez-Aparicio <i>et al.</i>, 2005) c) Les espèces présentes au niveau de la limite supérieure de la forêt ont des tolérances aux contraintes environnementales (humidité, température, etc.) variables et sont d'autant plus sensibles que l'espèce considérée est au-delà de son implantation optimale (Barbeito <i>et al.</i>, 2012 ; Ameztegui et Coll, 2013). d) La richesse spécifique des plantes vasculaires augmentent avec l'altitude jusqu'à un seuil au-delà duquel elle diminue due aux conditions environnementales (Fontana <i>et al.</i>, 2020). La richesse augmente au sein de l'écotone (Battlori <i>et al.</i>, 2009).

7.1 Matériels et méthodes

29 parcelles ont été inventoriées pendant les campagnes de terrain menées en 2021 et 2022 (Figure 80 et 81). Ces différents sites sont répartis au sein de la zone d'étude. Le protocole mis en place visait à effectuer des mesures et des observations ne pouvant être obtenues par l'analyse d'images (chapitre 6) et à tester des facteurs dont l'hypothèse de leur relation avec la dynamique de la limite supérieure forestière a été exposée dans le chapitre 1 de la thèse. Les relevés

effectués au sein de chaque parcelle sont situés dans la forêt fermée, au sein de l'écotone et sur les formations herbacées de prairie et de pelouse (7.1.1).

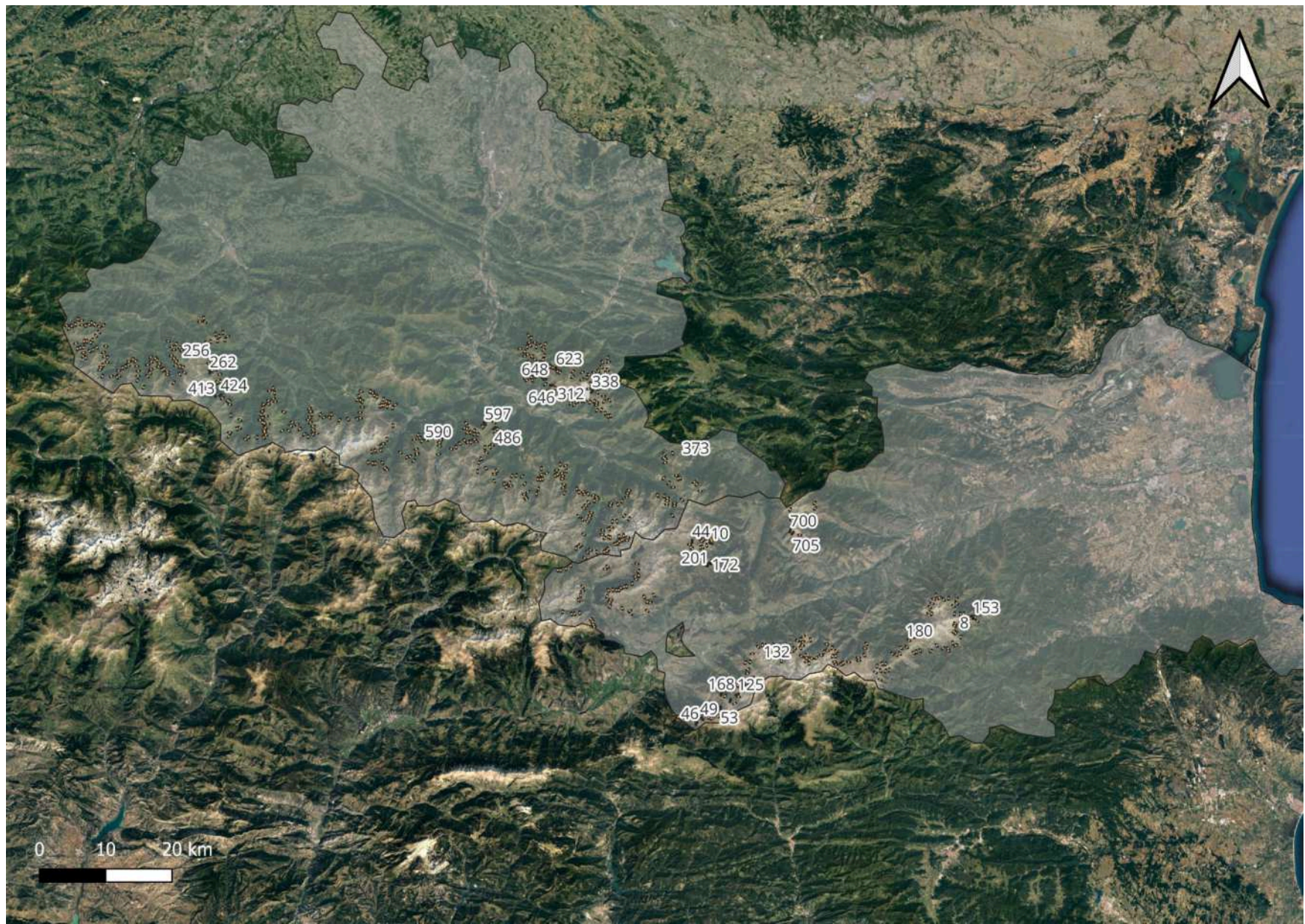


Figure 80 - Localisation des parcelles (n = 29, matérialisées par leur identifiant) parmi l'ensemble des parcelles (n = 648, points oranges) inventoriées sur le terrain et photographies représentatives de ces parcelles.

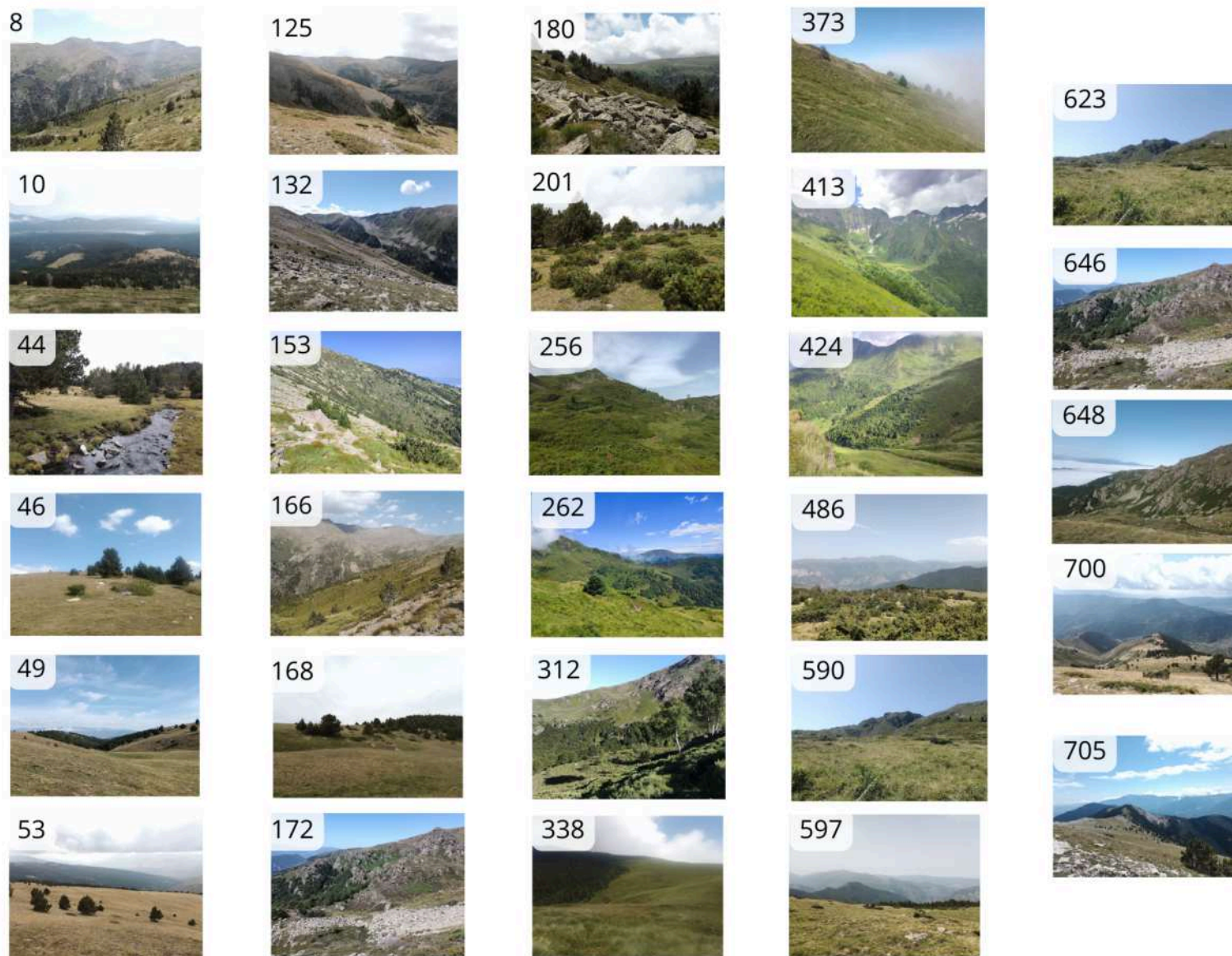


Figure 81 - Photographies (D.Birre, 2021 et 2022) des limites supérieures forestières des 29 parcelles inventoriées pendant la thèse.

7.1.1 Variables dépendantes

Les variables de changement d'altitude non discrétisées (voir chapitre 4), de changement de forme (quantitatif et qualitatif) et de colonisation du milieu par les arbres sont à nouveau mobilisées dans ce chapitre. En complément, la variable de changement de densité du couvert forestier, correspondant au taux de variation du nombre de pixels forestiers entre 1950 et 2015, a été ajoutée aux analyses. Cette nouvelle variable est complémentaire de l'indicateur de colonisation par la forêt de nouveaux pixels et de changement de forme. En effet, l'indicateur de colonisation permet d'identifier les parcelles au sein desquelles la régénération forestière est particulièrement active et le changement de forme permet d'avoir une indication sur la connectivité du paysage forestier. Le changement de densité permet de faire la synthèse de ces deux informations.

7.1.2 Variables explicatives : protocole suivi pour les relevés de terrain

Au sein de chaque parcelle, un ensemble de mesures et de relevés ont été réalisés le long de transects suivant la pente et traversant les formations forestières, l'écotone et les formations herbacées (Figure 82a). Un à trois transects ont été réalisés au sein de chacune des parcelles pour vérifier la réplique spatiale. Chaque transect est constitué d'un nombre variable de segments de vingt-cinq mètres de long (Figure 82b). Le nombre de segments est dépendant de la physiologie de la limite supérieure de la forêt (une forme discrète nécessite moins de segments pour traverser l'ensemble des milieux qu'une forme diffuse). Chaque segment est divisé en points de contacts espacés d'un mètre (Figure 82c).

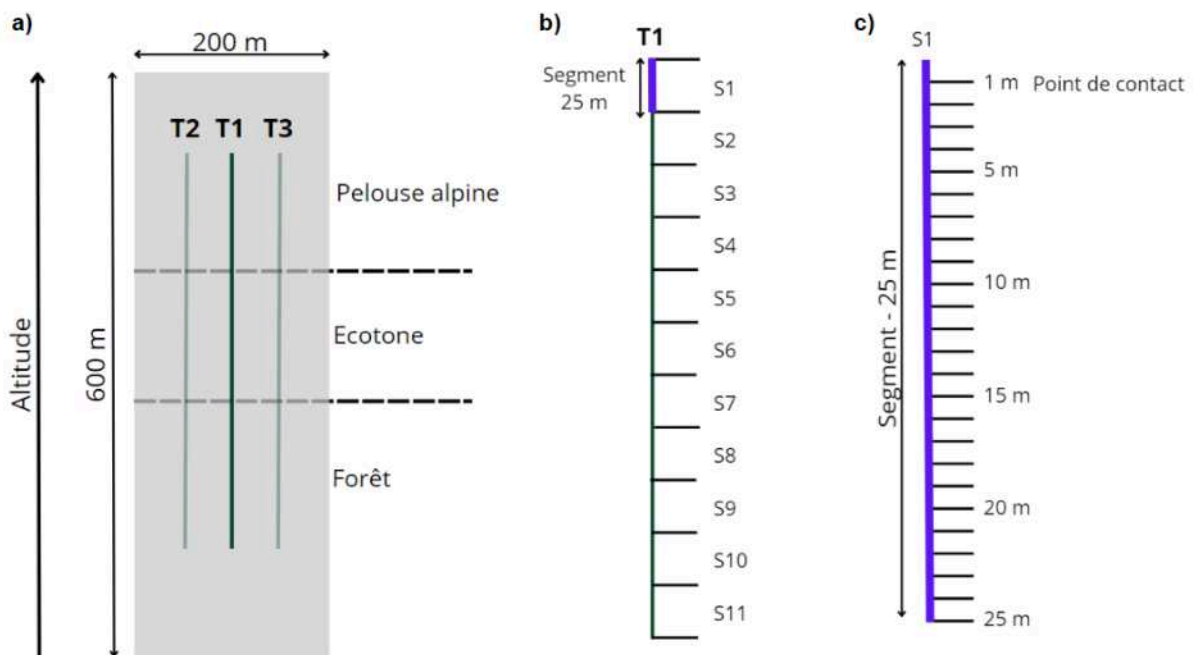


Figure 82 - Protocole de terrain. a) Transects réalisés au sein de chaque parcelle. Le premier transect (T1) est obligatoirement réalisé, les seconds et troisièmes transects (T2 et T3, répliqués) sont optionnels (n = 80) . Chaque transect traverse la forêt, l'écotone et la pelouse alpine et est de longueur variable en fonction de la physionomie de la limite supérieure de la forêt. b) Division de chaque transect en segment de 25 mètres de long (n = 359). c) Division de chaque segment en points de contact espacés de 1 mètre (n = 25 698).

7.1.2.1 Echantillonnage des parcelles

Les parcelles inventoriées ont été échantillonnées en fonction de trois critères : la variabilité des indicateurs de la dynamique quantifiée, l'accessibilité des parcelles, la variabilité géographique le long du gradient est-ouest. Les parcelles ont été inventoriées en fonction des valeurs prises par la variable « densification » discrétisée en quatre classes afin de répartir les sites inventoriés sur l'ensemble des valeurs prises par la variable (voir tableau 16). Le choix de cette variable a été motivé par son caractère synthétique, son évolution étant en effet une combinaison des autres changements mesurés ou qualifiés (colonisation par les arbres et forme principalement).

Tableau 16 - Échantillonnage des parcelles en fonction des valeurs de la variable de changement de densité du couvert forestier.

Bornes	[-0,846; 0.340[[0.340;1,018	[1.018;2,256[[2,256; 24.11[
Nombre de parcelles	7	10	5	7

7.1.2.2 Description des mesures et relevés

A chaque début de segment, la surface terrière, la pente et la profondeur du sol sont mesurées.

- La surface terrière** - La mesure de la surface terrière a été réalisée avec un relascope à chaînette (Figure 83a et b). Cette mesure est réalisée en tenant la chaînette tendue en la plaçant au niveau de l'œil. Il convient ensuite, en un point donné, de viser dans l'encoche du relascope tous les arbres en faisant une rotation complète (Figure 84). Le relascope comporte plusieurs encoches correspondant à différentes surfaces terrières. Si le tronc de l'arbre visé est égal ou supérieur à l'encoche, alors sa surface terrière correspond à la valeur de l'encoche donnée. Au contraire, si le diamètre du tronc est inférieur à l'encoche, sa surface terrière vaut 0. La surface totale en un point donné correspond à la somme des surfaces terrières de chaque arbre exprimé en mètre carré.

Peuplement forestier

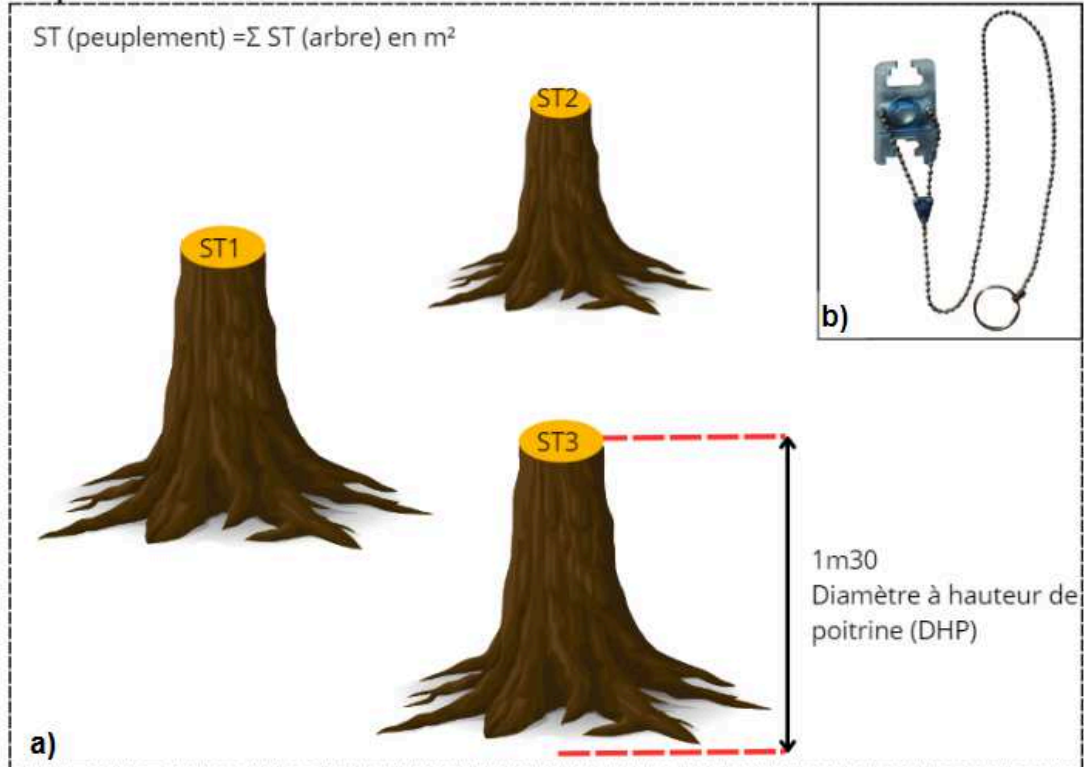


Figure 83 - a) Principe de mesure de la surface terrière. b) Relascope à chaînette utilisé pour la mesure.

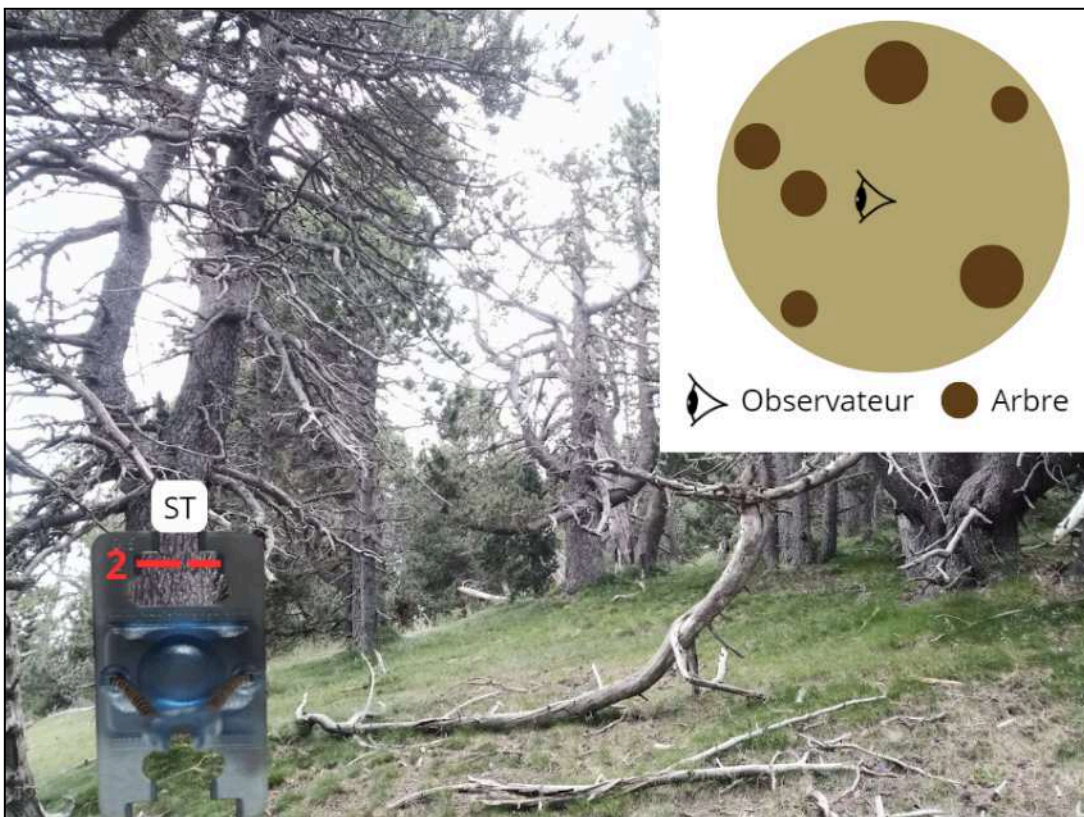


Figure 84 - Principe d'utilisation du relascope à chaînette dans un peuplement forestier (photographie D.Birre)

- **La pente** - La pente est mesurée au début de chaque segment à l'aide d'un clinomètre.
- **La profondeur du sol** - La profondeur est mesurée à l'aide d'un pénétromètre.

Mesures le long de chaque segment

Chaque segment de vingt-cinq mètres a été mesuré à l'aide d'un mètre dérouleur (Figure 85a et b). Les mesures effectuées concernent le couvert végétal, comprenant les arbres et les espèces non arbustives de part et d'autre du transect (Figure 85c).



Figure 85 - Délimitation des segments à l'aide d'un mètre dérouleur dans le secteur du a) Puigmal et du b) Mont Valier. c) Distance au transect pour les relevés botaniques et la mesure des arbres.

- **Relevés botaniques** - Les relevés botaniques réalisés recensent la liste des espèces présentes dans une bande de 50 cm de part et d'autre de chaque ligne-échantillon. Pour chaque point de contact, les espèces présentes sont également relevées (Figure 85c).

- **Mesure des arbres** - Le long de chaque segment, à une distance maximale de deux mètres, les arbres ont été relevés (Figure 85c). Ces relevés incluent l'espèce, la hauteur et le diamètre de chaque arbre. Pour les résineux, le taux de croissance à 1m30 et l'âge des arbres est également mesuré. L'âge est comptabilisé par le nombre d'étages.

Mesures au sein des milieux d'intérêt

Ponctuellement, des relevés de sol et des mesures d'arbres ont été réalisés (Figure 86). Les relevés de sols ont ensuite été analysés en laboratoire. Ils comprennent des portions de sol de l'écotone et de la pelouse. Les mesures des arbres au sein de placettes ont été réalisées au sein de la forêt et de l'écotone sur des placettes plus larges que les relevés effectués le long du transect.

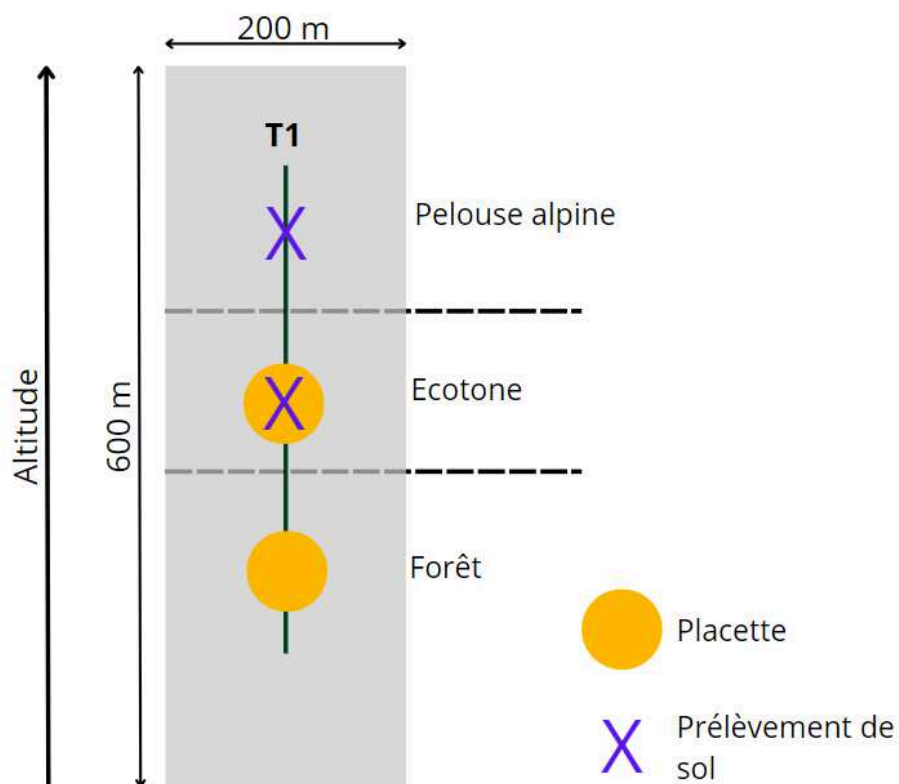


Figure 86 - Localisation des placettes réalisées en milieu forestier et au niveau de l'écotone et des prélèvements de sol.

- **Relevés de sol** - Un échantillon de sol en surface a été prélevé au sein de chaque parcelle, au milieu de l'écotone et un au niveau de la pelouse alpine. Ces prélèvements ont été analysés au laboratoire de l'UMR IDEES de Caen.
 - Analyse granulométrique :
 - **Granulométrie par diffraction laser** : La granulométrie des échantillons a été quantifiée par diffraction laser. L'objectif de cette analyse est de mesurer la répartition des différents grains d'un sol à partir de leur poids et de leur taille notamment. Ces analyses permettent de discriminer la composition en argile, limons et sables de l'échantillon. Le granulomètre utilisé est un Mastersizer 2000. Les échantillons ont été analysés après destruction de la matière organique. La limite des argiles / limons fins a été modifiée selon Mako *et al.* (2017) tel que déterminé à l'UMR IDEES-Caen à la valeur de 6,86 μm (Tableau 17).

Tableau 17 - Bornes supérieure retenue pour la discrimination des grains dans les échantillons de sol.

Grain	Borne supérieure de classe fixée (en μm)
Argile	6,86
Limon fin	21,30
Limon grossier	50
Sable fin	200
Sable moyen	500
Sable grossier	2000

- **Pesées et refus** : Les échantillons secs ont été pesés et tamisés à différents seuils afin de discriminer les différentes

tailles de grain. Trois tailles de tamis ont été utilisées, dont les mailles permettent de distinguer les particules dont le diamètre est inférieur à 2 mm, entre 2 et 3,15 mm et supérieur à 3,15 mm.

- **Perte au feu** : Pour mesurer la proportion de matière organique par échantillon, une perte au feu a été réalisée. Cette méthode consiste à comparer le poids final à partir d'un échantillon séché à 100°C porté à 550°C. La différence de poids correspond à la masse totale de matière organique contenue dans l'échantillon.
- **Mesure des arbres** - Des placettes de 3,57 mètres de rayon centrées sur le transect ont été inventoriées au sein de la forêt et de l'écotone. Les mesures réalisées sont identiques aux mesures d'arbres décrits plus haut.

7.1.2.3 Variables dérivées

A partir des mesures et relevés de terrain, un ensemble de variables ($n = 35$) ont été dérivées. Ces variables se répartissent dans 4 catégories : biodiversité végétale, couvert arboré, sol, conditions environnementales (Tableau 18). Parmi les indices de biodiversité sont également inclus les indices d'abondance des espèces ($n = 310$). Les indices de Shannon et de Simpson ont été calculés grâce au package *vegan* (Oksanen *et al.*, 2022).

Tableau 18 - Description des variables explicatives mesurées sur le terrain au sein du sous-échantillon de 29 parcelles.

Catégorie	Variable	Nom dans les analyses	Description
Biodiversité végétale	Indice de Simpson	simpson	Varie entre 0 et 1. 0=diversité minimale ; 1=diversité maximale
	Indice de Shannon	shannon	Supérieur ou égal à 0. H=0 avec H qui augmente avec le nombre d'espèces
	Indice d'équitabilité	equitabilite	Varie entre 0 et 1. Mesure de la répartition des individus au sein d'un site. 0=dominance d'une espèce; 1=équirépartition
	Indice de richesse spécifique	richness	Nombre total d'espèces.
Couvert arboré	Proportion de conifères / de feuillus	Proportion_Coniferes / Proportion_Feuillus	Proportion de conifères / de feuillus par parcelle
	Taille moyenne des arbres	TailleMoyenne	Taille moyenne des arbres par parcelles
	Proportion d'arbre par classe : inférieur à 100 cms, entre 100 et 300 cms, supérieur à 300 cms	Inf_100; 100_300; Sup_300	Proportion d'arbres en fonction de leur classe de taille.
	Indice de Simpson pour les espèces d'arbre	simpson_arbre	Varie entre 0 et 1. 0=diversité minimale; 1=diversité maximale
	Indice de richesse spécifique des espèces d'arbre	richness_arbre	Nombre total d'espèces.
	Surface terrière	SurfT_moyenne	Surface terrière moyenne de la parcelle
Sol	Pourcentage de matière organique dans la pelouse / dans l'écotone	PELOUSE_Pourc_MO / ECOTONE_POURC_MO	Pourcentage de matière organique déterminé après perte au feu.
	Pourcentage d'argile, de limons fins / grossier, de sable fin / moyen / grossier dans la pelouse / dans l'écotone.	argile_Pelouse / argile_Ecotone ; limon fin_Pelouse / limon fin_Ecotone / limon grossier_Pelouse / limon grossier_Ecotone ; sable fin_Pelouse / sable fin_Ecotone; sable moyen_Pelouse / sable moyen_Ecotone; sable grossier_Pelouse / sable grossier_Ecotone	Pourcentage de grains par catégorie mesuré par granulométrie laser après destruction de la matière organique.
	Pourcentage de particules de taille inférieure à 2mm, entre 2 et 3,15mm et supérieur à 3,15mm dans la pelouse et dans l'écotone.	PERC_PEL_INF2mm / PERC_ECO_INF2mm ; PERC_PEL_3.15mm / PERC_ECO_3.15mm ; PERC_PEL_SUP3.15 / PERC_ECO_SUP3.15	Pourcentage de grains par taille après tamisage à différentes tailles de mailles.
Environnement	Pente	Pente_moyenne	Pente moyenne de la parcelle.
	Profondeur	Profondeur_Moyenne	Profondeur moyenne au niveau des points de départ de chaque segment.

7.1.2.4 Régression par les moindres carrés partiels (PLS)

Les relations entre les différentes configurations des conditions environnementales locales (variables exploratoires) et les cinq variables dépendantes (Y) ont été testées à l'aide de régressions par les moindres carrés partiels (PLS, *Partial Least Squares regression*) en utilisant le package R « mixOmics » (Rohart *et al.*, 2017). La régression par les moindres carrés partiels est recommandée quand l'échantillon est petit et que les variables explicatives sont nombreuses et potentiellement redondantes (Höskuldsson 1998), ce qui est le cas ici. Cette analyse permet d'identifier les variables explicatives les plus associées aux différentes dynamiques. Les valeurs des corrélations (*loadings*) entre les variables explicatives (n = 35) et chacune des variables dépendantes permettent de mesurer la contribution de chaque variable explicative dans la construction des composantes principales du modèle. L'importance des variables dans la projection (VIP) permet d'évaluer le poids de chaque variable dans le modèle. Les variables présentant des valeurs de VIP supérieures à 1 sont conventionnellement considérées comme importantes (Liu *et al.*, 2018). Pour la variable qualitative de catégories de changement de forme, une analyse discriminante par les moindres carrés partiels (PLS-DA, *Partial Least Squares Discriminant Analysis*) a été estimée, celle-là étant adaptée dans le cas d'une variable dépendante catégorielle.

En définitive, quatre cas se distinguent en fonction des valeurs des coefficients de corrélation (*loadings*) et du VIP et sont synthétisés dans le tableau 19.

Tableau 19 - Synthèse de l'importance des variables dans la construction des composantes principales et dans la prédiction du modèle et interprétation.

<i>Loadings</i>	<i>VIP</i>	<i>Interprétation</i>
Elevé	Elevé	Variable importante pour la construction de la composante spécifique et pour la capacité prédictive du modèle.
Elevé	Faible	Variable importante pour la construction de la composante spécifique mais pas pour la capacité prédictive du modèle.
Faible	Elevé	Variable peu importante pour la construction de la composante spécifique et importante pour la capacité prédictive du modèle.
Faible	Faible	Variable peu importante pour la construction de la composante spécifique et pour la capacité prédictive du modèle.

7.2 Résultats

7.2.1 Statistiques descriptives du jeu de données comprenant les 29 parcelles inventoriées

Les parcelles inventoriées sont réparties au travers des différentes catégories de changement de forme (Figure 87a et Figure 88). Une majorité des sites présentent un pourcentage de colonisation de nouvelle surface forestière, de densité du couvert forestier inférieur à la moyenne de l'ensemble des sites (n = 646, Figure 87b). Concernant le changement d'altitude, les parcelles inventoriées sont réparties de part et d'autre de la moyenne générale (moyenne = 39,6 m). Parmi les limites supérieures forestières des 29 sites, 2 sont en régression, 12 en stagnation, 11 présentent une légère progression et 4 ont une forte progression altitudinale.

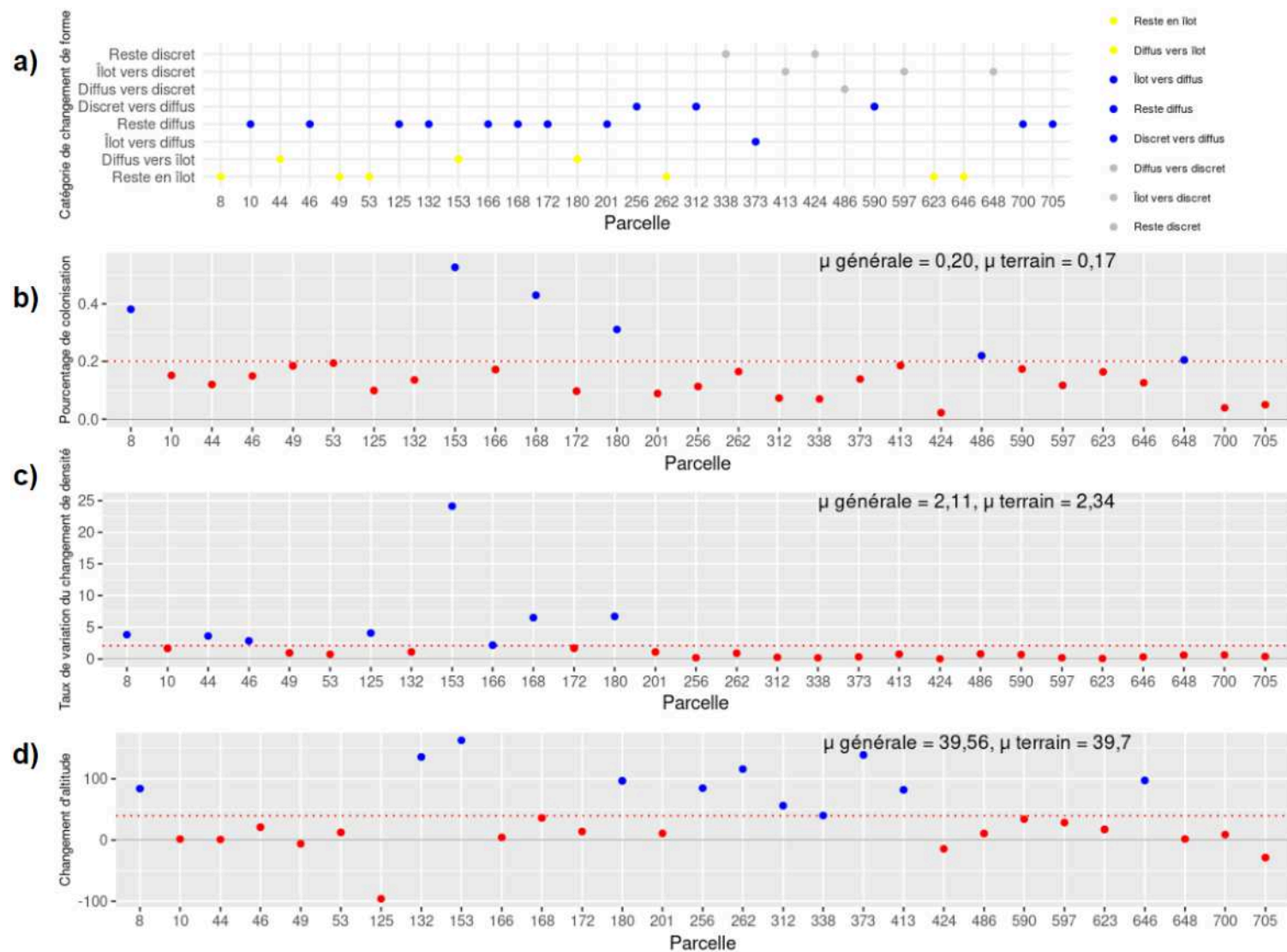


Figure 87 - Dynamiques des 29 parcelles inventoriées en termes de : a) changement de forme, b) de colonisation de nouvelles surfaces forestières, c) de densité du couvert forestier, d) d'altitude. Les lignes en pointillé rouge indiquent la valeur moyenne à l'échelle de l'ensemble des 29 parcelles.

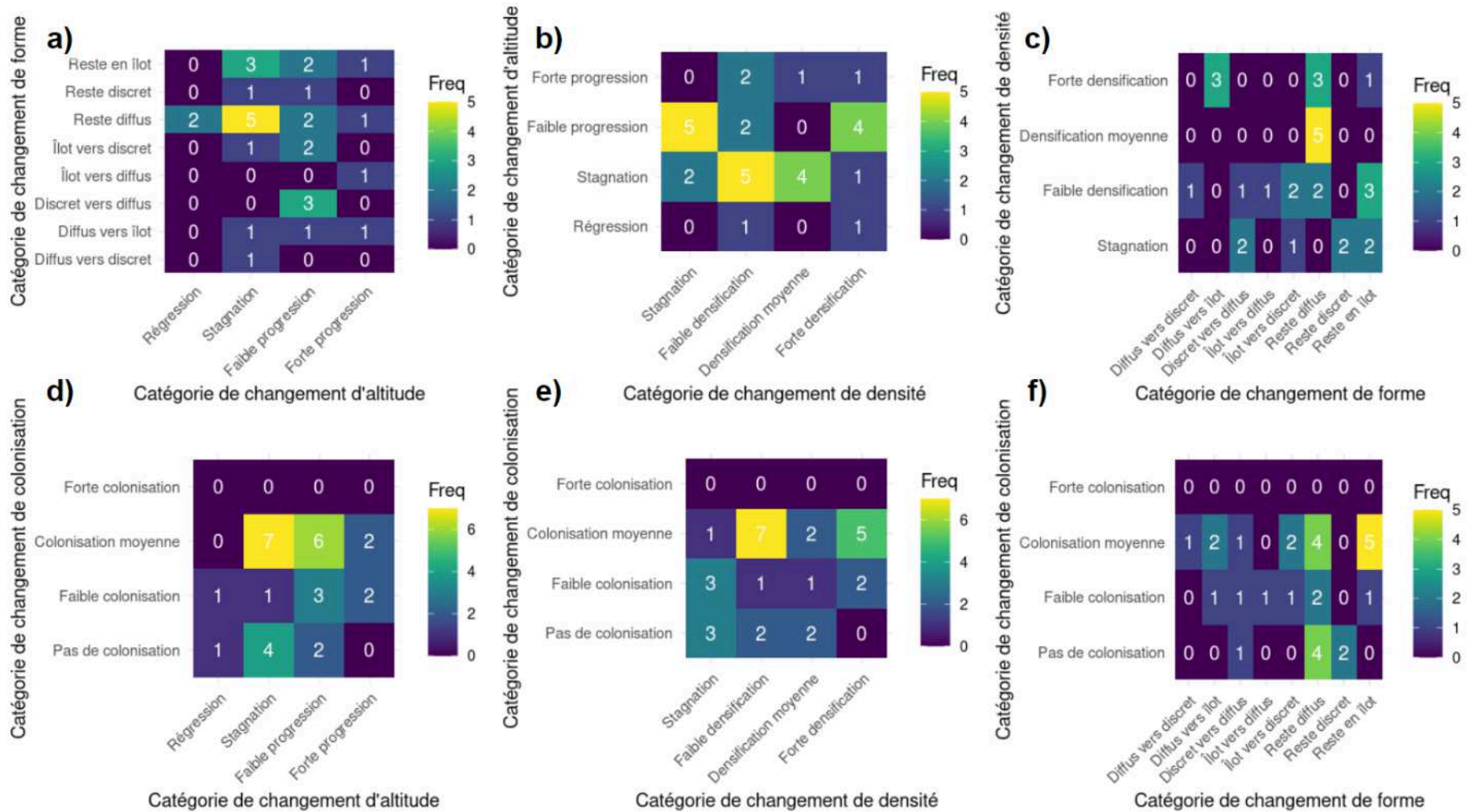


Figure 88 - Synthèse des relations entre les dynamiques de changement de forme, d'altitude, de colonisation et de densité pour les 29 sites inventoriés.

Au total, au sein de ces 29 parcelles, ce sont 80 transects composés de 359 segments et de 25 698 points de contact qui ont été relevés (Figure 89).

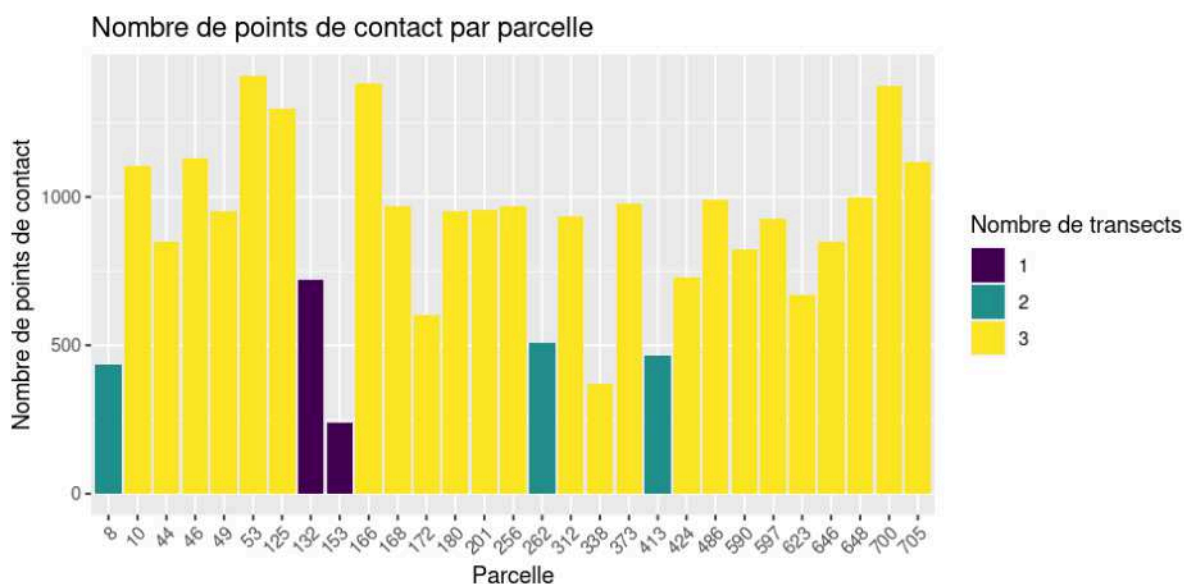


Figure 89 - Effort de prospection (nombre de points de contact) par parcelles (n = 29).

Au total, 217 espèces différentes ont été relevées et 3 408 arbres ont été mesurés le long des 29 transects. Le jeu de données final comprend 35 variables descriptives dérivées des mesures réalisées sur le terrain. Les statistiques descriptives de ces variables sont synthétisées dans le tableau 20.

Tableau 20 - Statistiques descriptives des 35 variables dérivées des relevés de terrain sur chacune des 29 parcelles (Std.Dev = écart-type ; CV = coefficient de variation). Voir tableau 18 pour la correspondance des noms et définitions des variables.

Variable	Moyenne	Std.Dev	Min	Q1	Médiane	Q3	Max	CV
argile_Ecotone	22,54	12,93	5,57	13,74	19,21	29,38	59,05	0,57
argile_Pelouse	21,29	11,27	1,94	13,43	19,79	29,40	47,25	0,53
limon_fin_Ecotone	22,69	7,76	8,13	18,44	21,21	29,56	34,09	0,34
limon_fin_Pelouse	22,05	7,98	5,83	15,79	22,44	29,47	35,32	0,36
limon_grossier_Ecotone	14,45	3,42	6,45	13,01	14,74	16,62	19,87	0,24
limon_grossier_Pelouse	3,28	2,98	7,03	11,72	14,01	15,38	17,56	0,22
ECOTONE_Pourc_MO	4,24	2,54	0,66	2,05	3,85	5,59	10,02	0,60
sable_fin_Pelouse	20,79	11,31	2,85	12,59	19,77	28,88	45,48	0,54
sable_fin_Ecotone	22,35	10,42	4,98	13,95	25,39	30,75	42,25	0,47
sable_moyen_Ecotone	7,80	5,12	1,08	3,48	7,43	10,93	19,72	0,66
sable_moyen_Pelouse	7,80	5,88	1,48	3,37	5,57	11,27	24,21	0,75
sable_grossier_Ecotone	10,18	5,60	2,13	5,71	9,08	15,21	23,08	0,55
sable_grossier_Pelouse	14,77	10,65	4,57	6,54	13,66	16,77	48,59	0,72
PELOUSE_Pourc_MO	4,37	2,24	1,67	2,81	3,99	5,29	12,53	0,51
PERC_ECO_3,15mm	4,92	3,92	0,37	1,97	3,28	7,88	15,25	0,80
PERC_ECO_INF2mm	72,04	22,00	25,78	56,94	78,20	95,23	98,76	0,31
PERC_ECO_SUP3,15mm	23,04	19,46	0,44	3,02	17,35	35,23	67,07	0,84
PERC_PEL_3,15mm	6,00	3,22	0,38	3,24	5,61	8,73	11,12	0,54
PERC_PEL_INF2mm	75,63	21,11	31,57	55,43	84,73	93,41	99,29	0,28
PERC_PEL_SUP3,15mm	18,37	18,45	-0,13	2,40	9,34	35,60	59,70	1,00
Proportion_Coniferes	0,64	0,45	0,00	0,12	1,00	1,00	1,00	0,71
Proportion_Feuillus	0,36	0,45	0,00	0,00	0,00	0,88	1,00	1,24
Profondeur_moyenne	16,04	8,09	5,26	10,33	14,46	22,38	32,89	0,50
Pente_moyenne	2,49	11,64	5,11	13,45	22,10	30,90	44,35	0,52
richness	0,05	0,03	0,01	0,03	0,04	0,07	0,14	0,59
equitabilite	-0,81	0,30	1,44	-1,07	-0,72	-0,59	-0,26	-0,37
richness_arbre	2,48	1,96	1,00	1,00	1,00	4,00	7,00	0,79
shannon	2,38	0,48	1,16	2,07	2,38	2,85	3,11	0,20
simpson	0,83	0,07	0,62	0,79	0,85	0,89	0,92	0,09
simpson_arbre	0,17	0,23	0,00	0,00	0,00	0,33	0,62	1,35
Inf_100	0,25	0,19	0,02	0,10	0,17	0,39	0,70	0,77
Sup_300	0,54	0,26	0,00	0,38	0,50	0,78	0,87	0,48
SurfT_moyenne	2,73	1,62	0,48	1,43	2,45	3,74	6,09	0,59
TailleMoyenne	450,91	206,56	135,56	309,63	437,95	580,39	1049,16	0,46
X100_300	0,22	0,15	0,00	0,13	0,18	0,29	0,69	0,69

7.2.2 Régressions PLS (Partial Least Squares)

7.2.2.1 Description des composantes principales

Les composantes principales sont analysées à partir des valeurs des corrélations (*loadings*) présentées dans la figure 91 pour les deux premières composantes de chaque modèle PLS. A partir des valeurs des coefficients de corrélations les plus élevés ($r > 0,20$ ou $r < -0,20$), la signification des axes de ces composantes peuvent être interprétés en tant que variables latentes (tableau 21).

Tableau 21 - Interprétation des composantes des axes de la PLS pour chacun des indicateurs de la dynamique.

Indicateur de la dynamique	Composante	Interprétation en tant que variable latente
Altitude	1	Diversité du couvert végétal et topographie de la parcelle
	2	Granulométrie du sol et enrésinement de l'écotone
Densité du couvert forestier	1	Enrésinement de l'écotone et maturité du couvert forestier
	2	Topographie et structure du sol
Colonisation de nouveaux pixels forestiers	1	Enrésinement de l'écotone et maturité du couvert forestier
	2	Structure du sol et topographie de la parcelle
Changement de forme (quantitatif)	1	Polyspécificité du couvert arboré
	2	Granulométrie du sol
Changement de forme (catégoriel)	1	Polyspécificité du couvert arboré et taille des arbres
	2	Finesse du sol

Concernant l'indicateur de changement de forme catégoriel, le modèle permet de faire ressortir que les catégories de changement de forme sont corrélées de manière différentielle aux deux premières composantes (Figure 90) avec des corrélations positives et négatives fortes pour certaines catégories ($r > 0,45$ ou $r < -0,45$). La catégorie « Reste discret » est fortement corrélée aux deux composantes ($r = 0,51$ et $r = 0,59$) et traduit donc la présence d'un écotone polyspécifique majoritairement constitué de feuillus avec un sol fin argileux. La

catégorie « Reste diffus » est négativement corrélée à la première composante ($r = -0,62$) traduisant des limites supérieures forestières formées de conifères avec un couvert forestier plutôt monospécifique formé de petits arbres. La catégorie « Îlot vers discret » et « diffus vers discret » est corrélée négativement avec la seconde composante ($r = -0,49$ et $r = -0,54$) traduisant la présence d'un sol plutôt grossier au niveau de la limite supérieure forestière. Les autres catégories de changement sont plus faiblement associées à ces deux premières composantes.

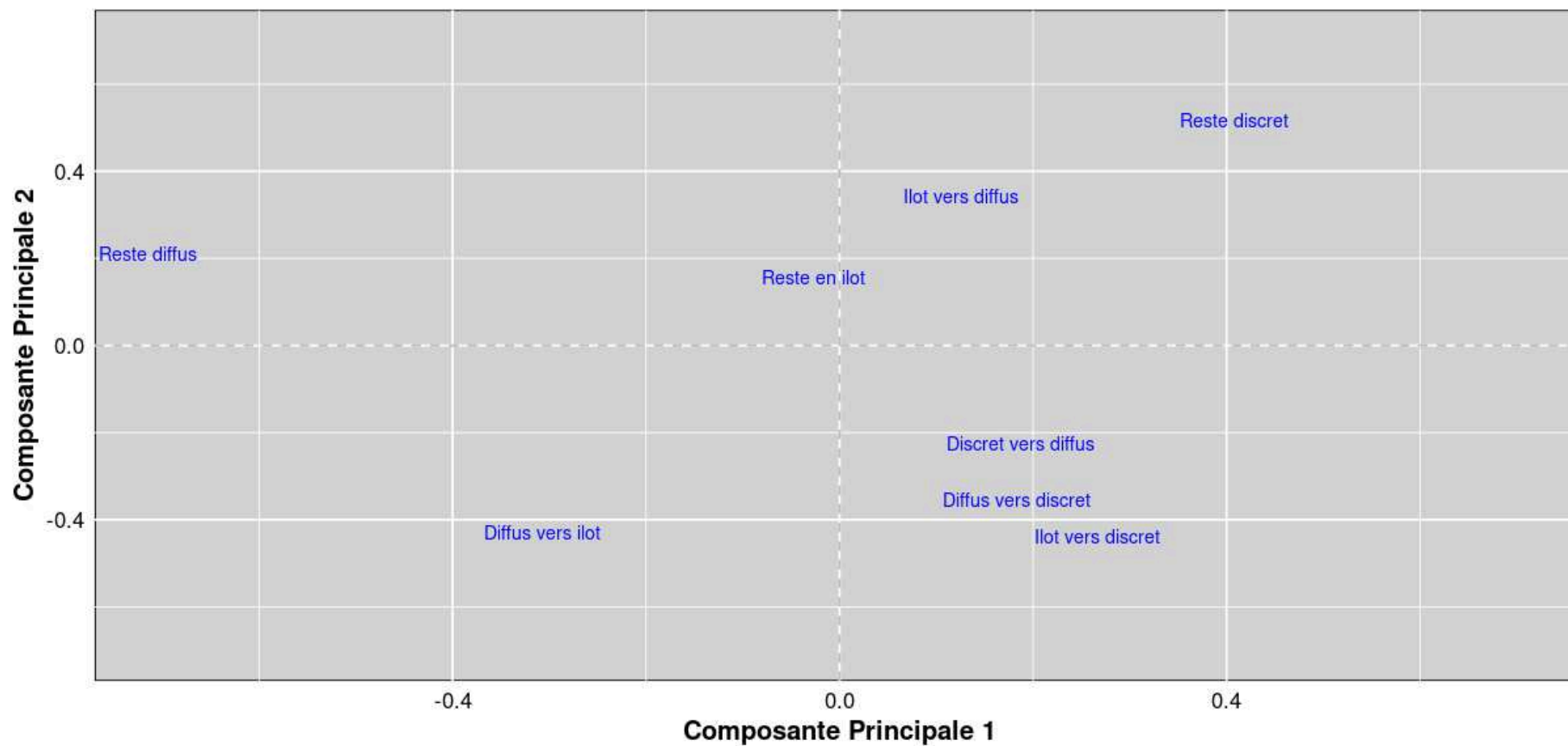


Figure 90 - Projection des catégories de changement de forme dans le plan de la PLS du changement de forme. Les coordonnées des catégories de changement de forme sont projetées dans le plan factoriel de la PLS.

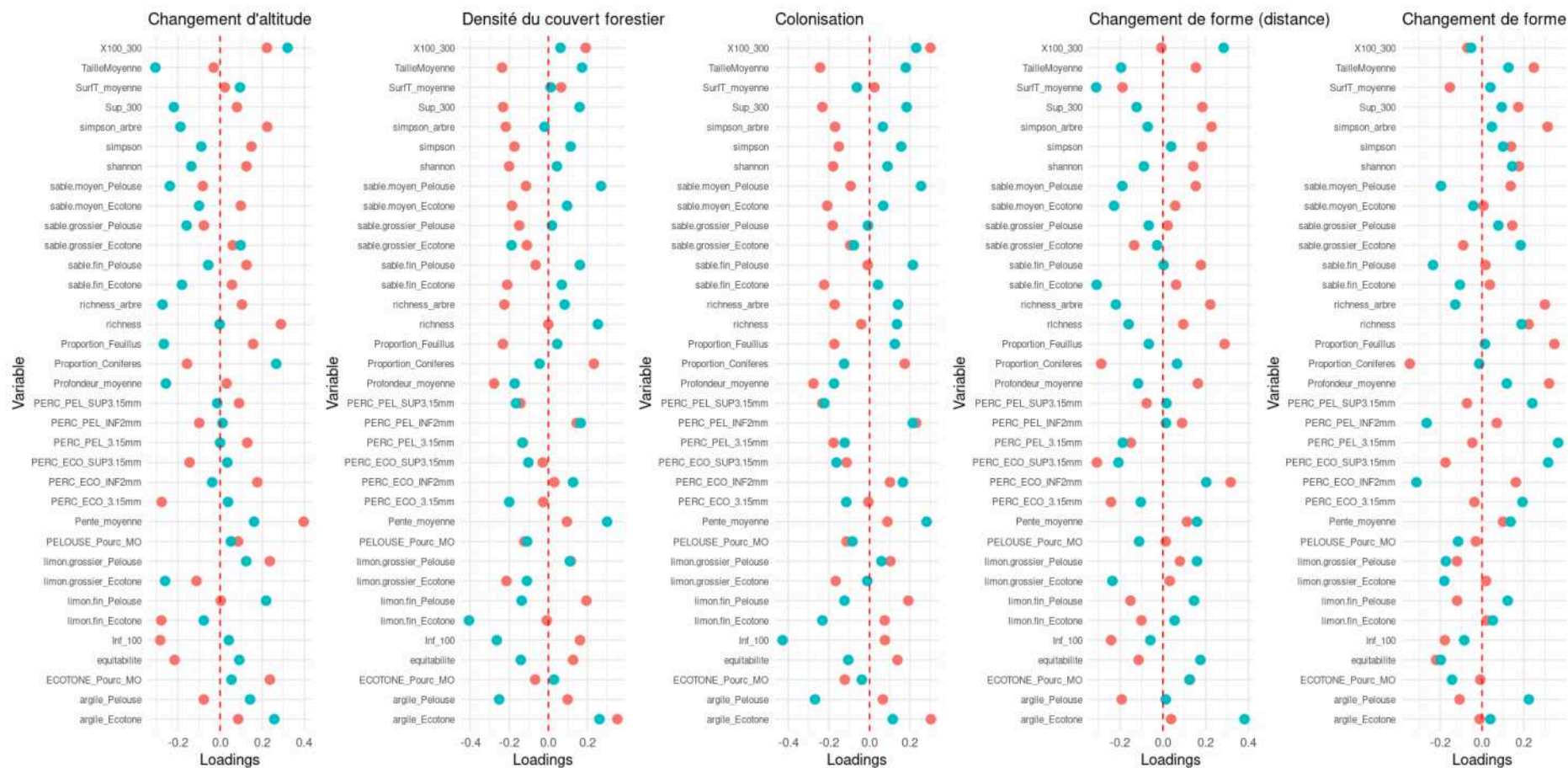


Figure 91 - Valeurs des coefficients de corrélation (*loadings*) de chacune des variables explicatives dans la construction des deux premières composantes (composante 1 : rouge ; composante 2 : bleu) des modèles PLS pour chacune des variables dépendantes (la signification des noms des variables est disponible dans le tableau 18).

7.2.2.2 Analyse de l'importance relative des variables (VIP)

L'importance des variables dans l'explication de la variance pour chacun des modèles est analysée à partir des valeurs des VIP présentés dans la figure 92 pour les deux premières composantes de chaque modèle PLS. Des valeurs supérieures à 1 indique une forte importance de la variable dans le modèle.



Figure 92 - Valeurs des VIP des variables sur les deux premières composantes des modèles PLS de chacune des 5 variables dépendantes (colo = colonisation de nouveaux pixels forestiers, dens = densification du couvert forestier, pat_change = changement de forme catégoriel, pat_dist = changement de forme quantitatif, shift = changement d'altitude). La signification des noms des variables est disponible dans le tableau 18.

Changement d'altitude

La pente moyenne est la variable qui contribue le plus aux deux composantes (VIP = 2,34 et VIP = 1,93 respectivement) et est donc importante pour expliquer la progression altitudinale de la limite supérieure forestière. Des pentes plus fortes sont associées à une augmentation du changement d'altitude.

Neuf autres variables contribuent à expliquer la variabilité sur les deux composantes ($1 < \text{VIP} < 2$). Celles-ci incluent d'une part les variables de biodiversité du couvert arboré végétale en général ainsi que les caractéristiques des arbres au sein de la couverture forestière avec des arbres. Celles-ci incluent d'autre part les propriétés du sol et se traduisent notamment par la présence de limons fins au niveau de l'écotone, de particules plus grossières et riches en matière organique et plus grossiers en amont de la limite supérieure forestière. Ces variables sont associées de manière plus complexe à l'évolution de l'altitude de la limite supérieure forestière (*loadings* positifs sur une seule des deux composantes). Leurs effets sur l'indicateur sont dépendants des conditions de site.

La composition du couvert forestier (feuillus ou conifères et richesse) et sa structure (taille des arbres) sont discriminantes sur la seconde composante. La proportion de conifères augmente sur cette composante tandis que la taille moyenne des arbres diminue. Les caractéristiques du sol (profondeur moyenne, composition en argile au niveau de l'écotone) la profondeur moyenne du sol et la proportion d'argile au niveau de l'écotone sont respectivement associées négativement et positivement à cette seconde composante.

Changement de densité du couvert forestier

La proportion d'argile au niveau de l'écotone est la variable qui contribue le plus aux deux composantes (VIP = 2,09 et VIP = 1,87). Le changement de densité est associé positivement à l'augmentation de la proportion d'argile dans l'écotone.

Six autres variables contribuent également à expliquer la variabilité du modèle dans les deux composantes ($1 < \text{VIP} < 2$). Celles-ci incluent notamment les caractéristiques du sol. En fonction des conditions de site, la proportion de limons influe de manière variable sur le changement d'altitude (*loadings* positifs sur une seule des deux dimensions). Les caractéristiques du couvert forestier (composition et structure) sont également associées aux deux composantes et ont des effets variables en fonction des conditions de site (*loadings* positifs sur une seule des deux dimensions).

La diversité du couvert végétal et arboré, ainsi que sa structure contribuent à la variabilité de la première dimension avec une diversité qui diminue le long de cette dimension. Les caractéristiques du sol ont également un effet sur la variabilité de cette dimension avec une diminution de la proportion de sables grossiers dans l'écotone.

Les caractéristiques du sol, la topographie de la parcelle ainsi que la structure et la composition du couvert arboré expliquent également une partie de la variabilité de la seconde dimension.

Colonisation par la forêt de nouveaux pixels

La proportion d'argile dans l'écotone est la variable qui contribue le plus aux deux composantes (VIP = 1,79 et VIP = 1,47 respectivement). Elle est associée positivement avec chacune des deux composantes.

Ces deux composantes sont également associées aux caractéristiques du couvert forestier avec une augmentation de la proportion d'arbres de taille comprise entre 1 et 3 mètres ainsi qu'aux caractéristiques du sol. En particulier ces deux composantes sont associées à une diminution de la profondeur du sol. De manière variable en fonction des conditions de site (*loadings* positifs sur une seule des deux composantes), la structure et la composition du couvert arboré d'une part et les caractéristiques du sol expliquent une partie de la variabilité de ces deux dimensions.

De manière différentielle, d'autres caractéristiques du sol expliquent la variabilité, respectivement sur les premières et secondes dimensions.

La structure du sol au niveau de l'écotone, ainsi que la diversité du couvert arboré, la composition et la structure du couvert arboré d'une part et la topographie de la parcelle d'autre part, contribuent à expliquer la variabilité sur les deux composantes. De manière générale, la diversité du couvert arboré est associée à un changement de forme plus important, tandis que la proportion de petits arbres et l'éclaircissement du couvert arboré matérialisé par une diminution de la surface terrière sont associés négativement à cet indicateur.

La variabilité de la première composante est également expliquée par les caractéristiques du sol et les indices de biodiversité du couvert végétal. La variabilité

de la seconde composante est également expliquée par la composition et la structure du couvert arboré d'une part. D'autre part, la composition du sol en terme de taille des grains et de composition en matière organique ou encore la pente expliquent la variabilité sur cette seconde composante.

Changement de forme qualitatif

Le changement de forme catégorisé se distingue de la version quantifiée de celui-ci. Les variables expliquant la variabilité sur l'ensemble des composantes ou sur l'une des deux sont associées quasi exclusivement à la composition et la structure du couvert arboré, ainsi qu'à la biodiversité du couvert végétal de manière variable en fonction des conditions de site (*loadings* positifs sur une seule des deux composantes). La proportion de conifères et de feuillus est le facteur qui influence le plus le changement de forme (VIP = 2,04 et VIP = 1,57 respectivement pour chacune des composantes). La profondeur moyenne ou encore la taille des particules expliquent également une part de la variabilité de cet indicateur.

7.3 Discussion

7.3.1 Des indicateurs de la dynamique et des échelles d'analyses complémentaires

Les analyses menées dans ce chapitre réaffirment la complémentarité des mesures de la dynamique dans le cadre de son appréhension globale. Comme démontré dans le chapitre précédent, les indicateurs de la dynamique ne sont pas associés aux mêmes facteurs potentiels, que ce soit à une échelle régionale (effet de situation) ou très localement (effet de site). En particulier, ce chapitre démontre

que les conditions de site à une échelle locale influent de manière différentielle sur les dynamiques mesurées.

Cette approche intégrée combinant l'acquisition de données de terrain et la réalisation d'analyses géomatiques régionales permet ici d'affiner la compréhension des processus sous-jacents à l'œuvre. En effet, les travaux présentés dans ce chapitre soulignent l'importance du croisement des échelles pour la compréhension de ce processus de dynamique de la limite supérieure de la forêt. D'une part, les mesures effectuées sur le terrain ont permis l'acquisition de nouveaux facteurs potentiels non discernables par la télédétection et la géomatique. D'autre part, ces relevés effectués localement apportent de nouvelles informations sur les facteurs impliqués dans la dynamique.

Ce croisement des facteurs est d'autant plus important qu'il fait ressortir des subtilités et des nuances. Plusieurs indicateurs de la dynamique sont associés aux catégories de variables, notamment le changement d'altitude, qui montre ainsi à l'échelle locale une plus grande complexité qu'en s'en tenant à l'échelle de l'ensemble des parcelles (voir chapitre 6). Le changement d'altitude est associé à des variables de biodiversité, de topographie et de sol. L'indicateur de colonisation de nouveaux pixels forestiers apparaît à cette échelle, comme à celle de l'ensemble des parcelles, être également multidimensionnel. À l'inverse, les indicateurs de changement de forme sont à l'échelle de la parcelle relativement simples et associés principalement aux variables relevant de la biodiversité.

7.3.2 Spécificité et similarités des indicateurs de la dynamique

Les modèles construits pour chacune des dynamiques révèlent l'importance d'un ensemble de variables pour chacune des dynamiques mesurées et leur hiérarchisation dans la compréhension de ces indicateurs. Le changement d'altitude est, contrairement aux résultats présentés à l'échelle régionale, l'indicateur qui est associé au plus grand nombre de catégories de variables et le seul à être associé à l'ensemble de ces catégories de variables : couvert arboré, biodiversité, sol et conditions environnementales.

La pente est un élément fondamental dans la compréhension du changement d'altitude de la limite supérieure forestière. Ce résultat réaffirme les conclusions des analyses menées dans le chapitre précédent qui ont soulevé l'importance de ce facteur dans la compréhension de ce premier aspect de la dynamique. Les pentes plus raides sont associées à une progression altitudinale de la limite supérieure forestière plus importante comme nous l'avons montré dans Feuillet *et al.* (2020) en évoquant l'hypothèse d'une plus courte distance favorable à la dispersion des graines en altitude (Weisberg *et al.*, 2013).

La richesse spécifique est également un élément fortement associé à ce premier indicateur : les écotones au sein desquels l'altitude de la forêt a le plus progressé sont associés à une richesse spécifique plus élevée, confirmant ainsi l'hypothèse de départ qui était que la richesse spécifique en plantes vasculaires augmente avec l'altitude ; celle-ci augmente donc au sein de l'écotone (Fontana *et al.*, 2020 ; Battlori *et al.*, 2009).

Le changement de forme en tant qu'indicateur catégoriel de la dynamique est, à partir des éléments collectés sur le terrain, largement discriminé par le type d'essence arborescente présente. Ce résultat semble, à partir des travaux dont nous avons connaissance, être inédit. La proportion de conifères et de feuillus – pour partie dépendante de l'altitude où se situe la parcelle étudiée - est associée à des changements de forme variables. En particulier, les changements de forme vers une forme discrète sont associés à une moindre proportion de conifères et donc à une plus grande richesse en essences arborées du fait de la plus grande présence de feuillus. À l'inverse, les formes diffuses ou en îlot sont associées à une diminution de la présence de feuillus. Ces résultats viennent compléter les tendances observées par Harsch et Bader (2011) indiquant que les formes discrètes (« abruptes » selon les auteurs) étaient constituées d'une proportion de conifères inférieures (52,8 % dans le jeu de données analysés par les auteurs) à celles des autres formes. En tant qu'indicateur quantitatif continu, le changement de forme est également fortement lié à la composition du couvert forestier (conifères *versus* feuillus). Ce résultat nouveau pourrait être expliqué par le fait que les formes discrètes sont souvent associées à une présence humaine forte qui entraîne une délimitation plus nette de la limite supérieure forestière dans le paysage et à une altitude plus basse favorable à la présence de feuillus. *A contrario*, les formes diffuses et le passage à des formes diffuses se situent en moyenne à des altitudes plus élevées que les autres formes comme cela a été montré à l'échelle régionale (chapitres 5 et 6) ce qui est *a priori* défavorable à la présence de feuillus.

La présence de couvert arboré, notamment d'arbres de taille moyenne entre 1 et 3 mètres, est, d'après les analyses menées, un facteur ayant une incidence positive sur la colonisation de nouveaux pixels forestiers, le changement d'altitude et

de manière moins marqué sur la densification des arbres de la limite supérieure de la forêt. À l'inverse, la présence d'arbres de très petite taille (inférieure à 1 mètre) ne semble pas avoir un effet sur la dynamique de colonisation ou de changement d'altitude. La présence d'arbres de taille petite à moyenne (entre un et trois mètres) confirme l'hypothèse du rôle facilitateur du couvert arboré dans la régénération de celui-ci (Ameztegui *et al.*, 2015).

La profondeur du sol, la proportion d'argile dans l'écotone et le type d'essences forestières comptent parmi les variables ayant un effet sur un grand nombre d'indicateurs de la dynamique, dont le changement de densité du couvert forestier. Pour l'ensemble des indicateurs quantitatifs de la dynamique, l'effet de l'augmentation de la profondeur du sol est globalement de ralentir la dynamique et confirme notamment les résultats obtenus par Benvenuti *et al.* (2001) indiquant que l'augmentation de la profondeur d'enfouissement des graines réduit leurs capacités de germination.

À l'inverse, certaines variables acquises sur le terrain, telles que la proportion de sable, la taille des particules et la part de matière organique ne permettent pas, dans l'état actuel des relevés effectués, de révéler un effet de leur variabilité sur les indicateurs de la dynamique mesurée.

7.3.3 Limites et perspectives

7.3.3.1 Extension géographique

La réalisation de ce travail de terrain a mis en évidence les effets de certaines variables nouvelles et apportent de fait un éclairage complémentaire très utile pour la compréhension de la dynamique de la limite supérieure de la forêt dans toute sa

complexité. Cependant, le nombre relativement réduit de sites inventoriés ($n = 29$) limite la généralisation de ces résultats en masquant probablement les effets plus importants de certains facteurs potentiellement impliqués dans la dynamique. Malgré ce faible nombre, les premiers résultats issus de ce travail de terrain confirment l'intérêt du passage à une échelle plus fine et encouragent à la poursuite de ce travail. Un échantillon de parcelles plus important permettrait sans doute de mettre en exergue les effets ici masqués de certains facteurs potentiels et surtout de spatialiser les résultats pour l'instant trop ponctuellement distribués.

7.3.3.2 Exploration de facteurs locaux non considérés

Ces résultats confirment l'importance des analyses menées localement *via* la mesure de facteurs stationnels. Les travaux menés ont démontré les effets de nouvelles variables jusqu'alors masquées aux échelles plus larges. Néanmoins, il est possible que des facteurs n'aient pas été pris en compte par cette campagne de relevés de terrain. A partir de ces premiers résultats, il serait intéressant de compléter les relevés notamment par l'approfondissement des mesures effectuées sur le sol. Ici, seuls des relevés en surface ont été réalisés, ne permettant donc pas d'identifier les effets potentiels de la structure profonde des sols sur les dynamiques observées.

En outre, les marques d'abrutissement pouvant être observées sur les arbres de la limite supérieure de la forêt, ainsi que la diversité animale (faune sauvage et d'élevage ; Ameztegui *et al.*, 2016 ; Mienna *et al.*, 2020), la prise en compte plus fine des espèces d'arbres (Singh *et al.*, 2020) ou encore la densité d'abris et le type de blocs (Holtmeier et Broll, 2012) présents sont des éléments qui pourraient être intégrés à des analyses ultérieures.

Conclusion du chapitre 7

Les résultats présentés dans ce chapitre confirment la nécessité de l'exploration de différentes échelles d'analyse dans la compréhension de la dynamique de la limite supérieure forestière. Les apports de la thèse au niveau régional sont étayés localement et révèlent l'importance de facteurs proximaux non pris en compte régionalement.

Ce chapitre souligne aussi la complexité relative des indicateurs en fonction de leurs échelle d'analyse. Des indicateurs identifiés régionalement comme associés à un nombre plus réduit de facteurs (par exemple le changement d'altitude) attestent davantage leur complexité lorsque l'on passe à l'échelle stationnelle. Ce second résultat réaffirme l'intérêt de croiser les échelles d'analyse.

Ce travail a soulevé l'importance de l'acquisition de facteurs de proximité dans l'étude de la limite supérieure de la forêt et renforce la nécessité de les multiplier géographiquement pour rendre compte de la variabilité spatiale des terrains considérés et encourage à intégrer des facteurs complémentaires à ces analyses.

Conclusion de la Partie 2

Cette deuxième partie de la thèse était le cœur de ce travail de recherche, présentant l'acquisition et le traitement de données originales, ainsi que les résultats, réalisant chacun des trois objectifs énoncés en introduction.

La complexité du processus de dynamique de la limite supérieure de la forêt a été largement montrée. Les analyses menées en vue de la réalisation du premier objectif, à savoir **la quantification de la dynamique ont révélé un premier aspect majeur de la dynamique, à savoir sa complexité**, ce qui n'était finalement pas si attendu. Cette complexité a été démontrée d'une part par la variété des indicateurs de la dynamique qui caractérise le phénomène de déplacement de la limite supérieure forestière. En particulier, le changement de forme pour lequel une méthode inédite a été développée dans le chapitre 5 de cette partie offre de nouveaux éléments de compréhension dans la dynamique générale. La réalisation de ce premier objectif a mis en évidence une altitude moyenne de la limite supérieure de la forêt relativement basse et inférieure à son altitude théorique décrite dans le chapitre 2. Ceci confirme de fait l'existence de facteurs prépondérants autres que le climat dans la dynamique de la limite supérieure forestière.

D'autre part, la réalisation du second objectif, qui consiste à **établir une hiérarchisation des facteurs impliqués dans la dynamique** a démontré la multitude de ces facteurs dans l'évolution de chacun de ces indicateurs et a à nouveau souligné la complexité de la dynamique. La hiérarchie de leurs effets varie selon les indicateurs et les secteurs géographiques de la zone étudiée avec une opposition ouest-est et un secteur central de caractère intermédiaire.

Les analyses menées ont aussi conduit à affiner géographiquement l'analyse au sein et entre les trois chapitres en vue de répondre au troisième objectif qui était **d'appréhender à différentes échelles les liens complexes entre les facteurs et la dynamique**. Cela a révélé l'effet de la variété des contextes locaux mais également mis en évidence des effets stationnels indiscernables à l'échelle régionale.

Partie 3 : Discussion générale et perspectives

Introduction de la partie 3

Les résultats soulevés pendant la thèse ont offert une vision large de la dynamique de la limite supérieure de la forêt à l'échelle des Pyrénées orientales. Cette vision large a été rendue possible d'une part par l'emboîtement des échelles opéré au travers des chapitres précédents mais également par l'interrogation d'un panel large de facteurs vis-à-vis d'un ensemble d'indicateurs de cette dynamique.

La dernière partie de cette thèse présentée ci-après vise d'une part à rappeler les principaux apports de la recherche menée (**Chapitre 8**) et à détailler des perspectives à ces travaux tant sur les plans spatio-temporels, méthodologiques que thématiques (**Chapitre 9**).

Chapitre 8 - Redéfinition des étages de végétation dans les Pyrénées : une altitude générale basse de la limite supérieure de la forêt et une dynamique complexe et multiscale

Introduction du chapitre 8

L'un des enjeux de ce travail de thèse a été d'identifier de manière holistique les facteurs potentiellement impliqués dans la dynamique récente de la limite supérieure de la forêt à différentes échelles. Dans cette perspective, l'approche adoptée, axée sur une méthodologie multidimensionnelle et multiscale, a permis une captation la plus exhaustive de la complexité des processus écologiques impliqués. En effet, nous avons démontré d'une part que le processus de dynamique de la limite supérieure de la forêt ne peut être appréhendé au travers d'une seule variable. La complexité de ce processus a nécessité l'intégration de plusieurs indicateurs de la dynamique et a démontré leur association variable aux facteurs impliqués dans leur évolution. Aussi, ce travail de recherche a révélé les limites de l'échelle régionale dans la compréhension de la dynamique de la limite supérieure de la forêt. Si, à cette échelle, les effets du climat notamment ont pu être mis en évidence, l'affinage géographique a démontré la variabilité spatiale des facteurs dans les différents secteurs de la zone étudiée (chapitre 5) et que la dynamique ne peut être correctement appréhendée sans l'acquisition de facteurs proximaux sur le terrain (chapitre 6). En définitive, ce travail de thèse soutient la nécessité d'explorer différents aspects de la dynamique et de varier les échelles d'analyse.

Dans ce chapitre, les principaux apports et conclusions de ce travail de thèse seront discutés. Ces derniers confirment l'hypothèse centrale de ce travail de

recherche, à savoir que la hiérarchie des facteurs de la dynamique spatiale de l'écotone - climatiques et anthropiques - varient en fonction des contextes spatiaux. Dans un premier temps, la position de la limite supérieure forestière pyrénéenne sera discutée en regard du cadre théorique exposé (8.1) . Dans un deuxième temps, le fonctionnement multiscalair et complexe de la limite supérieure forestière sera discuté (8.2).

8.1 La limite supérieure forestière se situe principalement dans l'étage montagnard

8.1.1 Une limite profondément affectée par l'Homme : l'absence de treeline climatique

Le premier résultat majeur mis en évidence pendant la thèse est que la position actuelle de la limite supérieure de la forêt est drastiquement abaissée. Celle-ci se situe en moyenne à 1 885 mètres, soit bien en dessous de sa position climacique théorique (2 400 mètres d'altitude d'après Ninot *et al.*, 2008) malgré une progression moyenne de son altitude sur la plage temporelle considérée pendant la thèse . Cet écart de 515 mètres entre sa position théorique et celle mesurée au sein de l'étage montagnard a motivé l'emploi de l'expression « limite supérieure de la forêt » plutôt que *treeline*, ce dernier référant à la transition climatique entre la forêt et la pelouse alpine à l'étage subalpin (chapitre 1, Figure 6).

Ce résultat soutient le postulat de Körner et Hoch (2023) selon lequel toutes les limites supérieures forestières ne constituent pas des *treelines*. Comme souligné par les auteurs, un ensemble de paramètres expliquent l'absence de l'arbre au niveau de sa limite climatique potentielle, comprenant notamment la topographie ou encore la pression anthropique (pastoralisme, incendies, sylviculture, etc.). Ces

différents facteurs ont pour effet de « déprimer » l'altitude la limite supérieure forestière.

Les travaux menés dans cette thèse soulignent bien ce résultat et relativisent à l'échelle du territoire couvert par la thèse le rôle du climat dans l'organisation spatiale de la zone de transition entre la forêt et les zones supra-forestières non arborées, et soulignent surtout les écarts entre les niches écologiques potentielles et réalisées par l'arbre au niveau de sa limite supérieure (chapitre 1, Figure 7). Le décalage moyen mesuré traduit l'existence de perturbations empêchant l'implantation de l'arbre dans des zones qui lui sont climatiquement favorables (Figure 93).

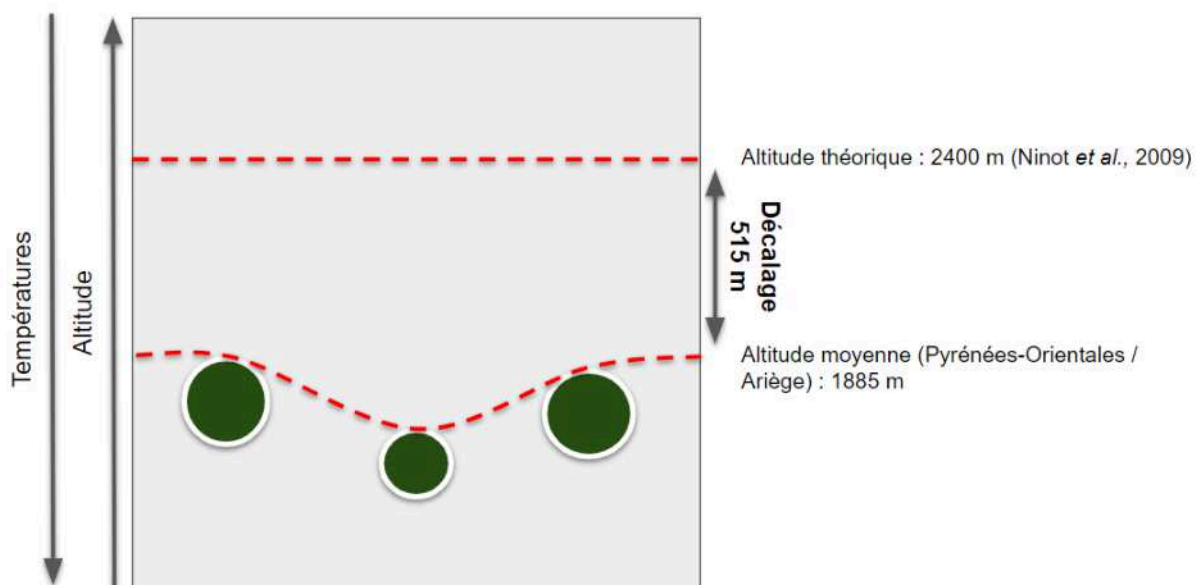


Figure 93 - Décalage mesuré entre l'altitude théorique de la *treeline* dans la partie Est des Pyrénées (d'après Ninot *et al.*, 2009) et l'altitude moyenne mesurée à l'échelle de l'ensemble de la zone étudiée. La zone non occupée par l'arbre en dessous de son altitude théorique implique l'existence de perturbations.

8.1.2 Un décalage altitudinal spatialement variable

Nous avons également démontré que le décalage moyen mesuré à l'échelle de l'ensemble de la zone d'étude est variable en fonction de la région considérée (Figure 94). A l'Ouest de la zone d'étude, ce décalage est accentué avec une altitude moyenne atteignant 1 582 m, soit 818 mètres en dessous de son altitude théorique. Dans la partie centrale, ce décalage est plus réduit avec une altitude moyenne de 1 648 m, soit 752 mètres de décalage. La partie orientale du secteur se rapproche davantage de sa limite théorique climatique avec une altitude moyenne de 2 194 m, soit seulement 204 mètres en deçà de sa position théorique.

De ces résultats ressortent donc deux éléments majeurs ; 1) une limite supérieure forestière abaissée par rapport à son altitude théorique ; 2) un décalage plus marqué à l'Ouest et au centre de la zone d'étude qu'à l'Est.

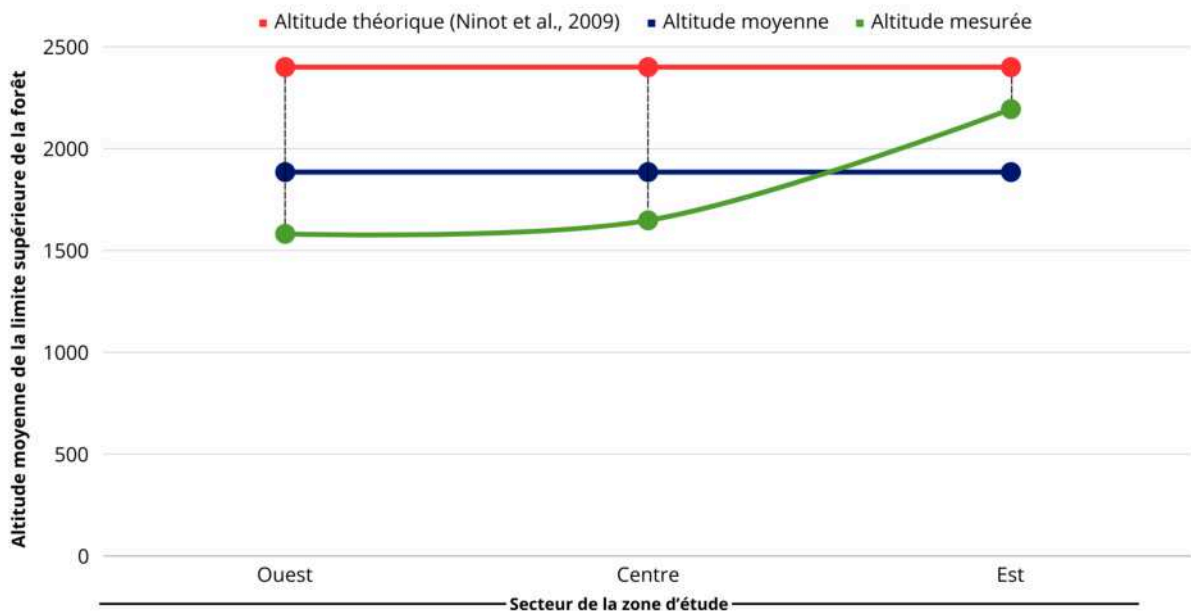


Figure 94 - Décalage mesuré entre l'altitude théorique de la *treeline* dans la partie Est des Pyrénées (d'après Ninot *et al.*, 2009), l'altitude moyenne mesurée à l'échelle de l'ensemble de la zone étudiée et l'altitude par sous-régions de la zone d'étude.

8.2 Un fonctionnement multiscale et complexe

Le décalage entre l'altitude théorique et l'altitude mesurée et sa variabilité régionale ont mis en évidence le fonctionnement à la fois multiscale et complexe de la dynamique de la limite supérieure de la forêt.

8.2.1 Une dynamique complexe

Le second résultat majeur de ce travail de recherche réside dans la complexité de la dynamique de la limite supérieure de la forêt. Cette complexité se traduit par deux résultats principaux : 1) la prise en compte de la multifactorialité de cette dynamique (**8.2.1.1**) ; 2) l'impossibilité de mesurer la dynamique par le biais d'un seul indicateur (par exemple le changement d'altitude ; **8.2.1.2**).

8.2.1.1 Une dynamique multifactorielle

L'intégration de facteurs multiples

L'un des points forts de cette thèse réside dans la prise en compte d'une large gamme de facteurs potentiellement impliqués dans la dynamique. En effet, les facteurs naturels (par exemple la topographie, le changement climatique, etc., Figure 95) mais également ceux liés à la pression anthropique ont été intégrés à ces analyses. La prise en compte de cette multifactorialité, indispensable à une compréhension générale de la dynamique de la limite supérieure de la forêt, a mis en évidence le rôle de l'ensemble de ces facteurs et à relativiser le rôle majeur du climat (Körner et Paulsen, 2004) aux échelles fines.

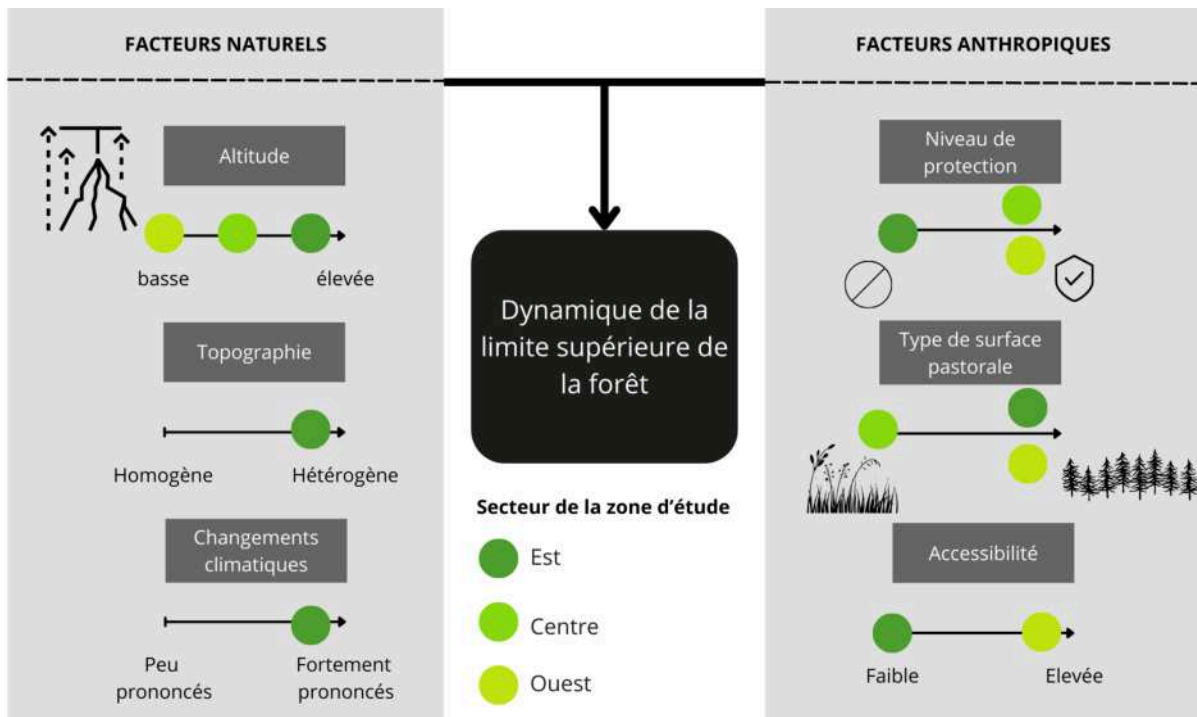


Figure 95 - Facteurs déterminants la typologie des sites dans les Pyrénées orientales d'après les analyses menées pendant la thèse.

Une approche par typologie de sites

La typologie de sites qu'a fait ressortir les analyses au niveau régional a été particulièrement efficace pour démontrer la multidimensionnalité de la dynamique de la limite supérieure de la forêt et sa variabilité au sein des sous-régions (Holtmeier et Broll, 2007). La structuration en sous-régions révélée par les analyses a souligné le rôle structurant des combinaisons de facteurs naturels et anthropiques, notamment de l'altitude, de la topographie, des changements climatiques, du niveau de protection ou encore du type de surface pastorale (Figure 95).

8.2.1.2 Une dynamique multiple

Le changement d'altitude, un indicateur clé mais partiel

Cette multifactorialité est encore complexifiée par la multiplicité des facettes de la dynamique de la limite supérieure de la forêt. En effet, nous avons pu confirmer (Feuillet *et al.*, 2020) que l'appréhension fine de la dynamique de la limite supérieure de la forêt ne pouvait être réalisée que par le biais de l'intégration d'un ensemble d'indicateurs de la dynamique. Si le changement d'altitude est effectivement un élément important de cette dynamique, les autres indicateurs permettent de nuancer les résultats obtenus, ces derniers étant associés à des facteurs sous-jacents variables, comme démontré aux échelles régionales (Figure 96a) et locales (Figure 96b).

La prise en compte unique du changement d'altitude a pour effet de masquer une part importante de la variabilité des facteurs impliqués dans la dynamique. En effet, régionalement, à l'échelle moyenne de l'ensemble des parcelles, le changement d'altitude est l'indicateur le plus simple par les dimensions auxquelles il est associé, à savoir des facteurs exclusivement liés à la variabilité topographique (Figure 96b). Or, les autres indicateurs testés mettent en évidence les rôles majeurs d'autres catégories de facteurs et particulièrement ceux liés à la variabilité et au degré (proximité à un aménagement) d'anthropisation.

De manière similaire, à l'échelle locale, les indicateurs de la dynamique présentent une multifactorialité variable (Figure 96b). L'indicateur de changement d'altitude est, à partir des variables dérivées des relevés effectués sur le terrain, l'indicateur qui est associé au plus grand nombre de catégories de variables.

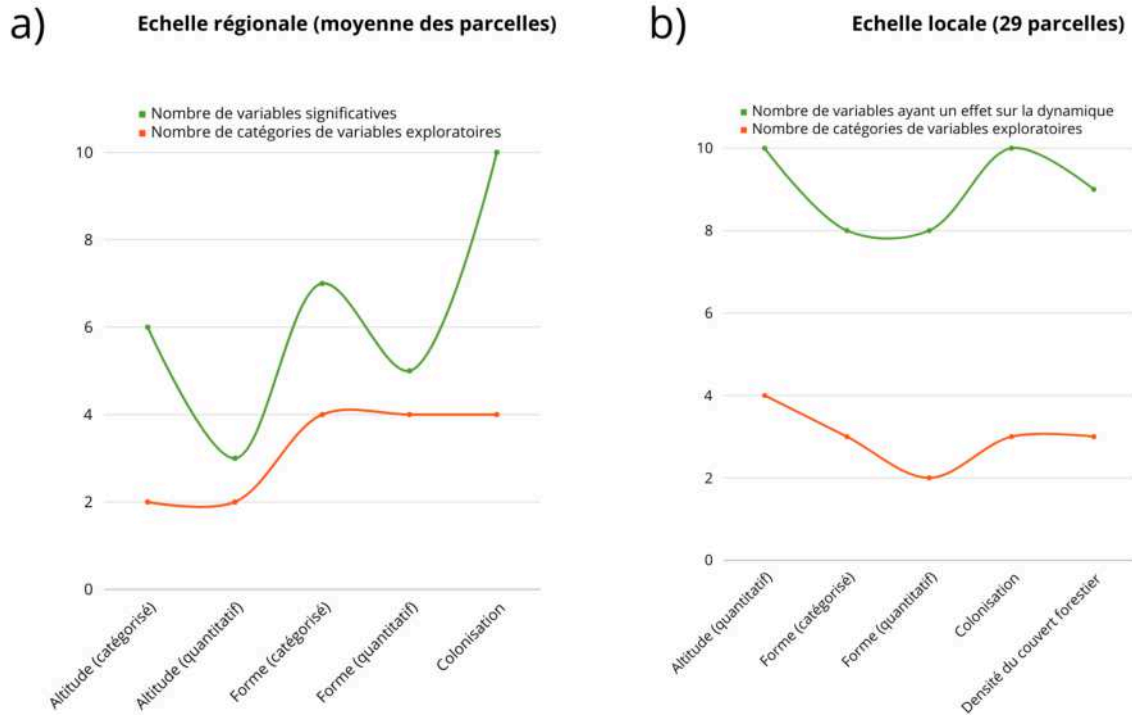


Figure 96 - Comparaison de la multidimensionnalité des différents indicateurs de la dynamique testés : a) à l'échelle régionale (moyenne des parcelles) d'après les résultats présentés dans le chapitre 5, b) à l'échelle locale (29 parcelles inventoriées sur le terrain).

Le changement de forme

La prise en compte de différents indicateurs présente un enjeu majeur de compréhension de la dynamique. Concernant en particulier le changement de forme, sa quantification précise et objective basée sur l'utilisation de métriques paysagères et la proposition d'une méthode standardisée pour sa mesure est un apport majeur de cette thèse qui a donné lieu à la publication d'un article¹⁰.

En effet, cet indicateur de l'évolution des paysages forestiers au niveau de la limite supérieure en montagne apporte des informations complémentaires à l'ensemble des indicateurs pris en compte dans les analyses tel qu'énoncé par

¹⁰ Birre, D., Feuillet, T., Lagalis, R., Milian, J., Alexandre, F., Sheeren, D., ... & Bader, M. Y. (2023). A new method for quantifying treeline-ecotone change based on multiple spatial pattern dimensions. *Landscape Ecology*, 1-18.

Bader *et al.* (2021). La mesure de cet indicateur présente *a priori* un caractère subjectif que la méthode basée sur les métriques paysagères permet d'objectiver.

8.2.2 Une dynamique multiscalaire

Le troisième résultat majeur de cette thèse est l'aspect multiscalaire des analyses menées. Nous avons démontré que les analyses conduites au niveau régional sont nécessaires mais insuffisantes pour une compréhension fine des facteurs impliqués dans la dynamique de la limite supérieure de la forêt (Chapitre 6).

8.2.2.1 Principaux facteurs régionaux

Au niveau régional, nous avons construit une base de données géomatiques intégrant un ensemble multidimensionnel de facteurs comprenant des facteurs liés au changement climatique, à la topo-géomorphologie, à la lithologie, à la pression anthropique (pastoralisme, aménagements, protection environnementale, population) ou encore relatifs à la composition du couvert forestier. La construction de cette base de données et du système d'information géographique associé a été efficace pour établir une description des parcelles à travers 94 facteurs au total. Cette base de données construite au niveau régional a d'une part démontré la multidimensionnalité de la dynamique de la limite supérieure de la forêt (voir 8.1.1.2) et d'autre part révélé les principaux facteurs impliqués dans la dynamique à cette échelle.

A l'échelle régionale (moyenne des parcelles, Figure 96), le rôle majeur des variables topographiques et anthropiques est démontré. Au moins un facteur issu de l'une de ces catégories a un effet significatif sur l'ensemble des indicateurs. Aussi, le climat, matérialisé par l'altitude moyenne de la parcelle, joue un rôle significatif dans

la compréhension des dynamiques pour quatre des cinq facteurs testés. Seul le changement d'altitude mesuré quantitativement ne fait pas ressortir de rôle significatif de cette variable. Le format continu de cette variable pour quantifier le processus de changement d'altitude n'est peut-être pas le mode de quantification le plus pertinent, un changement d'altitude positif ou négatif ayant ou n'ayant pas les mêmes significations écologiques.

8.2.2.2 Une approche géographique affinée

En sous-régions

A partir de ces premiers résultats obtenus à l'échelle régionale, nous avons procédé à un affinement géographique afin d'appréhender la variabilité des facteurs impliqués dans la dynamique à une échelle plus fine. La sous-régionalisation opérée en regroupant les parcelles en groupes a révélé le rôle structurant de l'altitude et de la pression anthropique (caractérisation des surfaces pastorales, accessibilité et degré de protection). Surtout, cette étape a permis de démontrer que les facteurs impliqués dans la dynamique varient régionalement et que le lissage opéré par la hiérarchisation moyenne des facteurs potentiellement impliqués dans la dynamique masque une grande part de la variabilité aux échelles infras.

A l'échelle de la parcelle

Néanmoins, ces échelles régionales et infrarégionales invisibilisent un certain nombre de facteurs potentiellement impliqués dans la dynamique. En effet, des facteurs potentiels locaux ne peuvent pas être quantifiés par la géomatique (composition des sols, profondeur, espèces forestières, caractéristiques des arbres). La quantification de ces facteurs proximaux sur un échantillon de 29 parcelles a

permis de révéler leurs effets sur la dynamique, ainsi que de confirmer leur variabilité en fonction des indicateurs de la dynamique, comme cela avait été mis en évidence régionalement. A cette échelle, les effets de la variabilité du type de couverture forestière et ses caractéristiques (taille des arbres en particulier) ainsi que la composition granulométrique des sols (proportions d'argiles de limons et de sable) sont révélés sur les différents indicateurs de la dynamique.

Conclusion du chapitre 8

Cette thèse a démontré l'aspect profondément anthropique de la limite supérieure forestière pyrénéenne, se traduisant par une altitude moyenne particulièrement basse de cette dernière, au sein de l'étage montagnard.

La compréhension de la dynamique de la limite supérieure de la forêt a pu être affinée d'une part par la prise en compte la plus exhaustive des facteurs naturels et anthropiques, et d'autre part par la comparaison des différents indicateurs de la dynamique.

Chapitre 9 - Perspectives spatio-temporelles, méthodologiques et thématiques

Introduction du chapitre 9

Les données acquises, les méthodes développées, les thématiques étudiées et les résultats obtenus au cours de la thèse ont fourni une compréhension détaillée des facteurs potentiellement impliqués dans la dynamique de la limite supérieure de la forêt, en les classifiant et en les hiérarchisant au sein de la zone étudiée. Ces résultats ouvrent un large éventail de perspectives à plus long terme.

Ce dernier chapitre vise à mettre en avant trois perspectives majeures de recherches qui pourraient être entreprises suite à la thèse. Ces perspectives incluent un élargissement des travaux menés dans trois directions :

- 1) Une extension géographique et temporelle des recherches menées afin d'enrichir les résultats et d'accroître la robustesse des conclusions fournies en incluant des données géographiques voisines ou correspondants à d'autres massifs montagneux, et en intégrant d'autres jalons temporels.
- 2) Une extension méthodologique des analyses réalisées, notamment en intégrant les relations inter-échelles (*cross-scale interactions*) mais également des données de télédétection haute résolution (LIDAR) ou encore un affinement des méthodologies de quantification des proxy de certains facteurs potentiels, notamment sur les volets anthropiques.

- 3) Une extension et un approfondissement des thématiques abordées au travers des analyses menées pendant la thèse, notamment au travers du prisme des enjeux associés à ces espaces de transition convoités.

9.1 Élargissement géographique et temporel

9.1.1 Elargissement géographique

9.1.1.1 Elargissement des analyses géomatiques

A l'échelle de l'ensemble du massif pyrénéen

Le territoire couvert par les analyses intègre une portion significative des Pyrénées françaises, affinant ainsi la compréhension de la dynamique de la limite supérieure forestière sur un territoire relativement étendu.

Si la zone étudiée a été bornée aux Pyrénées orientales afin de répondre aux enjeux de faisabilité dans le temps imparti, une extension des analyses menées vers l'Ouest (Pyrénées-Atlantiques, Hautes-Pyrénées et Haute-Garonne) et sur son versant sud espagnol permettrait d'affiner encore notre compréhension de la dynamique, comme illustré dans la partie 1 de la thèse (Figure 24). L'intégration de ces nouvelles zones permettra de d'augmenter les gradients écologiques, climatiques et anthropiques.

En effet, les contextes, en particulier humains (variation dans les caractéristiques de l'activité pastorale, sylvicole ou touristique), climatiques (influence océaniques à l'Ouest et continentalité au centre de la chaîne), et topographiques (altitudes plus élevées au centre de la chaîne et plus basses à l'Ouest), varient le long de la chaîne et de chaque côté du versant. Inclure des sites

le long de l'ensemble de la chaîne permettrait d'appréhender les variations de l'ensemble de ces facteurs sur les dynamiques observées.

A l'échelle d'autres massifs

L'extension géographique proposée à l'ensemble des Pyrénées pourrait également être étendue à d'autres massifs, comme celui des Alpes françaises. En effet, les trajectoires humaines et les conditions environnementales revêtent des similitudes concernant les trajectoires humaines, mais de grandes dissimilitudes dans les contextes environnementaux avec une influence méditerranéenne au sud qui s'estompe au Nord, ainsi que des altitudes variables et plus basses dans le massif pyrénéen par rapport aux Alpes par exemple. Concernant les trajectoires humaines, celles-ci se traduisent, comme dans les Pyrénées, par un abaissement drastique de la limite supérieure forestière entre le Néolithique et aujourd'hui, un pastoralisme marqué dès le Néolithique et des révolutions industrielles successives accroissant l'exploitation du bois généralisée à l'ensemble du massif jusqu'au XIX^e siècle (Talon 2010 ; Delahaye *et al.*, 2021). Ces exploitations massives se traduisent comme dans les Pyrénées par un reboisement des services de Restauration des Terrains de Montagne pour faire face aux problématiques d'érosion et de risques gravitaires découlant avec dans le même temps un exode rural massif.

Ces trajectoires humaines prennent place dans des situations géographiques variées. Les influences méditerranéennes, se traduisant par un déficit pluviométrique, se distinguent du centre de la zone alpine notamment. La continentalité augmente elle aussi vers le Nord du massif. Ces différents contextes, de même que ceux mis en évidence au sein de la chaîne pyrénéenne, peuvent avoir des influences variables sur les dynamiques observées. Une comparaison de ces

deux massifs permettra d'une part une généralisation de certains résultats renforçant la robustesse des résultats obtenus pendant la thèse, mais également des spécificités aux différentes échelles des massifs, renforçant ici l'intérêt de la méthodologie développée pendant la thèse basée sur un emboîtement des échelles.

9.1.1.2 Elargissement de la gamme de sites inventoriés sur le terrain

Dans le temps imparti pour la thèse, 29 sites ont été explorés de manière approfondie lors des campagnes de terrain. Les relevés effectués ont mis en évidence de nouveaux résultats et confirment la nécessité de réaliser ces relevés en complément des analyses géomatiques (chapitre 6). Ces travaux ouvrent des pistes prometteuses. Afin de consolider ces résultats et d'en élargir les perspectives, une extension du nombre de ces sites au travers de l'ensemble de la zone étudiées permettrait en particulier :

- 1) d'appréhender plus finement les nuances locales
- 2) de répartir équitablement les sites parmi l'ensemble des indicateurs de la dynamique

Le choix des sites inventoriés a été réalisé sur la base de l'indicateur de changement de densité du couvert forestier, ainsi que sur les possibilités d'accès à ces différents sites. Si les sites se répartissent équitablement au sein des différentes catégories de cet indicateur et permet de garantir une certaine représentativité de l'échantillon (voir chapitre 7), ceux-ci ne se répartissent pas de manière aussi équitable au sein des autres indicateurs de la dynamique et notamment pour ce qui est du changement de forme. Une extension des sites inventoriés pourrait permettre

de rendre plus exhaustives les conditions de sites explorées et d'inclure de manière équitable l'ensemble des gammes de changements mesurés.

9.1.2 Utilisation de données temporelles intermédiaires par la géomatique pour prendre en compte la non-linéarité des processus

9.1.2.1 Le passage d'une vision discrète à une vision continue

Les analyses menées pendant la thèse se sont concentrées sur des changements diachroniques sur une période d'environ 60 ans. La sélection de cette plage temporelle a été motivée par plusieurs critères exposés dans la première partie de la thèse (chapitre 2): inertie du processus, contexte des changements climatiques et des trajectoires socio-économiques récentes, disponibilité et homogénéité des données sur la zone étudiée. Néanmoins, ce choix entraîne nécessairement une impression de continuité de ces changements (progression ou régression continue du couvert forestier). Or, l'affinement temporel des analyses pourrait révéler différentes phases dans la dynamique du couvert forestier (Figure 97). Il pourrait également permettre de relativiser ou d'accentuer les effets de certains facteurs potentiels pour lesquels le choix de la plage temporelle ne permet pas d'en révéler finement les effets et de mettre en évidence la non-linéarité du processus de la dynamique de la limite supérieure forestière. L'ajout d'une date intermédiaire permettra de distinguer les tendances à long terme des événements ponctuels. La plage temporelle retenue offre finalement une vision discrète des changements opérés au niveau de la limite supérieure de la forêt. Cependant, l'acquisition de données sur la position de la limite supérieure de la forêt à des dates intermédiaires permettrait de mettre en évidence des variabilités spatio-temporelles

dans les processus de recrutement au niveau de la lisière forestière comme ont pu le démontrer Camarero *et al.* (2015) via des analyses dendrochronologiques. La vitesse et la progressivité de ces changements pourraient ainsi être appréhendées. L'inclusion d'une ou de plusieurs dates intermédiaires contribuerait à rendre la dynamique forestière observée plus proche d'une vision continue.

9.1.2.2 Proposition d'une date intermédiaire

Concernant la partie Est des Pyrénées, l'ajout d'une date à la fin du XX^e siècle (1980) en regard des connaissances des trajectoires humaines par le biais de la revue bibliographique effectuée dans le chapitre 2 permettrait probablement de saisir des changements notables dans les phases de recrutement du couvert et différentiels en fonction des secteurs visés. Dans le Conflent par exemple, il est noté le déclin massif depuis le début du XIX^e siècle puis sa reprise depuis la fin du XX^e siècle. *A contrario* Bonhote et Vernet (1988) soulignent que ce déclin pastoral est accompagné à la fin du XX^e siècle par la fermeture des dernières forges se soldant ainsi par une régénération forestière. Différentes tendances spatiales pourraient être observées sur l'ensemble de la zone étudiée.

En effet, comme schématisé dans la figure 97, la version discrète lisse les tendances potentiellement observables par l'ajout d'une ou plusieurs dates comme illustré par les scénarios 1 et 2. De même, le premier scénario potentiellement observable fait état d'un changement brutal entre deux dates avec une diminution de la mesure de l'indicateur de la dynamique (la cas du changement d'altitude par exemple) qui peut traduire le résultat d'une perturbation brutale et rapide dans la dynamique générale ce que ne permet pas de transcrire la version discrète.

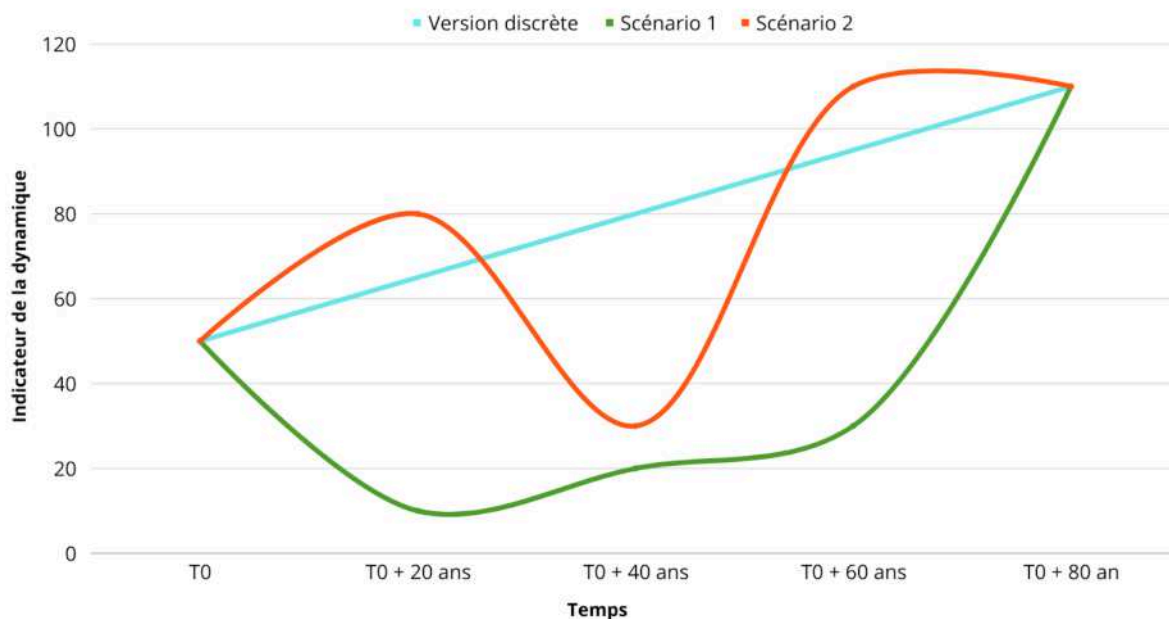


Figure 97 - Apports potentiels de l'acquisition de données sur la position de la limite supérieure de la forêt à plusieurs dates pour capter la non-linéarité de sa dynamique.

9.2 Élargissement méthodologique

Le protocole et les techniques employées pendant la thèse ont permis de dresser un état des lieux précis de la dynamique de la limite supérieure forestière à l'échelle de la zone étudiée dans le temps imparti de la thèse. En complément de ces analyses, d'autres pistes méthodologiques apporteraient un avantage significatif dans la compréhension générale de la dynamique. Ces propositions incluent notamment :

- 1) l'intégration de données LIDAR permettant la visualisation tridimensionnelle du couvert forestier à l'échelle de l'ensemble de la zone étudiée. Ces données n'étant pas encore totalement disponibles pour le terrain concerné par la thèse, elles n'ont pas pu être mobilisées mais leur croisement futur avec les données mobilisées pendant cette

recherche doctorale permettraient d'obtenir des informations sur la structure en coupe de la lisière, informations qui jusqu'ici n'étaient disponibles que pour les sites inventoriés sur le terrain. Ces données ont été mobilisées dans d'autres études apportant des résultats complémentaires qui justifient l'intérêt de cette donnée (Garbarino *et al.*, 2023)

- 2) Enrichissement du protocole général pour affiner la mesure et la caractérisation des facteurs potentiels identifiés pendant la thèse. Pour les raisons de faisabilité évoquées plus haut, le protocole proposé a favorisé la prise compte d'un vaste champ des facteurs potentiellement impliqués dans la dynamique mais pourrait être complété pour une analyse approfondie de certains d'entre eux. Ces facteurs incluent l'évaluation de la charge pastorale, l'analyse profonde des sols et la réalisation de passages répétés en vue de la réalisation des inventaires botaniques.
- 3) L'intégration des interactions entre échelles. Pendant la thèse, les échelles régionales et locales ont été traitées indépendamment les unes des autres. Néanmoins, les interactions entre échelles (*cross-scale interactions*, Sorrano *et al.* 2014) évoquées dès l'introduction de la première partie de la thèse, et qui se réfèrent au fait que des facteurs propres à une certaine échelle dépendent de facteurs estimés à d'autres échelles, sont une partie centrale de la compréhension de la dynamique générale de la limite supérieure forestière.

9.2.1 Les données LIDAR : une acquisition globale de la structure du couvert arboré

Les données géomatiques mobilisées lors de la conduite des analyses de la thèse comprennent les orthophotographies historiques et récentes couvrant l'ensemble de la zone étudiée. En complément de ces données et pour acquérir à l'échelle globale des informations concernant la structure tridimensionnelle du couvert forestier, le croisement des photographies récentes avec les données Lidar (<https://geoservices.ign.fr/lidarhd>) serait particulièrement judicieux. Cette approche permettrait une description plus précise du couvert forestier (Coops *et al.*, 2013) L'acquisition de ces données étant encore en cours pour les zones couvrant le terrain de thèse, ces données n'ont pas pu être mobilisées pour la réalisation des travaux menés ici.

L'intégration de ces données LIDAR discrétisées en catégories d'occupation du sol (végétation, bâtiments, etc.) permettra d'acquérir à l'échelle régionale des données sur la structure du couvert végétal (hauteur des arbres notamment et distinction entre les buissons, arbustes et arbres ; Bolton *et al.*, 2018) qui n'ont, ici, pu être mesurées que pour un échantillon de 29 parcelles inventoriées sur le terrain. L'acquisition de ces données permettra :

- d'affiner la typologie des formes de la limite supérieure de la forêt en ne se limitant plus à la classification établie par Bader *et al.* (2021) et éprouvée au travers de la thèse et de l'article paru en 2023 (Birre *et al.*, 2023). Ainsi, les catégories discrètes, diffuses et en îlots détaillés dans le chapitre 1 et éprouvées dans le chapitre 5 pourront être affinées en fonction de la structure du couvert arboré et intégrer une classification

tridimensionnelle correspondant aux formes abruptes et graduelles décrites par Bader *et al.* (2021).

9.2.2 Enrichissement du protocole d'inventaires

9.2.2.1 Enquêtes auprès des acteurs agissant sur le territoire

L'utilisation de sources de données exploitables à l'échelle globale par la géomatique est limitée par la disponibilité et la cohérence des données à l'échelle de l'ensemble des sites. Concernant l'évolution de la pression anthropique, les données disponibles et mobilisées dans le chapitre 5 permettent une appréhension partielle de ce facteur central dans la dynamique de la limite supérieure de la forêt. Pendant la thèse, la pression anthropique a été quantifiée de manière partielle du fait de la disponibilité de données mobilisables de manière homogène sur l'ensemble de la zone d'étude. Celle-ci a été décrite par la proximité à des aménagements humains, le type de surface pastorale ou encore l'évolution de la population communale. Les résultats obtenus à partir de ces facteurs ont fourni une clé de lecture intéressante du territoire de la thèse. Néanmoins, il serait particulièrement intéressant, à l'échelle des sites inventoriés sur le terrain, de compléter le protocole par des enquêtes auprès des pasteurs, des chambres d'agriculture et des exploitations d'archives. Ces enquêtes permettront d'évaluer finement les pressions actuelles et passées sur la limite supérieure forestière, l'activité agropastorale étant particulièrement structurante de la limite supérieure forestière.

Il est à noter que ce travail d'enquête a été amorcé *via* l'ANR SpatialTreeP. L'acquisition de ces nouvelles données en cours devrait permettre de quantifier finement l'ampleur de la pression anthropique sur la physionomie actuelle et ancienne du couvert forestier. Une quantification précise ou une estimation de

l'évolution de la charge pastorale sur la période temporelle considérée, de sa nature (types d'animaux) et des pratiques pastorales (localisation, parcours, brûlage pastoral, débroussaillage) sur la période récente permettrait réellement d'affiner la compréhension de la dynamique forestière. En effet, comme développé dans le premier chapitre de la thèse, la présence d'animaux modulent les conditions locales par leur comportement alimentaire (préférences alimentaires ; Figure 20) et la taille des cheptels, et sont des éléments clés dans la compréhension du degré d'ouverture de la lisière forestière et son évolution. Aussi, l'évolution de la localisation des surfaces pastorales sont des éléments qui pourraient permettre d'identifier précisément les effets passés et récents du maintien ou de l'abandon du pastoralisme à l'échelle locale. A partir de ces enquêtes, une série de variables répertoriées dans le tableau 22 pourraient être dérivées.

Tableau 22 - Propositions de variables dérivées des enquêtes.

Variable	Description
Types d'animaux	Caractérisation du cheptel en termes d'animaux présents au sein des secteurs pastoraux
Taille du cheptel	Quantification du nombre d'animaux emmenés sur les pâturages par espèces
Evolution de la pression pastorale	Estimation de l'évolution de la pression pastorale sur la plage temporelle de la thèse
Localisation précise des secteurs pâturés	Cartographie des surfaces pastorales maintenues en pâturages
Etat des surfaces pastorales	Caractérisation de l'état des surfaces pastorales (ouvert, enrichement, fermé).
Surfaces pastorales abandonnées	Cartographie des surfaces pastorales abandonnées entre 1955 et 2015

9.2.2.2 Analyses approfondies des propriétés du sol

Considérant les relevés effectués pendant la thèse, le protocole étant d'ores et déjà conséquent, l'analyse des sols s'est concentrée sur leur partie superficielle (0 - 15 cm) avec des analyses de leur composition. Les résultats obtenus sur ce volet sont inédits et renforcent la compréhension de la dynamique de

la limite supérieure forestière. Cependant, des analyses de sols plus importantes permettraient une meilleure appréhension des facteurs physiques, chimiques ou biologiques qui sont associées aux structures végétales au niveau de cette limite et renforcerait les résultats obtenus par l'analyse des sols superficiels notamment concernant la porosité du sol ou encore la température et le pH ou encore la composition microbienne qui peuvent avoir une influence sur la dynamique (Moscatelli *et al.*, 2017). Une analyse approfondie des sols visera à mieux comprendre les facteurs sous-jacents à la distribution spatiale des espèces végétales recensées au niveau de cette limite.

9.2.2.3 Passages répétés sur les sites

Concernant les relevés botaniques réalisés au sein des 29 sites, ceux-ci ont été effectués à différents moments de la période estivale. Cette variabilité dans l'acquisition des données botaniques peut avoir un impact sur la représentativité réelle des inventaires réalisés en lien avec la phénologie variable des espèces. Le protocole de terrain proposé a notamment été contraint par la faisabilité de la thèse. Celui-ci étant très dense, une extension des travaux au-delà de la thèse pourrait permettre de compléter les relevés effectués par des passages répétés sur les sites à différents moments (printemps et été) et ce de manière homogène sur l'ensemble des sites.

9.2.3 Cross-scale interactions

L'aspect multidimensionnel de la problématique de la thèse a largement été confirmé par l'ensemble des analyses menées. Pendant la thèse, les échelles d'analyse ont été traitées indépendamment. Néanmoins, les interactions entre échelles (*cross-scale interactions*) sont une composante importante de la

compréhension globale de la dynamique de la limite supérieure forestière (Case et Duncan, 2014). En effet, comme démontré tout au long de la thèse, les processus et phénomènes sous-jacents impliqués dans la dynamique de la limite supérieure de la forêt oeuvrent à des échelles différentes : globale, régionale et locale. Bien que se produisant à des échelles différentes, ces processus interagissent de manière complexe et peuvent avoir des implications importantes dans la compréhension du processus de dynamique de la limite supérieure de la forêt.

La combinaison de ces processus multiscalaires et multifactoriels est une partie intégrante de la complexité de la dynamique de la limite supérieure de la forêt. Rita *et al.* (2023) ont notamment démontré que des sites présentant des propriétés topographiques similaires peuvent être associées à des dynamiques forestières différentes et parfois paradoxales. A titre d'exemple, ils notent que l'altitude de la treeline sur des pentes exposées au Sud était plus élevée dans les Alpes tandis que dans les Apennins, un résultat inverse était observé. Ainsi, ces résultats démontrent que des observations pouvant paraître contradictoires sont finalement expliquées par des interactions inter-échelles tels qu'illustrés par la figure 98 (c et d). L'exploration de ces interactions entre échelles nécessite l'emploi de techniques statistiques poussées telle que la modélisation multiniveau.

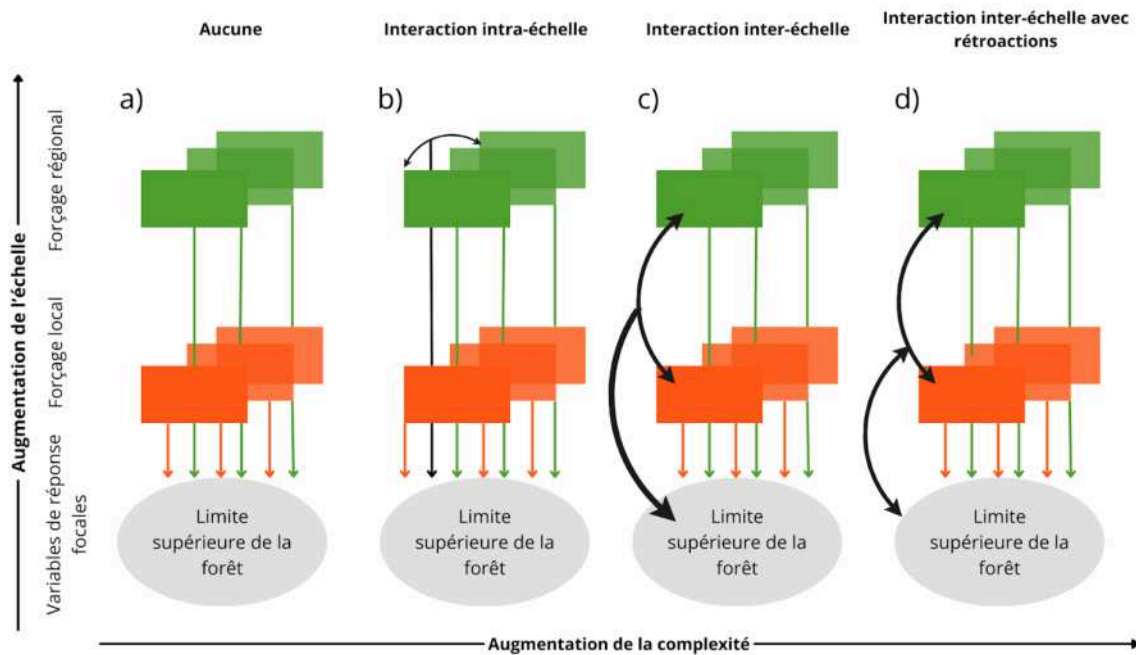


Figure 98 - Illustration des processus d'interaction entre échelles et leurs effets sur la dynamique de la limite supérieure de la forêt en regard des processus sans interaction entre échelles ou avec interaction intra-échelles (Adapté et traduit de Soriano *et al.*, 2014, p. 66). a) Aucune interaction intra et inter-échelle ; b) interaction intra-échelle ; c) interaction-inter-échelle ; d) interaction inter-échelle avec rétroaction.

9.3 Élargissement thématique

Paradoxalement considérée comme une frontière, une limite marginale des espaces ruraux montagnards, la limite supérieure forestière est en réalité un lieu de grande richesse écologique et socio-économique qui font de cette lisière un espace hautement convoité par une multitude d'acteurs.

D'un point de vue écologique, la limite supérieure forestière est un espace de transition entre deux écosystèmes : le milieu forestier et la pelouse alpine. Cette singularité offre un ensemble de niches écologiques permettant l'implantation d'un cortège spécifique riche car répondant à des exigences écologiques variées comme démontré dans le chapitre 7. Sur le plan socio-économique, la lisière forestière offre une gamme large de ressources et fournit de fait un ensemble de services écosystémiques (protection contre les risques gravitaires, reproduction alimentaire,

service culture, support écologique, régulation ; Sirami *et al.*, 2021 ; Lamarque *et al.*, 2011). Ces ressources sont exploitées par différents acteurs aux visions et objectifs de gestion variés voire contraires. Les enjeux multiples qui sont donc associés aux lisières forestières, notamment en terme de conservation de la biodiversité, en font des espaces largement convoités et de potentiels espaces de conflits d'usage et de gestion (Wielgolaski *et al.*, 2017 ; Kyriazopoulos *et al.*, 2017) .

Synthétiquement, la limite supérieure forestière est un espace restreint, complexe et multifonctionnel au sein duquel des enjeux contraires peuvent coexister spatialement et temporellement. Cette section a pour objectif de situer la limite supérieure de la forêt au sein de ce complexe d'acteurs et à ouvrir le travail de thèse mené vers des thématiques qui n'ont pas été abordées ici.

9.3.1 Enjeux écologiques

La limite supérieure forestière constitue un hotspot de biodiversité. En effet, sa position d'interface entre deux biomes majeurs lui permet de contenir une diversité spécifique large comprenant de fait les espèces de chacun d'eux. La lisière forestière fournit une grande diversité d'habitats en raison de la variabilité des altitudes concernées, de l'exposition et de la microtopographie. Ces conditions sont propices à la formation de multiples niches écologiques abritant un panel large d'espèces aussi bien animales que végétales au sein d'un espace restreint spatialement (Lamarque *et al.*, 2011).

Un cortège riche d'espèces végétales et animales utilisent sur une ou toute partie de leur cycle de vie la lisière forestière. Cette utilisation fait également de cet espace un milieu à fort enjeu de conservation d'espèces potentiellement fragiles et d'intérêt patrimonial. A titre d'illustration de cette richesse et des enjeux qui en

découlent, le territoire du PNR des Pyrénées ariégeoises compte plus de 250 espèces protégées nationalement parmi lesquelles on retrouve 110 espèces d'oiseaux, 41 invertébrés, 39 mammifères, 26 plantes, 15 reptiles, 12 amphibiens et 9 poissons. Ci-après quelques-unes des espèces emblématiques de la limite supérieure forestière pyrénéenne sont présentées, ainsi que les principales menaces auxquelles elles sont assujetties.

La grand tétras (*Tetrao urogallus aquitanicus*)

Le Grand tétras (*T.u. acquitanicus*) est une espèce emblématique des milieux forestiers pyrénéens et considérée comme étant une espèce patrimoniale. Sa présence constitue une synonyme d'une qualité environnementale importante et constitue une espèce dite parapluie dont la conservation bénéficie à un large éventail d'autres espèces et bénéficie de l'application d'un Plan National d'Action (PNA). On le retrouve dans les Pyrénées à des altitudes comprises entre 600 et 2 400 mètres en milieu forestière aussi bien dans des sapinières que dans des hêtraies, des pinèdes de pins à crochets ou dans des forêts mixtes.

Les lisières supérieures forestières forestières sont d'une grande importance pour l'espèce (Ménoni, 1996), car il y établit ses places de chant. Il fréquente les milieux forestiers montagnards et subalpins ainsi que les landes à myrtille (*Vaccinium myrtillus*) et à rhododendron (*Rhododendron ferrugineum*) subalpines. La fragmentation des habitats constitue une menace majeure pour l'espèce qui est retrouvée exclusivement dans des espaces forestiers de grandes superficie et non fragmentés. Un sous-bois riche en sous-espace arbustif à base d'espèces de landes est indispensable à l'espèce, car il y établit ses zones de nidification (Figure 99). La présence de pin à crochet lui est particulièrement favorable, les bourgeons étant

constitutifs de l'alimentation du Grand tétras (Menoni, 1991 ; Duriez et Ménoni, 2008 ; Anonyme, à paraître ; Ménoni *et al.*, 2012). Son déclin dans les Pyrénées centrales est estimé à plus de 58 % sur un période de moins de 20 ans (2000 - 2017 ; Gil *et al.*, 2020).



Figure 99 - Exemple de paysage favorable à la présence du Grand tétras (*T.u. acquitanicus*) dans les Pyrénées d'après les descriptions de Ménoni *et al.* (2012). Ici une photographie prise dans les Pyrénées-Orientales (secteur de Batère, Massif du Canigou, photographie D.Birre août 2023).

Le Cuivré de la Bistorte (*Lycaena helle deslandesi*)

Un ensemble de papillons établit son habitat à proximité de la limite supérieure forestière, soit en lisière soit au-delà (pelouses alpines). Parmi ces derniers, le Cuivré de la Bistorte (*L. helle deslandesi*) est une espèce en danger selon l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN). Elle subsiste

dans quelques secteurs du terrain étudiés pendant la thèse au niveau du Carol et du Capcir dans les Pyrénées-Orientales et dans le Donezan en Ariège, correspondant à la partie centrale de la zone d'étude (Figure 100). Cette espèce de milieux humides se retrouve principalement à proximité de lisières forestières et apprécie les prairies à hautes herbes qu'elle fuit dès que le boisement de ces dernières devient important. Cette espèce en danger d'extinction bénéficie de mesures de conservation par le biais d'un Plan National d'Action (PNA) qui préconise un pâturage extensif pour fournir à l'espèce des habitats adaptés.

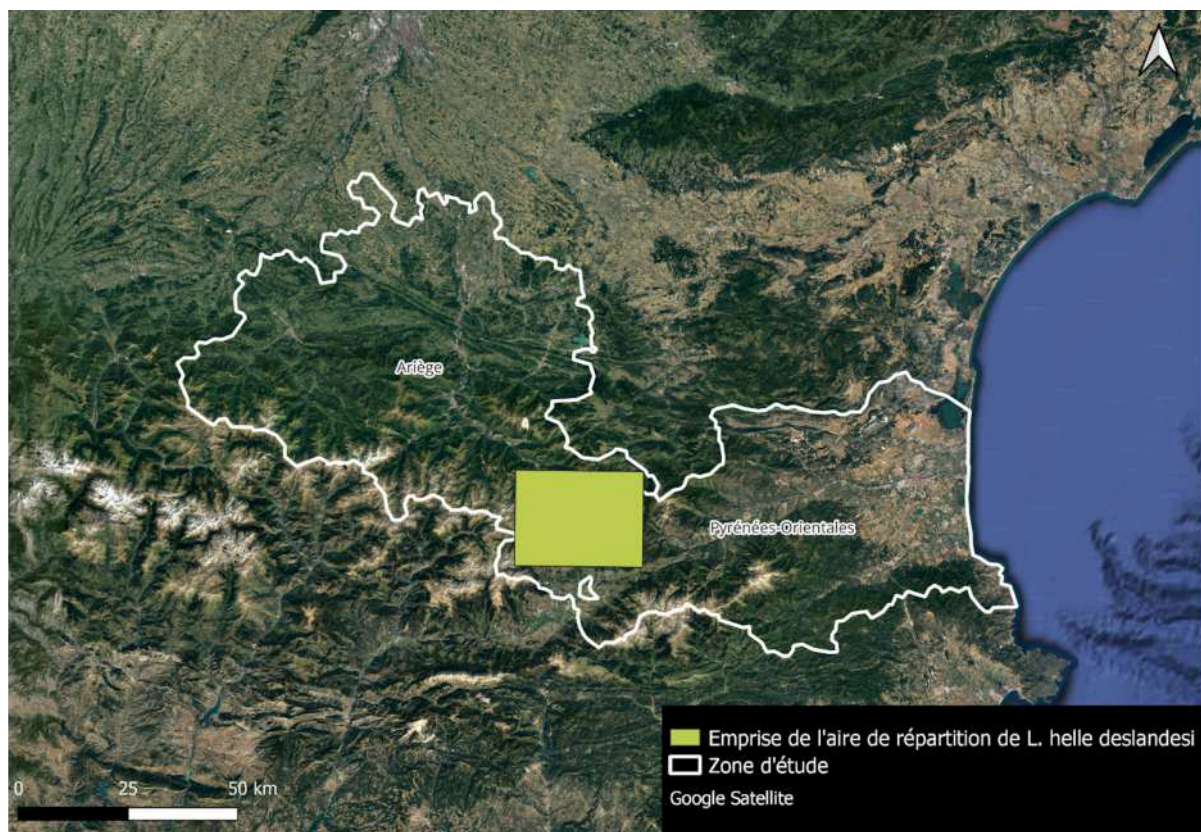


Figure 100 - Cartographie de l'emprise de l'aire de répartition de *Lycaena helle deslandesi*. L'aire de répartition est limitée à la partie centrale de la zone étudiée pendant la thèse (vallée du Carol, Capcir et Donezan). D'après OpenStreetMap, 2018 et Données ANA - CEN Ariège opportunistes, Données ANA - CEN Ariège sur diverses études, Données naturalistes de Pascal Dupont, Insectes Lépidoptères Rhopalocères de France métropolitaine, Bulletin de la société entomologique de France [1986 -], Revue oreina [2008 -], Bibliographique de la faune, la flore et la fonge de France métropolitaine et outre-mer, Données ANA-CEN Ariège sur les études d'impact ; Lacaze Vincent et al., données transmises par l'INPN-plateforme nationale du SINP - 17/02/2024

9.3.2 Enjeux socio-économiques

La limite supérieure de la forêt est un espace particulièrement anthropisé, paradoxalement à la naturalité à laquelle elle peut être associée. Aux enjeux de préservation de la biodiversité précédemment énoncés se confrontent des enjeux socio-économiques parfois complémentaires, ou au contraire qui se heurtent à cette vision. La réponse à ces enjeux multiples réside dans la mise en compatibilité de leurs objectifs de gestion respectifs. Cet espace multi-acteurs est porteur d'enjeux socio-économiques forts en terme d'agropastoralisme, de sylviculture ou encore de tourisme.

9.3.2.1 Vision et objectifs des acteurs

L'agropastoralisme : une progression forestière à limiter

Les espaces pastoraux sont partie intégrante de la structuration des paysages montagnards (chapitre 3). Les phases de déclin et de regain de l'activité ont profondément transformé les espaces forestiers et supra-forestiers dans l'ensemble du massif. Ces espaces sont pourvoyeurs de multiples services (maintien de la biodiversité, service fourrager) et sont un élément majeur de gestion de ces espaces montagnards (Sirami *et al.*, 2011). Au sein du territoire pyrénéen comme dans de nombreux massifs européens, le maintien des milieux ouverts représente un enjeu central de la gestion des espaces montagnards et la réalisation de cet objectif d'ouverture est assigné à l'activité pastorale (Revilla et Osoro, 1999).

La progression de la forêt perçue par les sociétés montagnardes pyrénéennes représente un enjeu majeur de gestion. Le PNR des Pyrénées ariégeoises intègre dans sa charte cet enjeu comme un élément central de sa

gestion. Il présente l'activité agropastorale comme étant l'activité privilégiée pour la limitation de la progression forestière au sein du territoire. Le maintien des espaces ouverts est de fait un objectif central de sa gestion.

La sylviculture : la forêt, un outil de production

Au total, ce sont 458 parcelles couvrant le territoire de la thèse dont au moins une portion de ces dernières est incluse dans une parcelle forestière publique (ONF, 2020) avec un total de 68 zonages de surfaces forestières réparties entre l'Ariège et les Pyrénées-Orientales. Ces forêts sont en partie exploitées en vue de la production de bois d'œuvre et d'industrie. Outre ces forêts publiques, le territoire pyrénéen comprend un ensemble de parcelles privées. L'ensemble de ces parcelles, lorsqu'elles sont incluses au sein de surfaces sylvicoles de production, sont traitées selon différents modes qui ont des effets variés sur les peuplement et les structures forestières selon qu'elles correspondent à des futaies régulières (arbres de diamètre et d'âges proches), futaies irrégulières (arbre à différents stades) ou encore en taillis (arbres dont les repousses se font à partir de souches après une coupe forestière).

Au niveau des lisières forestières, les recommandations de gestion proposées par Rouyer *et al.* (2014) dans le cadre du projet FORESPIR à l'échelle des forêts pyrénéennes (<https://www.forespир.com/>) préconisent la gestion de ces espèces en favorisant les lisières progressives et indiquent à ce titre page 94 que « [...] le passage d'un milieu ouvert à la forêt se fait sur une dizaine de mètres de largeur, en passant par des secteurs buissonnants, avec une structure verticale diversifiée » .

Le tourisme : le paysage forestier, un outil d'attraction

Les milieux de haute montagne constituent des lieux à fort attrait touristique au sein desquels l'accueil des publics est un enjeu majeur. Ce tourisme est notamment fondé sur l'attractivité des paysages de haute montagne (Hagimont, 2017). L'interrelation entre tourisme et valeur paysagère se traduit au sein du territoire étudié par différentes actions comprenant également la revégétalisation comme ce fut le cas au sein du Massif du Canigou à la fin des années 1990 notamment dans un but de développement du tourisme. Dans le contexte touristique, la forêt et sa limite supérieure forment des lieux de transition pour les randonneurs partant à l'ascension des massifs et des éléments emblématiques de ces paysages montagnards justifiant leur attrait notamment matérialisés par la création de sentiers d'interprétation des paysages (Bénos et Milian, 2009 ; Bénos et Milian 2013).

Le tourisme montagnard se base à la fois sur l'activité touristique hivernale au sein des stations de ski mais également sur un tourisme estival axé sur l'offre de randonnée. L'ensemble de ces activités, interagissant avec la zone formée par la limite supérieure forestière, nécessitent une gestion de l'espace efficace, notamment dans la gestion et la concentration des flux touristiques (éviter les divagations hors des sentiers de randonnée, la réduction ou l'interdiction de la circulation dans certains secteurs par exemple ; Vlès 2019) et de la dynamique forestière (par exemple maintien de l'état du couvert arboré dans les stations de ski).

9.3.2.2 Conflits d'usages potentiels

L'exploitation des espaces forestiers et supra-forestiers par les différents acteurs fait émerger des coexistences spatiales et temporelles complexes entre

différents acteurs du milieu montagnards. Ces coexistences occasionnent la naissance de conflits d'usage liés à la définition d'enjeux parfois opposés.

Les grands prédateurs en secteur pastoral ; le partage d'un même espace

L'un des conflits emblématique de ces espaces montagnards est incarné par la coexistence des grands prédateurs et notamment de l'ours brun (*Ursus arctos*) dans les Pyrénées (LES, E.O.E.P.D., 2019). Disparu du massif pyrénéen à la fin du XX^e siècle notamment du fait de la destruction de son habitat forestier pendant plusieurs siècles, des réintroductions d'ours bruns originaires de Slovénie ont été réalisées à partir de 1996. La limite supérieure de la forêt est le théâtre de la superposition des territoires de ce grand prédateur, protégé nationalement, et des éleveurs pastoraux. En effet, les ours fréquentent les estives ainsi que la zone de transition entre la forêt et les zones supra-forestières, comme mis en évidence par Pivot *et al.* (2019) sur la commune de Sentein en Ariège. La présence de l'ours est la plus importante en Ariège. Le partage de ces estives avec l'ours occasionne des pertes d'animaux (18 en 2018 sur la commune de Sentein d'après les auteurs). La présence de l'ours influence le choix d'implantation de l'estive au même titre que la topographie, la distance à un bâtiment ou encore à un point d'eau (Pivot *et al.*, 2019 ; Ministère de l'Agriculture et de l'alimentation, 2019 ; Gastineau 2019).

Conservation de la biodiversité et exploitation forestière

La sylviculture est associée à l'exploitation d'arbres jeunes. Or, une part importante de la biodiversité forestière est dépendante de la présence d'arbres matures (25 % selon Cateau *et al.*, 2016). Cateau *et al.* (2016) ont étudié les effets de l'exploitation forestière sur des coléoptères aptères retrouvés dans les litières en

milieu forestier dans les Pyrénées. Ils observent une diminution de leur nombre dans la vallée du Biros en Ariège, vallée la plus soumise à l'exploitation forestière de leur étude.

Concernant le territoire étudié pendant la thèse, parmi les 458 parcelles situées au sein d'une forêt domaniale ou communale publique, toutes sont situées dans une Zone Naturelle d'Intérêt Faunistique et Floristique (ZNIEFF). Parmi ces 458 parcelles, 223 d'entre elles sont également concernées par le zonage Natura 2000, soit en se situant dans une Zone de Protection Spéciale (ZPS) soit dans une Zone Spéciale de Conservation (ZSC, Figure 101). Plus largement, ce sont 44 zonages de forêts publiques qui se superposent au zonage Natura 2000.

Les forêts domaniales du Biros (n = 34) et de Mérens-les-Vals (n = 36) sont les forêts domaniales comprenant le plus grand nombre de parcelles inventoriées pendant la thèse qui intègrent un espace protégé. La première s'étend sur 6 440 hectares et comprend notamment 127 hectares en Réserve Biologique Intégrale (RBI) et 158 hectares en Réserve Biologique Dirigée (RBD) et une part majeure (5 562 hectares) dans un site Natura 2000 (ONF 2014). Une majeure partie de la surface est hors sylviculture, les 420 hectares traités par sylviculture sont en futaie régulière ou irrégulière. D'autres territoires sont plus largement en situation de recoupement des zonages Natura 2000 et de gestion sylvicole. C'est notamment le cas de la forêt communale de Prades à l'est du massif de Tabe. Sur une surface totale de 109 hectares, 61 hectares se situent au sein d'un site Natura 2000 et 62 hectares sont situés en surface de sylviculture de production traités en futaie irrégulière. Sur ce territoire, des difficultés dans la desserte occasionnent une limitation de l'exploitation du bois, conduisant les gestionnaires à proposer localement des modifications de ces voies d'accès qui ont donc pour conséquence

de permettre une exploitation sylvicole plus importante (ONF 2017). Ces situations peuvent localement être à l'origine de situations conflictuelles entre les politiques de gestion des forêts concernant la sylviculture et pour la gestion de la biodiversité exposées précédemment.

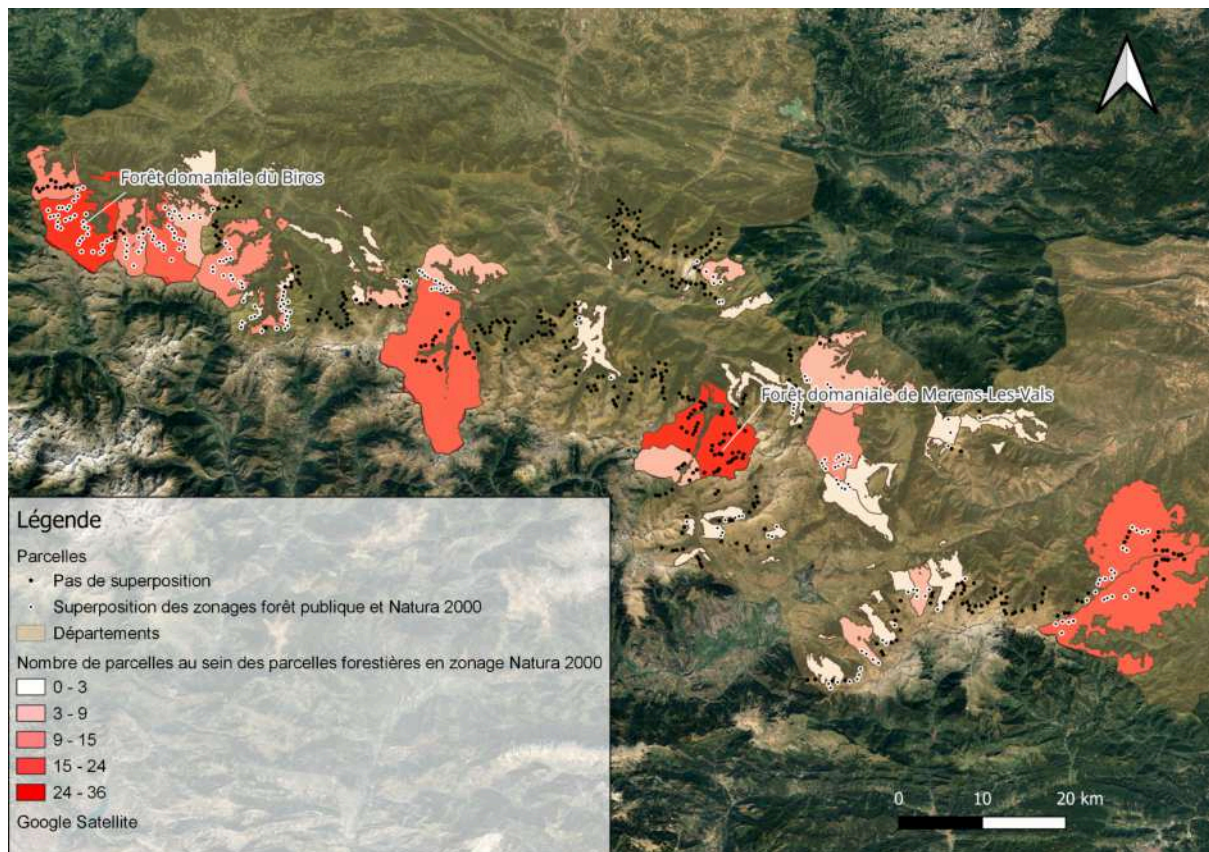


Figure 101 - Cartographie des parcelles en fonction de leur inclusion au sein des zonages des forêts publiques et des sites Natura 2000. Près d'un tiers des parcelles (n = 223) sont incluses au sein de ce double zonage (point noir entouré de blanc). Cartographie d'après MNHN (2023) et OpenStreetMap (2018).

Conservation de la biodiversité, des paysages et tourisme

La limite supérieure forestière est un espace touristique majeur, comme illustré dans le premier chapitre de la thèse. Pour rappel, la zone couverte par le territoire exploré pendant la thèse comprend à lui seul un ensemble de 18 stations de skis. L'un des enjeux majeurs de cet espace touristique réside dans la coexistence d'enjeux écologiques forts. L'un des conflits d'usage emblématique de

cet espace entre environnement et tourisme est incarné par le projet de fusion des stations de ski des Angles, de Font Romeu, de Bolquère et de Formiguères dans les Pyrénées-Orientales pour former une super-station. Ce projet implique l'aménagement de liaisons entre les quatre stations de Cerdagne au sein d'un territoire intégré au parc naturel régional des Pyrénées catalanes.

Localement, l'impact des activités de randonnée ou d'accessibilité aux départs des randonnées peut également représenter un réel enjeu pour la biodiversité. Dans cette optique, le Canigou classé grand site de France est un bon exemple de gestion de cet enjeu. Le massif voit son accessibilité par accès motorisé réduite depuis 2007 de 10 000 à 500 véhicules en 2022 par saison et interdisant également l'accès aux 4x4 des opérateurs touristiques pour transporter des randonneurs jusqu'aux refuges (Daguin, 2023). Ainsi, comme décrit par l'aménagement forestier de la forêt domaniale du Canigou (ONF, 2015), la vision de l'aménagement de ce massif a progressivement évolué depuis la perception d'un « [...] territoire naturel à conquérir (p. 45) au sein duquel de multiples projets d'aménagements ont eu pour résultat de faciliter son accessibilité à la vision d'un [...] patrimoine vivant à découvrir et à protéger » (p. 47). Cette vision intègre les concepts de mobilité douce décrits plus haut ou encore d'écotourisme.

Conclusion du Chapitre 9

Ce dernier chapitre a mis en perspective les travaux menés pendant la thèse. Les élargissements des travaux réalisés sur les aspects spatio-temporel, méthodologiques et thématiques proposés dans le cadre de ce chapitre visent à définir des axes de recherche pertinents au vue des résultats fournis par la thèse.

A travers l'extension géographique et temporelle, les recherches menées pourront permettre d'éprouver le protocole développé durant la thèse et surtout d'affiner la compréhension des mécanismes variables géographiquement et de démontrer la non linéarité temporelle de l'évolution de la limite supérieure de la forêt. L'élargissement méthodologique discuté ici vise à compléter la méthodologie développée pendant la thèse afin de dériver un ensemble de variables qui n'avaient pas pu être exploitées par contraintes matérielles (indisponibilité de la donnée et contrainte liée à la durée de la thèse). Enfin, en ce qui concerne l'élargissement thématique, celui-ci vise à replacer l'espace formé par la limite supérieure forestière dans son contexte multi acteurs. Cette section rappelle l'importance de ces zones en terme écologique et socio-économique ; elle met en lumière les divergences de vision de ces derniers ainsi que les conflits potentiels générés au sein d'un territoire.

Ce chapitre fournit un aperçu des perspectives de recherches, amorcées pour certaines dans le cadre du programme ANR SpatialTreeP, faisant suite à la recherche menée pendant la thèse.

Conclusion de la Partie 3

Cette dernière partie a souligné les résultats majeurs de la thèse dans le cadre de la question de recherche. L'impact majeur des facteurs anthropiques sur la limite supérieure forestière pyrénéenne est mis en évidence. Cet impact se caractérise par une altitude moyenne de la limite forestière particulièrement basse et située à l'étage montagnard et non subalpin. Aussi, le fonctionnement d'une part complexe mais également multiscalaire de la dynamique est un résultat central de cette thèse. D'une part, les analyses ont révélé la grande diversité de facteurs impliqués dans la dynamique mais également la multiplicité des indicateurs de cette dynamique. Ceci se traduit par un impact variable des facteurs potentiels sur les indicateurs mesurés et souligne l'intérêt de leur croisement. Cette complexité est accrue par les différentes échelles d'analyse de la dynamique qui met en évidence la variabilité de la hiérarchie des effets des facteurs potentiels aux différentes échelles d'analyse. Cette dernière partie a également été l'occasion de discuter les perspectives de ce travail de recherche de doctorat. Ces perspectives incluent un élargissement géographique justifié par l'intérêt de l'exploration de contextes locaux déjà variables à l'échelle du terrain de thèse et qui pourraient être accrus par une extension des analyses. Aussi, la mise en évidence de la non-linéarité des processus à l'œuvre dans la dynamique de la limite supérieure forestière a été soulignée, proposant ainsi d'inclure des jalons temporels intermédiaires. L'élargissement méthodologique est également une perspective importante de ce travail de thèse d'une part *via* un enrichissement général du protocole et par l'analyse des interactions entre échelles. Enfin, l'élargissement thématique vise à repositionner la limite supérieure forestière au sein du système d'acteurs et d'enjeux y afférent.

Conclusion générale

Le poids variable des changements climatiques et des pratiques anthropiques selon les contextes microrégionaux et locaux : problématique de la thèse

La résolution de la question de recherche dans le cadre de cette thèse, à savoir la détermination du poids des changements climatiques et de l'évolution des pratiques anthropiques en fonction des contextes locaux appliquée ici à la partie Est des Pyrénées françaises, nous a conduit à élaborer une méthodologie permettant de d'appréhender ces contextes locaux. Pour cela, la thèse a privilégié une approche géographique basée sur l'imbrication des échelles du niveau régional au local en mobilisant pour chacune des échelles le croisement de méthodes géographiques, d'écologie du paysage et de l'écologie.

Dynamique de la limite supérieure de la forêt : de sa conceptualisation à son analyse multiscale

Synthèse des forçages impliqués dans la dynamique de la limite supérieure forestière et construction d'une méthodologie d'analyse basée sur l'emboîtement des échelles

La première partie de la thèse a été consacrée à l'établissement de l'état des connaissances théoriques, à travers une synthèse exhaustive des facteurs potentiellement impliqués dans la dynamique de la limite supérieure de la forêt (**Chapitre 1**). Cette synthèse a consisté à exposer le cadre théorique, en soulignant

l'influence majeure du climat sur la position de la limite supérieure forestière à l'échelle régionale, tout en décrivant les effets potentiels des divers facteurs locaux qui peuvent les moduler. Sur la base de ce cadre général, une analyse approfondie du terrain d'étude a été détaillée, décrivant ses caractéristiques climatiques, topographiques et humaines (**Chapitre 2 et 3**). Cette contextualisation a été essentielle pour situer le terrain d'étude dans le cadre de la recherche. Ce second chapitre a révélé une grande variabilité de contextes locaux au sein de la zone étudiée, justifiant ainsi le choix de ce terrain de recherche pour les analyses subséquentes. Cette diversité favorise l'exploration des effets des contextes locaux sur la dynamique de la limite forestière et est un aspect central de la question de recherche. Enfin, la démarche méthodologique générale de la thèse a été détaillée (**Chapitre 4**). La période temporelle choisie (du milieu du XX^e siècle à aujourd'hui) pour la résolution de la question de recherche est justifiée pour plusieurs raisons. D'une part, elle prend en compte l'inertie temporelle liée à la colonisation de la forêt. D'autre part, elle s'inscrit dans le contexte des changements climatiques, qui nécessitent de fait un temps suffisamment long pour être observés. De plus, cette période correspond à des trajectoires socio-économiques marquées, notamment un fort exode rural au milieu du XX^e siècle. Enfin, le choix de cette période est validé par la disponibilité des données mobilisables pour la mesure de la dynamique de la limite supérieure forestière en regard des éléments précédents. Le cadre général de la thèse et la démarche des analyses menées dans la seconde partie de la thèse ont été décrites dans ce chapitre.

Quantification et modélisation de la dynamique de la limite forestière : de la géomatique aux relevés de terrain

Dans la seconde partie de la thèse, les objectifs de la thèse ont été réalisés.

Ceux-ci comprennent :

1 - la **quantification de la dynamique spatio-temporelle** de la limite supérieure de la forêt étudiée en terme d'altitude, de forme, de colonisation forestière et de densité du couvert arboré. Ces indicateurs seront calculés à l'échelle de l'ensemble de la zone d'étude ;

2 - la construction d'une base de données spatialisées permettant la **hiérarchisation des facteurs** potentiellement impliqués dans la dynamique *via* des analyses statistiques ;

3 - l'appréhension des **liens complexes entre ces facteurs et la dynamique** de la forêt intégrant une **approche multiscalaire** (régionale et locale).

Chaque objectif a été traité dans un chapitre dédié, au vu de la spécificité des techniques utilisées et du jeu d'échelle. D'abord, en utilisant une approche diachronique et basée sur l'utilisation de photographies aériennes, les indicateurs de la dynamique (changement d'altitude, de forme et de colonisation) ont été quantifiés pour l'ensemble des versants étudiés, à l'échelle de l'ensemble des sites répartis le long de la limite supérieure forestière (**Chapitre 5**). Ces indicateurs ont ensuite été intégrés à des modèles statistiques en vue de déterminer à l'échelle régionale et du versant, les relations entre ces indicateurs et les facteurs potentiels de la dynamique (**Chapitre 6**). Pour cela, une base de données correspondant aux variables explicatives dérivées de différentes sources a été construite afin d'en

déterminer les effets sur la dynamique. Cinq catégories de variables ont ainsi été construites, à savoir les variables topographiques, lithologiques, anthropiques, écologiques et climatiques. Enfin, à une échelle locale et à partir d'un échantillonnage des sites sélectionnés sur la base du travail de géomatique mené régionalement, vingt-neuf sites ont été inventoriés de manière à identifier le rôle de facteurs potentiellement impliqués dans la dynamique et indiscernables par la géomatique (**Chapitre 7**). Cette troisième étape s'est articulée autour d'un travail de relevés de terrain comprenant des inventaires naturalistes, des mesures sur les peuplements forestiers, ainsi que des prélèvements de sols.

Le rôle nuancé du climat et perspectives d'élargissements dans l'étude de la dynamique de la limite supérieure forestière

Enfin, les principaux résultats ressortants des analyses menées pendant ce travail de thèse ont été discutés dans la dernière partie de la thèse. Les principaux résultats de la thèse ont été soulevés (**Chapitre 8**). Il ressort de cette thèse l'inscription profondément anthropique de cette limite forestière, largement abaissée par rapport à son altitude théorique maximale si celle-ci n'était déterminée que par le climat. Il ressort également que le rôle du climat est mineur à des échelles fines et qu'au contraire les effets de la pression humaine ou encore de la topographie et de la lithologie ont un rôle majeur dans la dynamique mesurée.

A partir de ces travaux amorcés pendant la thèse, un ensemble de perspectives ont été proposées (**Chapitre 9**). Celles-ci incluent notamment un élargissement temporel de la plage étudiée afin de passer d'une vision discrète du phénomène à une vision davantage continue et démontrer ainsi la non-linéarité des

processus de dynamique forestière mais également des facteurs impliqués dans cette dynamique. La révélation de cette non-linéarité pourrait apporter des explications plus fines aux configurations paysagères mesurées. Également, un élargissement spatial a été suggéré, notamment concernant les inventaires réalisés sur le terrain afin d'accroître la variabilité des conditions de sites testés. Ces perspectives ouvrent la possibilité d'un élargissement méthodologique pour enrichir le protocole général et au développement d'analyses visant à révéler les interactions entre échelles. Enfin, l'élargissement thématique proposé devrait permettre d'analyser les conséquences de la mobilité de la limite supérieure forestière dans le contexte des enjeux qui lui sont associés.

Une limite forestière basse dont la position et la structure sont modulées à échelle fine par des facteurs non climatiques

L'hypothèse centrale de la thèse était que la hiérarchie des facteurs influençant la dynamique spatiale de l'écotone, qu'ils soient d'origine climatique ou anthropique, varie en fonction de l'échelle d'analyse. Cette hypothèse suggère que l'influence des différents facteurs sur la limite supérieure forestière n'a pas la même importance en fonction de l'échelle étudiée. La résolution de la question de recherche, à savoir donc quelle est la part relative des principaux facteurs de la dynamiques à différentes échelles, pendant cette thèse, a aboutit à la mise en évidence de quatre résultats majeurs.

Le premier résultat est le constat de **la faible altitude de la limite supérieure de la forêt par rapport à son altitude théorique**. Ce premier résultat a confirmé

l'aspect profondément anthropique de la limite supérieure de la forêt à l'échelle des Pyrénées orientales. Ce premier résultat a d'ailleurs justifié la préférence de l'expression « limite supérieure forestière » à celui de *treeline* qui renvoie à la notion de frontière climatique entre la forêt et la pelouse alpine. Celle-ci ne culmine pour la période récente qu'à une altitude moyenne de 1 885 mètres – soit plus de 800 mètres en-deçà de l'altitude théorique de cette limite dans la zone étudiée – et révèlent l'action plurimillénaire de l'action de l'Homme sur ces paysages forestiers (Michel, 1951 ; Dendaletche, 1997 ; Ninot *et al.*, 2008). Ce premier résultat confirme l'intérêt de ce sujet de thèse et la nécessité des analyses menées pour déterminer les facteurs qui modulent potentiellement la position de la limite supérieure forestière. A échelle fine, infra-régionale et à celle du versant, ce changement altitudinal s'avère également être variable et traduit l'action complexe d'un ensemble de facteurs à l'origine des différentes configurations paysagères observées.

Le second résultat est que cette mesure du changement d'altitude, indicateur largement privilégié dans les analyses relatives à la dynamique de la limite supérieure de la forêt, ne permet de déceler qu'une part des évolutions paysagères qui s'opèrent au niveau de cette limite. **En effet, la mesure du changement de densité du couvert forestier, mais également de colonisation de la forêt et du changement de forme, apportent des informations complémentaires au changement d'altitude et sont indispensables à la compréhension fine du phénomène.** Cette partialité du changement d'altitude se traduit aussi d'une part par une invisibilisation de la dynamique réelle de la limite supérieure de la forêt. Par exemple, certains secteurs ont peu évolué en altitude, mais la configuration spatiale forestière a fortement changé. D'autre part, les analyses menées ont démontré que le changement d'altitude est associé à un ensemble de facteurs sous-jacents,

facteurs qui diffèrent de ceux associés à d'autres indicateurs et qui ne peuvent de fait pas être révélés par la prise en compte unique de l'altitude. Aussi, ces facteurs varient selon la méthode de quantification de chaque aspect de la dynamique (continu / discret ; quantitatif / qualitatif) et l'échelle étudiée.

Le troisième résultat majeur de cette thèse est la multiscalarité de la dynamique. En effet, les facteurs impliqués dans les dynamiques mesurées et leur hiérarchisation (i.e. l'importance de chacun de ces facteurs dans la dynamique mesurée) varient spatialement au sein des sous-régions du secteur étudié mais également de manière locale, à l'échelle du versant. A l'échelle des sous-régions, les effets de la variabilité de la pression anthropique, de la topographie ou du climat sont inégaux et ont révélé une typologie de sites au sein de l'ensemble de la zone étudiée. A l'échelle locale, différents paramètres, indiscernables aux échelles plus larges tels que la composition du sol ou la structure du couvert forestier, révèlent des effets variables également sur les dynamiques mesurées.

Le quatrième résultat de cette thèse mis en évidence par ce jeu d'échelle est que la combinaison des différents facteurs régionalement et localement sont à l'origine des structures forestières mesurées. Les interactions complexes mises en évidence par les analyses entre les différents facteurs et aux différentes échelles jouent un rôle déterminant dans la manière dont la limite supérieure forestière a évolué sur la plage temporelle considérée. Les analyses menées ont d'ailleurs révélé des dynamiques qui semblent a priori contre intuitives et qui renforcent l'intérêt de ce type d'analyse dans la compréhension du phénomène. Par exemple, les limites forestières en grande partie situées en Ariège sont celles au sein desquelles les analyses statistiques ont révélé une sur-représentation de sites au sein desquels la forêt a le plus fortement progressé en altitude et ce malgré des

conditions a priori défavorables à une progression forestière tels qu'une forte accessibilité de la limite supérieure forestière et un maintien des surfaces pastorales en herbe. Ces sites étant également ceux parmi lesquels l'altitude de la limite supérieure de la forêt est la plus basse peut expliquer la facilité de colonisation de la forêt dans ce secteur.

De manière synthétique, cette thèse apporte une réponse à la question de recherche exposée et valide l'hypothèse centrale de la thèse. Les effets du climat sont perceptibles à l'échelle régionale et fortement nuancés localement. La part relative des principaux facteurs la dynamique et particulièrement de ce dernier varie significativement en fonction de l'échelle d'analyse d'une part mais également en fonction des contextes locaux spécifiques au sein desquelles diverses configurations de facteurs se mettent en place. Il résulte de ces conditions, une grande variabilité de configurations forestières telles que mises en évidence pendant la thèse.

Bibliographie

- Aakala, T., Hari, P., Dengel, S., Newberry, S. L., Mizunuma, T., & Grace, J. (2014). A prominent stepwise advance of the tree line in north-east Finland. *Journal of Ecology*, 102(6), 1582-1591.
- Alexandre, F. (2003). L'étagement de la végétation en montagne: un modèle à revisiter. *L'information géographique*, 67(1), 45-59.
- Alexandre, F., & Birre, D. (2022). Entre déprise agropastorale et changement climatique, les limites mouvantes des étages de végétation en montagne: l'exemple pyrénéen. In Janner Raimondi, M. & Pernot, D. (Dir.), *Oser l'interdisciplinarité. Rencontres croisées autour du vivant*. (pp. 12 - 20). Paris : Téraèdre, coll. Éclabousses.
- Allegrezza, M., Corti, G., Cocco, S., Pesaresi, S., Chirico, G. B., Saracino, A., & Bonanomi, G. (2016). Microclimate buffering and fertility island formation during *Juniperus communis* ontogenesis modulate competition-facilitation balance. *Journal of Vegetation Science*, 27(3), 616-627.
- Ameztegui A, Morán-Ordóñez A, Márquez A, Blázquez-Casado Á, Pla M, Villero D et al. (2021) Forest expansion in mountain protected areas: trends and consequences for the landscape. *Landsc Urban Plann* 216:104240
- Améztegui González, A., Coll Mir, L., Brotons, L., & Ninot, J. M. (2016). Land-use legacies rather than climate change are driving the recent upward shift of the mountain treeline in the Pyrenees. *Global Ecology and Biogeography*, 2016, 25(3), p. 263-273.
- Ameztegui, A., & Coll, L. (2013). Unraveling the role of light and biotic interactions on seedling performance of four Pyrenean species along environmental gradients. *Forest ecology and management*, 303, 25-34.
- Ameztegui, A., & Coll, L. (2015). Herbivory and seedling establishment in Pyrenean forests: influence of micro-and meso-habitat factors on browsing pressure. *Forest Ecology and Management*, 342, 103-111.
- Améztegui, A., Brotons, L., & Coll, L. (2010). Land-use changes as major drivers of mountain pine (*Pinus uncinata* Ram.) expansion in the Pyrenees. *Global Ecology and Biogeography*, 19(5), 632-641.
- Ameztegui, A., Coll, L., Brotons, L., & Ninot, J. M. (2016). Land-use legacies rather than climate change are driving the recent upward shift of the mountain tree line in the Pyrenees. *Global Ecology and Biogeography*, 25(3), 263-273.
- Ameztegui, A., Morán-Ordóñez, A., Márquez, A., Blázquez-Casado, Á., Pla, M., Villero, D., ... & Coll, L. (2021). Forest expansion in mountain protected areas: Trends and consequences for the landscape. *Landscape and Urban Planning*, 216, 104240.
- Ameztegui, A., Rodrigues, M., Gelabert, P. J., Lavaquiol, B., & Coll, L. (2021). Maximum height of mountain forests abruptly decreases above an elevation breakpoint. *GIScience & Remote Sensing*, 58(3), 442-454.
- Anadon-Rosell, A., Talavera, M., Ninot, J. M., Carrillo, E., & Batllori, E. (2020). Seed production and dispersal limit treeline advance in the Pyrenees. *Journal of Vegetation Science*, 31(6), 981-994.
- Anonyme (à paraître). Cahiers d'habitats Natura 2000. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Cahiers Oiseaux (version provisoire de 2008), Ministère en charge de l'écologie - MNHN.
- Astudillo-Sánchez, C. C., Fowler, M. S., Villanueva-Díaz, J., Endara-Agramont, A. R., & Soria-Díaz, L. (2019). Recruitment and facilitation in *Pinus hartwegii*, a Mexican alpine treeline ecotone, with potential responses to climate warming. *Trees*, 33(4), 1087-11
- Auga-Bascou Thierry (Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage de l'Ariège). (2014), - 730011923, Massif de Tabe - Saint-Barthélémy. - INPN, SPN-MNHN Paris, 29P. <https://inpn.mnhn.fr/zone/znieff/730011923.pdf>
- Bachimon, P., Dérioz, P., & Viès, V. (2013). Quelle place pour les patrimoines culturels et paysagers dans le développement touristique de la Cerdagne (Pyrénées, France)? Rémanences, fragilités contemporaines et interrogations sur la durabilité du modèle. *Collection EDYTEM. Cahiers de géographie*, 14(1), 15-24.
- Bachimon, P., Viès, V., & Dérioz, P. (2018). Dans les Pyrénées catalanes, des trajectoires divergentes. *Urbanisme*, (411), 45-47.
- Bader, M. Y., Llambí, L. D., Case, B. S., Buckley, H. L., Toivonen, J. M., Camarero, J. J., ... & Resler, L. M. (2021). A global framework for linking alpine-treeline ecotone patterns to underlying processes. *Ecography*, 44(2), 265-292.

- Baig, M. N., & Tranquillini, W. (1980). The effects of wind and temperature on cuticular transpiration of *Picea abies* and *Pinus cembra* and their significance in desiccation damage at the alpine treeline. *Oecologia*, 47, 252-256.
- Barbeito, I., Brücker, R. L., Rixen, C., & Bebi, P. (2013). Snow fungi—induced mortality of *Pinus cembra* at the alpine treeline: evidence from plantations. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 45(4), 455-470.
- Barbeito, I., Dawes, M. A., Rixen, C., Senn, J., & Bebi, P. (2012). Factors driving mortality and growth at treeline: a 30-year experiment of 92 000 conifers. *Ecology*, 93(2), 389-401.
- Bartolomé, J., Franch, J., Plaixats, J., & Seligman, N. G. (1998). Diet selection by sheep and goats on Mediterranean heath-woodland range. *Journal of Range Management*, 51(4), 379-384.
- Bartolomé, J., Miró, J., Panadès, X., Broncano, M. J., Plaixats, J., Rigau, T., ... & Baraza, E. (2020). Preference by donkeys and goats among five Mediterranean forest species: Implications for reducing fire hazard. *Animals*, 10(8), 1302.
- Batlloiri, E., & Gutiérrez, E. (2008). Regional tree line dynamics in response to global change in the Pyrenees. *Journal of Ecology*, 96(6), 1275-1288.
- Batlloiri, E., Blanco-Moreno, J. M., Ninot, J. M., Gutiérrez, E., & Carrillo, E. (2009). Vegetation patterns at the alpine treeline ecotone: the influence of tree cover on abrupt change in species composition of alpine communities. *Journal of vegetation science*, 20(5), 814-825.
- Batlloiri, E., Camarero, J. J., Ninot, J. M., & Gutiérrez, E. (2009). Seedling recruitment, survival and facilitation in alpine *Pinus uncinata* tree line ecotones. Implications and potential responses to climate warming. *Global Ecology and Biogeography*, 18(4), 460-472.00.
- Baumeister, D., & Callaway, R. M. (2006). Facilitation by *Pinus flexilis* during succession: a hierarchy of mechanisms benefits other plant species. *Ecology*, 87(7), 1816-1830.
- Bavoux, J. J. (2016). La géographie (3e éd.): Objet, méthodes, débats. Paris : Armand Colin. 368.
- Becker, A., Bugmann, H. (2001). *Global change and mountain regions*. A. Becker (Ed.). Stockholm, Sweden: IGBP.
- Bekker, M. F. (2005). Positive feedback between tree establishment and patterns of subalpine forest advancement, Glacier National Park, Montana, USA. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 37(1), 97-107.
- Beloiu, M., & Beierkuhnlein, C. (2019). Differences in the spatial structure of two *Pinus cembra* L. populations in the Carpathian Mountains. *Forests*, 10(4), 326.
- Beniston, M. (2003). Climatic change in mountain regions: a review of possible impacts. *Climatic change*, 59(1-2), 5-31.
- Bénos, R., & Milian, J. (2009). Cacher ces traces que je ne saurais voir« : travaux de revégétalisation et processus de patrimonialisation dans le Grand Site du massif du Canigó. In Marlène Albert-Llorca, Raphaële Garreta, Jean-Paul Métaillé (Dir.), Les plantes de montagne: regards et débats sur un patrimoine (pp. 1-9). Quæ.
- Bénos, R., & Milian, J. (2013). Conservation, valorisation, labellisation : la mise en patrimoine des hauts-lieux pyrénéens et les recompositions de l'action territoriale. *Vertigo - la revue électronique en sciences de l'environnement*, Hors-série 16, juin 2013, mis en ligne le 30 mai 2013, consulté le 04 avril 2024. URL : <http://journals.openedition.org/vertigo/13631> ; DOI : <https://doi.org/10.4000/vertigo.13631>
- Benvenuti, S., Macchia, M., & Miele, S. (2001). Quantitative analysis of emergence of seedlings from buried weed seeds with increasing soil depth. *Weed Science*, 49(4), 528-535.
- Beven, K. J., & Kirkby, M. J. (1979). A physically based, variable contributing area model of basin hydrology/Un modèle à base physique de zone d'appel variable de l'hydrologie du bassin versant. *Hydrological sciences journal*, 24(1), 43-69.
- Bigras, F. J., Coursolle, C., & Margolis, H. A. (2004). Survival and growth of *Picea glauca* seedlings as a function of freezing temperatures and exposure times during budbreak and shoot elongation. *Scandinavian journal of forest research*, 19(3), 206-216.
- Birre, D., Feuillet, T., Lagalis, R., Milian, J., Alexandre, F., Sheeren, D., ... & Bader, M. Y. (2023). A new method for quantifying treeline-ecotone change based on multiple spatial pattern dimensions. *Landscape Ecology*, 38, 779-796.
- Bodoque, J. M., Ballesteros-Cánovas, J. A., Rubiales, J. M., Perucha, M. Á., Nadal-Romero, E., & Stoffel, M. (2017). Quantifying soil erosion from hiking trail in a protected natural area in the Spanish Pyrenees. *Land Degradation & Development*, 28(7), 2255-2267.

- Bolton, D. K., Coops, N. C., Hermosilla, T., Wulder, M. A., & White, J. C. (2018). Evidence of vegetation greening at alpine treeline ecotones: Three decades of Landsat spectral trends informed by lidar-derived vertical structure. *Environmental Research Letters*, 13(8), 084022.
- Bonanomi, G., Mogavero, V., Rita, A., Zotti, M., Saulino, L., Tessei, G., ... & Allevato, E. (2021). Shrub facilitation promotes advancing of the *Fagus sylvatica* treeline across the Apennines (Italy). *Journal of Vegetation Science*, 32(4), e13054.
- Bonanomi, G., Rita, A., Allevato, E., Cesarano, G., Saulino, L., Di Pasquale, G., ... & Saracino, A. (2018). Anthropogenic and environmental factors affect the tree line position of *Fagus sylvatica* along the Apennines (Italy). *Journal of Biogeography*, 45(11), 2595-2608.
- Bonfils, C. J. W., Phillips, T. J., Lawrence, D. M., Cameron-Smith, P., Riley, W. J., & Subin, Z. M. (2012). On the influence of shrub height and expansion on northern high latitude climate. *Environmental Research Letters*, 7(1), 015503.
- Bonhôte, J. (1986). Forges à la catalane et grandes essences forestières: éléments pour une histoire des forêts de l'Ariège. *Revue géographique des Pyrénées et du Sud-Ouest. Sud-Ouest Européen*, 57(3), 395-402.
- Bonhôte, J., & Vernet, J. L. (1988). La mémoire des charbonnières. Essai de reconstitution des milieux forestiers dans une vallée marquée par la métallurgie (Aston, Haute-Ariège). *Revue forestière française*, 60(3), 197-212.
- Bonhôte, J., Davasse, B., Dubois, C., Galop, D., Isard, V., et al. (2000). Histoire de l'environnement et cartographie du temps dans la moitié est des Pyrénées. Pour une "chronochorologie". In Barrué-Pastor Monique & Bertrand Georges (Dirs.), *Les temps de l'environnement* (pp.501-515). *Presses universitaires du Mirail*, 2000, Paysage & environnement. fhalshs-00808771f.
- Bonneil, Philippe (s.d1). Massif du Montcalm et Haut Vicdessos. INPN, SPN-MNHN Paris, 20P. Disponible sur : <https://inpn.mnhn.fr/zone/znieff/730011998.pdf>
- Bonneil, Philippe (s.d2). Massif du Mont Valier. INPN, SPN-MNHN Paris, 30P. Disponible sur : <https://inpn.mnhn.fr/zone/znieff/730012050.pdf>
- Borras A., Cabrera T., Cabrera J. & Senar J. C. 2003 – The diet of the Citril Finch (*Serinus citrinella*) in the Pyrenees and the role of Pinus seeds as a key resource. *Journal für Ornithologie*, 144, 345-353.
- Bousquet, D. (2011). Contribution à l'étude des anciens paysages agropastoraux de montagne. Le cas de la commune d'Eyne en Cerdagne (Pyrénées-Orientales). *Actes des congrès nationaux des sociétés historiques et scientifiques*, 135(1), 5-24.
- Bousquet, D., Campmajo, P., Crabol, D., & Rendu, C. (2012). Évolution de la poterie du Bronze moyen au Bronze final. Éléments pour une chronologie de l'anthropisation d'un espace montagnard (Cerdagne, Pyrénées-Orientales). *Documents d'archéologie méridionale. Protohistoire du Sud de la France*, (35), 151-174.
- Bréhard, S., & Campmajo, P. (2005). Exploitation des animaux domestiques et structuration de l'espace montagnard à l'Âge du Bronze: Llo (Cerdagne, Pyrénées-Orientales). *Anthropozoologica*, 40(1), 217-233.
- Breiman, L. (2001). Random forests. *Machine learning*, 45, 5-32.
- BRGM. (2009). Carte géologique harmonisée du département des Pyrénées-Orientales. Paris
- Brousseau, C., (Association des naturalistes de l'Ariège - Espaces naturels d'Ariège., (2014). - 730011941, *Vallée de l'Aston*. - INPN, SPN-MNHN Paris, 23P. <https://inpn.mnhn.fr/zone/znieff/730011941.pdf>
- Brown, C. D., Dufour-Tremblay, G., Jameson, R. G., Mamet, S. D., Trant, A. J., Walker, X. J., ... & Johnstone, J. F. (2019). Reproduction as a bottleneck to treeline advance across the circumarctic forest tundra ecotone. *Ecography*, 42(1), 137-147.
- Brunet, R. (1967). *Les Phénomènes de Discontinuité en Géographie*. Paris, CNRS, coll.«. Mémoires et documents, 84.
- Brunet, R. (1965). *Les phénomènes de discontinuité en géographie: thèse complémentaire* (Thèse de doctorat).
- Bryn, A. (2008). Recent forest limit changes in south-east Norway: Effects of climate change or regrowth after abandoned utilisation? *Norsk Geografisk Tidsskrift-Norwegian Journal of Geography*, 62(4), 251-270.
- Butler, D. R., & Walsh, S. J. (1990). Lithologic, structural, and topographic influences on snow-avalanche path location, Eastern Glacier National Park, Montana. *Annals of the Association of American Geographers*, 80(3), 362-378.

- Butler, D. R., & Walsh, S. J. (1994). Site characteristics of debris flows and their relationship to alpine treeline. *Physical Geography*, 15(2), 181-199.
- Cairns, D. M., & Moen, J. O. N. (2004). Herbivory influences tree lines. *Journal of Ecology*, 1019-1024.
- Callaghan, T. V., Crawford, R. M., Eronen, M., Hofgaard, A., Payette, S., Rees, W. G., ... & Werkman, B. R. (2002). The dynamics of the tundra-taiga boundary: an overview and suggested coordinated and integrated approach to research. *Ambio*, 3-5.
- Camarero, J. J., & Gutiérrez, E. (2004). Pace and pattern of recent treeline dynamics: response of ecotones to climatic variability in the Spanish Pyrenees. *Climatic change*, 63(1-2), 181-200.
- Camarero, J. J., García-Ruiz, J. M., Sangüesa-Barreda, G., Galván, J. D., Alla, A. Q., Sanjuán, Y., ... & Gutiérrez, E. (2015). Recent and intense dynamics in a formerly static Pyrenean treeline. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 47(4), 773-783.
- Camarero, J. J., Gazol, A., Sánchez-Salguero, R., Fajardo, A., McIntire, E. J., & Liang, E. (2021). Tree growth and treeline responses to temperature: Different questions and concepts. *Global Change Biology*, 27(17), e13-e14.
- Camarero, J. J., Gazol, A., Sánchez-Salguero, R., Fajardo, A., McIntire, E. J., Gutiérrez, E., ... & Wilmking, M. (2021). Global fading of the temperature–growth coupling at alpine and polar treelines. *Global Change Biology*, 27(9), 1879-1889.
- Camarero, J. J., Gutiérrez, E., & Fortin, M. J. (2000). Spatial pattern of subalpine forest-alpine grassland ecotones in the Spanish Central Pyrenees. *Forest Ecology and Management*, 134(1-3), 1-16.
- Camarero, J., & Gutiérrez, E. (2007). Response of *Pinus uncinata* recruitment to climate warming and changes in grazing pressure in an isolated population of the Iberian system (NE Spain). *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 39(2), 210-217.
- Campmajo, P., Rendu, C., Crabol, D., Bousquet, D., & Luault, N. (2017). Les ressources minérales et végétales de la Cerdagne orientale. Bois, mines, fours à chaux, charbonnières et sites de transformation des minerais. L'apport de l'archéologie. *Treballs d'Arqueologia*, 21, 65-76.
- Cantegrel, R. (1984). Contribution à l'étude de la variabilité biologique et biochimique du pin à crochets (*Pinus uncinata* Ram.) dans les Pyrénées. *Annales des sciences forestières*, 41, 3, 273-302.
- Cantegrel, R. (1986). Seuils écologiques et organisation biologique des pineraies alticoles de *Pinus uncinata* Ram.: nouvelles perspectives en Néouvielle (Pyrénées occidentales). *Bulletin de la Société Botanique de France. Actualités Botaniques*, 133(sup1), 193-208.
- Cantegrel, R. (2013). Évaluation patrimoniale des populations autochtones de Pin à crochets (*Pinus uncinata* Ramond) aux Pyrénées. Les dossiers forestiers. Renaud Cantegrel (Coord.). Office national des forêts. 163 pages. ISBN: 978-2-84207-376-3.
- Cantelaube, J. (2020). La forge à la catalane dans les Pyrénées ariégeoises: Une industrie à la montagne (XVIIe–XIXe siècle). Méridiennes. Presses universitaires du Midi. Toulouse, 2005. ISBN (Édition imprimée): 978-2-912025-17-3. ISBN (Édition électronique): 978-2-8107-0964-9. DOI: 10.4000/books.pumi.37921.
- Carreras, J., Carrillo, E., Masalles, R. M., Ninot, J. M., Soriano, I., & Vigo, J. (1996). Delimitation of the supra-forest zone in the Catalan Pyrenees. *Bulletin de la Société linnéenne de Provence*, 47, 27-36.
- Case, B. S., & Duncan, R. P. (2014). A novel framework for disentangling the scale-dependent influences of abiotic factors on alpine treeline position. *Ecography*, 37(9), 838–851. <https://doi.org/10.1111/ecog.00280>
- Cateau, E., Verneuil, B., Savoie, J. M., & Brustel, H. (2016). Influences de l'exploitation forestière sur les coléoptères saproxyliques aptères de litière. *Revue d'Ecologie, Terre et Vie*. 71(1), 59-67.
- Chen, J., Yang, Y., Wang, S., Sun, H., & Schöb, C. (2020). Shrub facilitation promotes selective tree establishment beyond the climatic treeline. *Science of the Total Environment*, 708, 134618.
- Chouard, P. (1971). Un site d'une exceptionnelle beauté: la réserve naturelle du Néouvielle. *Revue forestière française*, 23(S), 159-162.
- Cierjacks, A., Rühr, N. K., Wesche, K., & Hensen, I. (2008). Effects of altitude and livestock on the regeneration of two tree line forming *Polylepis* species in Ecuador. *Plant ecology*, 194, 207-221.

- Cole, D. N. (1978). Estimating the susceptibility of wildland vegetation to trailside alteration. *Journal of Applied Ecology*, 281-286.
- Collectif. (2005). DOCUMENT D'OBJECTIFS Site Madres-Coronat FR 9101473. Coordination de la rédaction du Document d'Objectifs : Alain Mangeot
- Collectif. (2011). Document d'objectifs Massif du Puigmal - Carança SIC FR9101472 Massif du Puigmal ZPS FR9112029 Puigmal - Carança
- Collectif. (2012). Document d'objectifs des sites Natura 2000 ZSC « Massif du Canigou » FR 9101475, ZSC « Conques-de-la-Preste » FR 9101476 et ZPS « Canigou - Conques-de-la-Preste » FR 9110076. Syndicat Mixte Canigó Grand Site, Prades, 2012.
- Colombaroli, D., Henne, P. D., Kaltenrieder, P., Gobet, E., & Tinner, W. (2010). Species responses to fire, climate and human impact at tree line in the Alps as evidenced by palaeo-environmental records and a dynamic simulation model. *Journal of Ecology*, 98(6), 1346-1357.
- Companyo, L. (1861). *Histoire naturelle du département des Pyrénées-Orientales : Tome premier*. Imprimerie de JB Alzine.
- Conseil général de l'Ariège. (2006). *Atlas des paysages d'Ariège-Pyrénées*. Consulté le 22 juin 2023, à l'adresse <https://www.les-caue-occitanie.fr/publication/atlas-des-paysages-dariege-pyrenees>
- Coops, N. C., Morsdorf, F., Schaepman, M. E., & Zimmermann, N. E. (2013). Characterization of an alpine tree line using airborne LIDAR data and physiological modeling. *Global change biology*, 19(12), 3808-3821.
- Cuevas, J. G., & Quesne, C. L. (2006). Low vegetation recovery after short-term cattle exclusion on Robinson Crusoe Island. *Plant Ecology*, 183, 105-124.
- Cunill, R., Soriano, J. M., Bal, M. C., Pelachs, A., & Pérez-Obiol, R. (2012). Holocene treeline changes on the south slope of the Pyrenees: a pedoanthracological analysis. *Vegetation history and archaeobotany*, 21, 373-384.
- Daguin, S. (2023). Au Canigou, l'écotourisme, nouveau moteur de développement (66). Banque des territoires. [<https://www.banquedesterritoires.fr/au-canigou-lecotourisme-nouveau-moteur-de-developpement-66>].
- Danby, R. K., & Hik, D. S. (2007). Responses of white spruce (*Picea glauca*) to experimental warming at a subarctic alpine treeline. *Global Change Biology*, 13(2), 437-451.
- Danell, K., Bergström, R., Edenius, L., & Ericsson, G. (2003). Ungulates as drivers of tree population dynamics at module and genet levels. *Forest Ecology and Management*, 181(1-2), 67-76.
- Davasse, B. (2008). Les forêts du Vicdessos. 700 ans d'exploitation raisonnée ou anarchique? *Midi-Pyrénées patrimoine*, 15, 56-61.
- Davasse, B., & Galop, D. (1990). Impact des activités pastorales et métallurgiques sur les forêts d'altitude dans les Pyrénées ariégeoises (France). In *Revue Valdôtaine d'histoire naturelle*, 48, 151.
- Davasse, B., Galop, D., & Rendu, C. (1996). Paysages du Néolithique à nos jours dans les Pyrénées de l'Est d'après l'écologie historique et l'archéologie pastorale. In *XVIIe Rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes* (pp. 577-599). éditions APDCA.
- de Andrés, E. G., Camarero, J. J., & Büntgen, U. (2015). Complex climate constraints of upper treeline formation in the Pyrenees. *Trees*, 29, 941-952.
- Dearborn, K. D., & Danby, R. K. (2020). Spatial analysis of forest-tundra ecotones reveals the influence of topography and vegetation on alpine treeline patterns in the subarctic. *Annals of the American Association of Geographers*, 110(1), 18-35.
- Delhay, S., Brusten, T., Cadet, S., Frachon, C., Gattus, J.-C., Gaudillat, V., Offerhaus, B., Rauber, Q., Salmon-Legagneur, I., Guitet, S. (2022). *Les habitats forestiers des Alpes du Sud* (éd. IGN, 2021).
- Delmas, M. (2005). La déglaciation dans le massif du Carlit (Pyrénées orientales): approches géomorphologique et géochronologique nouvelles. *Quaternaire. Revue de l'Association française pour l'étude du Quaternaire*, 16(1), 45-55.
- Delmas, M., Calvet, M., Gunnell, Y., Braucher, R., & Bourlès, D. (2011). Palaeogeography and ¹⁰Be exposure-age chronology of Middle and Late Pleistocene glacier systems in the northern Pyrenees: implications for reconstructing regional palaeoclimates. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 305(1-4), 109-122.

- DeLuca, T. H., & Zackrisson, O. (2007). Enhanced soil fertility under *Juniperus communis* in arctic ecosystems. *Plant and Soil*, 294, 147-155.
- Den Herder, M., Kytöviita, M. M., & Niemelä, P. (2003). Growth of reindeer lichens and effects of reindeer grazing on ground cover vegetation in a Scots pine forest and a subarctic heathland in Finnish Lapland. *Ecography*, 26(1), 3-12.
- Dendaletche, C. (1997). *Les Pyrénées: la vie sauvage en montagne et celle des hommes*. Delachaux et Niestlé.
- Depraz, S. (2017). *La France des Marges: Géographie des espaces « autres »*. Armand Colin.
- Desailly, B., Brejon de Lavergnée, M.-E., Bobo, J.-P., & Soutadé, G. (Éds.). (1999). Le Canigou, 1896-1996. *Annales de Géographie*, 108(608), 438.
- Di Pasquale, G., Marziano, M., Impagliazzo, S., Lubritto, C., De Natale, A., & Bader, M. Y. (2008). The Holocene treeline in the northern Andes (Ecuador): first evidence from soil charcoal. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 259(1), 17-34.
- Distel, R. A., Laca, E. A., Griggs, T. C., & Demment, M. W. (1995). Patch selection by cattle: maximization of intake rate in horizontally heterogeneous pastures. *Applied Animal Behaviour Science*, 45(1-2), 11-21.
- Dong, M., Jiang, Y., Zhang, W., Yang, Y., & Yang, H. (2011). Effect of alpine treeline conditions on the response of the stem radial variation of *Picea meyeri* Rebd. et Wils to environmental factors/Manyu Dong [et al.]. *Polish Journal of Ecology*, 59(4), 729-739.
- Drollinger, S., Müller, M., Kobl, T., Schwab, N., Böhner, J., Schickhoff, U., & Scholten, T. (2017). Decreasing nutrient concentrations in soils and trees with increasing elevation across a treeline ecotone in Rolwaling Himal, Nepal. *Journal of Mountain Science*, 14, 843-858.
- Dubois, C., (2023) « Lercoul – Forêt royale » [notice archéologique], ADLFI. Archéologie de la France - Informations [En ligne], Occitanie, mis en ligne le 25 avril 2023, consulté le 25 avril 2023. URL : <http://journals.openedition.org/adlfi/135809>
- Dubois, C., & Métaillié, J. P. (2001). Anthropisation et dynamique forestière dans les Pyrénées ariégeoises à l'époque gallo-romaine. L'exemple de la forêt de Lercoul. In Claude Dubois, Jean-Paul Métaillié (Eds.), *Les ressources naturelles des Pyrénées. Leur exploitation durant l'Antiquité*, 7-19.
- Dubois, C., Métaillié, J. P., & Izard, V. (1996, October). Archéologie de la forêt charbonnée: questions et méthodes, illustrées par l'exemple du site de Lercoul (Ariège). In *XVIII^e rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes* (pp. 525-540).
- Dufour-Tremblay, G., De Vriendt, L., Lévesque, E., & Boudreau, S. (2012). The importance of ecological constraints on the control of multi-species treeline dynamics in eastern Nunavik, Québec. *American Journal of Botany*, 99(10), 1638-1646.
- Dumont, B. (1996). Préférences et sélection alimentaire au pâturage. *INRAE Productions Animales*, 9(5), 359-366.
- Durand, B. (Conservatoire botanique national des Pyrénées et de Midi-Pyrénées). (2014). Moyenne vallée de Vicdessos, Pic de Tristagne. INPN, SPN-MNHN Paris, 22. [En ligne]. Disponible sur : <https://inpn.mnhn.fr/zone/znief/730012112.pdf>.
- Duriez, O., & Ménoni, E. (2008). Le Grand Tétrás *Tetrao urogallus* en France: biologie, écologie et systématique. *Ornithos*, 15, 233-243.
- Elliott, G. P., & Cowell, C. M. (2015). Slope aspect mediates fine-scale tree establishment patterns at upper treeline during wet and dry periods of the 20th century. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 47(4), 681-692.
- Ertell., (2003) - Etude diachronique de la physionomie végétale du massif du Madres-Coronat - 1953 à 2000 : Elargissement de la zone étudiée par Nuria Roura i Pascual aux communes de Serdinya, Sansa et Oreilla. Site pilote Natura 2000 « Madres-Coronat» . Réserve Naturelle de Nohèdes, MEDD, DIREN Languedoc-Roussillon, SIME, INRA Ecodéveloppement, CRNC, Nohèdes. Non paginé + annexes.
- Escofier, B., & Pagès, J. (1998). Analyses factorielles simples et multiples. *Dunod*, Paris, 284, 104-107.
- Eychenne, C. (2018). Le pastoralisme entre mythes et réalités: une nécessaire objectivation-l'exemple des Pyrénées. *Géocarrefour*, 92(92/3).
- Fagre, D. B. (2009). Introduction: Understanding the importance of alpine treeline ecotones in mountain ecosystems. *Developments in Earth Surface Processes*, 12, 1-9.

- Fernandes, P. M., Davies, G. M., Ascoli, D., Fernández, C., Moreira, F., Rigolot, E., ... & Molina, D. (2013). Prescribed burning in southern Europe: developing fire management in a dynamic landscape. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11(s1), e4-e14.
- Feuillet, T. (2008). Observations sur la limite inférieure de l'étage périglaciaire dans les Pyrénées centrales françaises (Bigorre). *Environnements périglaciaires*, 15, 59-68.
- Feuillet, T. (2010). *Les formes périglaciaires dans les Pyrénées centrales françaises: analyse spatiale, chronologique et valorisation*. Thèse de doctorat, Université de Nantes.
- Feuillet, T., Birre, D., Milian, J., Godard, V., Clauzel, C., & Serrano-Notivoli, R. (2020). Spatial dynamics of alpine tree lines under global warming: What explains the mismatch between tree densification and elevational upward shifts at the tree line ecotone?. *Journal of Biogeography*, 47(5), 1056-1068.
- Feuillet, T., Cossart, É., & Commenges, H. (2019). *Manuel de géographie quantitative: Concepts, outils, méthodes*. Armand Colin.
- Feuillet, T., Mercier, D., Decaulne, A., & Cossart, E. (2012). Classification of sorted patterned ground areas based on their environmental characteristics (Skagafjörður, Northern Iceland). *Geomorphology*, 139, 577-587.
- Fick, S.E. and R.J. Hijmans, 2017. WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37 (12): 4302-4315.
- Fliri, F. (1975). *Das Klima der Alpen im Raume von Tirol* (= Monographien zur Landeskunde Tirols 1). Innsbruck, München.
- Fontana, V., Guariento, E., Hilpold, A., Niedrist, G., Steinwandter, M., Spitale, D., ... & Seeber, J. (2020). Species richness and beta diversity patterns of multiple taxa along an elevational gradient in pastured grasslands in the European Alps. *Scientific Reports*, 10(1), 12516.
- Gadermaier, J., Vospernik, S., Grabner, M., Wächter, E., Keßler, D., Kessler, M., ... & Katzensteiner, K. (2024). Soil water storage capacity and soil nutrients drive tree ring growth of six European tree species across a steep environmental gradient. *Forest Ecology and Management*, 554, 121599.
- Galop, D. (2013). Jalons pour une histoire du Pin à crochets (*Pinus uncinata ramond ex DC*) dans les Pyrénées. *Evaluation patrimoniale des populations de pin à crochets aux Pyrénées*, (25), 30-36.
- Garbarino, M., Morresi, D., Anselmetto, N., & Weisberg, P. J. (2023). Treeline remote sensing: from tracking treeline shifts to multi-dimensional monitoring of ecotonal change. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 9(6), 729-742.
- Garcia-Ruiz, J. M., Sanjuán, Y., Gil-Romera, G., González-Sampériz, P., Beguería, S., Arnáez, J., ... & López de Calle, C. (2016). Mid and late Holocene forest fires and deforestation in the subalpine belt of the Iberian range, northern Spain. *Journal of Mountain Science*, 13, 1760-1772.
- Gastineau, A. (2019). *Patrons spatiaux et processus écologiques de déprédation par les grands carnivores: le cas de l'ours brun et des troupeaux domestiques en Europe de l'Ouest* (Thèse de doctorat, Sorbonne université).
- Gaultier, P. (2019). Plan de gestion 2019-2028 de la réserve naturelle de prats de mollo la prestE
- Gaussen, H. (1937). Les forêts de l'Ariège et du Salat. *Revue géographique des Pyrénées et du Sud-Ouest. Sud-Ouest Européen*, 8(4), 364-375.
- Gehrig-Fasel, J., Guisan, A., & Zimmermann, N. E. (2007). Tree line shifts in the Swiss Alps: climate change or land abandonment?. *Journal of vegetation science*, 18(4), 571-582.
- Génard M. et F. Lescourret, (1984). *Les petits vertébrés de la pineraie à crochets, fonction descriptive et rôle dans la régénération forestière*. Thèse de docteur-ingénieur, Institut National Agronomique, Paris, 250 p.
- Génard, M., & Lescourret, F. (1986). Density and distribution of mountain-pine (*Pinus uncinata* Miller ex Mirbel) seed-consuming small vertebrates in the Osséja forest (eastern-Pyrenees). *Vie et Milieu/Life & Environment*, 27-36.
- Genna A. (2008). Carte géologique harmonisée du département de l'Ariège. Notice technique. Rapport final. BRGM/RP-56473-FR, 423 p, 3fig., 2tabl., 3 ann., 2 pl. hors-texte.
- Germino, M. J., Smith, W. K., & Resor, A. C. (2002). Conifer seedling distribution and survival in an alpine-treeline ecotone. *Plant Ecology*, 162, 157-168.

- Gil, J. A., Gómez-Serrano, M. Á., & López-López, P. (2020). Population Decline of the Capercaillie Tetrao urogallus aquitanicus in the Central Pyrenees. *Ardeola*, 67(2), 285-306.
- Girona-García, A., Ortiz-Perpiñá, O., & Badía-Villas, D. (2019). Dynamics of topsoil carbon stocks after prescribed burning for pasture restoration in shrublands of the Central Pyrenees (NE-Spain). *Journal of environmental management*, 233, 695-705.
- Gómez-Aparicio, L., Gómez, J. M., Zamora, R., & Boettinger, J. L. (2005). Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 16(2), 191-198.
- Grace, J., Allen, S. J., & Wilson, C. (1989). Climate and the meristem temperatures of plant communities near the tree-line. *Oecologia*, 79(2), 198-204.
- Grace, J., Berninger, F., & Nagy, L. (2002). Impacts of climate change on the tree line. *Annals of botany*, 90(4), 537-544.
- Gramond, D. (2021). Les impacts du changement climatique sur la distribution des biomes. *Les impacts spatiaux du changement climatique*, 271.
- Grau, O., Ninot, J. M., Blanco-Moreno, J. M., van Logtestijn, R. S., Cornelissen, J. H., & Callaghan, T. V. (2012). Shrub–tree interactions and environmental changes drive treeline dynamics in the Subarctic. *Oikos*, 121(10), 1680-1690.
- Grytnes, J. A., Heegaard, E., & Ihlen, P. G. (2006). Species richness of vascular plants, bryophytes, and lichens along an altitudinal gradient in western Norway. *Acta oecologica*, 29(3), 241-246.
- Guisan, A., Thuiller, W., & Zimmermann, N. E. (2017). Habitat suitability and distribution models: with applications in R. *Cambridge University Press*.
- Guisset, C., Covato, F., Morichon, D., Pimenta, R. (2010). *Plan de gestion écologique de la réserve naturelle de Py*. Py de Conflent, France. 219 pages.
- Guisset, C., Laffite, R., Morichon, D., Parera, J., Pimenta, R., (2020). *Plan de gestion de la réserve naturelle de Mantet 2019 - 2028*
- Guixé, D., Llobet, T. (2017). Faune et Flore des Pyrénées. Biotopie Editions. 143.
- Haddaway, N. R., Styles, D., & Pullin, A. S. (2014). Evidence on the environmental impacts of farm land abandonment in high altitude/mountain regions: a systematic map. *Environmental Evidence*, 3(1), 1-19.
- Hagedorn, F., Shiyatov, S. G., Mazepa, V. S., Devi, N. M., Grigor'ev, A. A., Bartysh, A. A., ... & Moiseev, P. A. (2014). Treeline advances along the Urals mountain range—driven by improved winter conditions?. *Global change biology*, 20(11), 3530-3543
- Haggett, P. (1965). *Locational analysis in human geography*. Londres, 339.
- Hagimont, S. (2017). *Commercialiser la nature et les façons d'être: une histoire sociale et environnementale de l'économie et de l'aménagement touristiques (Pyrénées françaises et espagnoles XIXe-XXe siècle)* (Thèse de doctorat, Université Toulouse le Mirail-Toulouse II).
- Hansson, A., Dargusch, P., & Shulmeister, J. (2021). A review of modern treeline migration, the factors controlling it and the implications for carbon storage. *Journal of Mountain Science*, 18(2), 291-306.
- Harsch, M. A., & Bader, M. Y. (2011). Treeline form—a potential key to understanding treeline dynamics. *Global Ecology and Biogeography*, 20(4), 582-596.
- Harsch, M. A., Hulme, P. E., McGlone, M. S., & Duncan, R. P. (2009). Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Ecology letters*, 12(10), 1040-1049.
- Herrero, A., Zamora, R., Castro, J., & Hódar, J. A. (2012). Limits of pine forest distribution at the treeline: herbivory matters. *Plant Ecology*, 213, 459-469.
- Hesselbarth, M. H., Sciacini, M., With, K. A., Wiegand, K., & Nowosad, J. (2019). landscapemetrics: an open-source R tool to calculate landscape metrics. *Ecography*, 42(10), 1648-1657.
- Hester, A. J., Edenius, L., Buttenschøn, R. M., & Kuiters, A. T. (2000). Interactions between forests and herbivores: the role of controlled grazing experiments. *Forestry*, 73(4), 381-391.

- Heuertz, M., Teufel, J., González-Martínez, S. C., Soto, A., Fady, B., Alia, R., & Vendramin, G. G. (2010). Geography determines genetic relationships between species of mountain pine (*Pinus mugo* complex) in western Europe. *Journal of Biogeography*, 37(3), 541-556.
- Hiemstra, C. A., Liston, G. E., & Reiners, W. A. (2002). Snow redistribution by wind and interactions with vegetation at upper treeline in the Medicine Bow Mountains, Wyoming, USA. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 34(3), 262-273.
- Hódar, J. A., Castro, J., & Zamora, R. (2003). Pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* as a new threat for relict Mediterranean Scots pine forests under climatic warming. *Biological conservation*, 110(1), 123-129.
- Hoegh-Guldberg, O., D. Jacob, M. Taylor, M. Bindi, S. Brown, I. Camilloni, A. Diedhiou, R. Djalante, K.L. Ebi, F. Engelbrecht, J. Guiot, Y. Hijjoka, S. Mehrotra, A. Payne, S.I. Seneviratne, A. Thomas, R. Warren, and G. Zhou, 2018: Impacts of 1.5°C Global Warming on Natural and Human Systems. In: Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, H.-O. Pörtner, D. Roberts, J. Skea, P.R. Shukla, A. Pirani, W. Moufouma-Okia, C. Péan, R. Pidcock, S. Connors, J.B.R. Matthews, Y. Chen, X. Zhou, M.I. Gomis, E. Lonnoy, T. Maycock, M. Tignor, and T. Waterfield (eds.)]. *Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA*, pp. 175-312. <https://doi.org/10.1017/9781009157940.005>.
- Hofmann, R. R. (1989). Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia*, 78(4), 443-457.
- Holtmeier F. K., Broll G. E. (2007) Treeline advance-driving processes and adverse factors. *Landscape online*, 1, 1-33. <https://doi.org/10.3097/LO.200701>
- Holtmeier, F. K. (2012). Impact of wild herbivorous mammals and birds on the altitudinal and northern treeline ecotones. *Landscape Online*, 30, 1-28.
- Holtmeier, F. K. (Ed.). (2009). *Mountain timberlines*. Dordrecht: Springer Netherlands.
- Holtmeier, F. K., & Broll, G. (2005). Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales. *Global ecology and Biogeography*, 14(5), 395-410.
- Holtmeier, F. K., & Broll, G. (2010). Wind as an ecological agent at treelines in North America, the Alps, and the European Subarctic. *Physical Geography*, 31(3), 203-233.
- Holtmeier, F. K., & Broll, G. (2012). Landform influences on treeline patchiness and dynamics in a changing climate. *Physical Geography*, 33(5), 403-437.
- Holtmeier, F. K., & Broll, G. (2017). Treelines—Approaches at different scales. *Sustainability*, 9(5), 808.
- Holtmeier, F. K., & Broll, G. (2019). Treeline research—From the roots of the past to present time. A review. *Forests*, 11(1), 38
- Holtmeier, F. K., & Broll, G. E. (2007). Treeline advance-driving processes and adverse factors. *Landscape online*, 1-1.
- Höskuldsson, A. (1988). PLS regression methods. *Journal of chemometrics*, 2(3), 211-228.
- Hutchins, H. E., Hutchins, S. A., & Liu, B. W. (1996). The role of birds and mammals in Korean pine (*Pinus koraiensis*) regeneration dynamics. *Oecologia*, 120-130.
- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding Remarks: Cold Spring Harbor Symposium. *Quantitative Biology*, 22, 415-427.
- IGNf (2014). BD Forêt version 2 - descriptif et contenu
- Illius, A. W., Clark, D. A., & Hodgson, J. (1992). Discrimination and patch choice by sheep grazing grass-clover swards. *Journal of animal ecology*, 183-194.
- IPCC, 2014: *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 pp.
- IPCC, 2022: *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, M. Tignor, E.S. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Craig, S. Langsdorf, S. Löschke, V. Möller, A. Okem, B. Rama (eds.)]. *Cambridge University Press*. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA, 3056 pp., doi:10.1017/9781009325844.

- IPCC, 2023: Sections. In: *Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (eds.)]*. IPCC, Geneva, Switzerland, pp. 35-115, doi: 10.59327/IPCC/AR6-9789291691647
- Izard, V. (1994). Cartographie successive des entreprises métallurgiques dans les Pyrénées nord-catalanes; support préliminaire à l'étude éco-historique des forêts charbonnées. *Archéologie du Midi médiéval*, 12(1), 115-129.
- Jalut, G. (1971). Analyse Pollinique D'Une Mouillere Du Pla De Salinas (2 200 M) Massif Du Puigmal—Pyrénées Orientales. *Bulletin de la Société Botanique de France*, 118(sup2), 135-145.
- Jasiewicz, J., & Stepinski, T. (2012). Geomorphons—a pattern recognition approach to classification and mapping of landforms. *Geomorphology*, 182. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2012.11.005>
- Johnson, A. C., & Yeakley, J. A. (2019). Microsites and climate zones: seedling regeneration in the alpine treeline ecotone worldwide. *Forests*, 10(10), 864.
- Jorda, M., & Rosique, T. (1994). Le Tardiglaciaire des Alpes françaises du Sud: Rythme et modalités des changements bio-morphoclimatiques [The late glacial period of the southern french Alps: Rhythm and modes of bio-morphoclimatic changes]. *Quaternaire*, 5(3), 141-149.
- Jorré, G. (1938). L'industrie dans les Pyrénées de l'Ariège. *Revue géographique des Pyrénées et du Sud-Ouest. Sud-Ouest Européen*, 9(1), 110-129.
- Kambo, D., & Danby, R. K. (2018). Factors influencing the establishment and growth of tree seedlings at Subarctic alpine treelines. *Ecosphere*, 9(4), e02176.
- Kašpar, J., Hošek, J., & Trembl, V. (2017). How wind affects growth in treeline *Picea abies*. *Alpine Botany*, 127(2), 109-120.
- Kassambara A, Mundt F(2020) factoextra: Extract and visualize the results of multivariate data analyses. R package version 1.0.7. <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>
- Klasner, F. L. (1998). Spatial changes in alpine treeline vegetation patterns along hiking trails in Glacier National Park, Montana.
- Kopecký, M., Macek, M., & Wild, J. (2021). Topographic Wetness Index calculation guidelines based on measured soil moisture and plant species composition. *Science of the Total Environment*, 757, 143785.
- Körner C, Paulsen J (2004) A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of biogeography*, 31(5), 713-732. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2003.01043.x>
- Körner, C. (1998). Worldwide positions of alpine treelines and their causes. *The impacts of climate variability on forests*, 221-229.
- Körner, C. (2007). The use of altitude in ecological research. *Trends in ecology & evolution*, 22(11), 569-574.
- Körner, C. (2012a). Alpine treelines: functional ecology of the global high elevation tree limits. *Springer Science & Business Media*.
- Körner, C. (2012b). Treelines will be understood once the functional difference between a tree and a shrub is. *Ambio*, 41(3), 197-206.
- Körner, C. (2021b). The cold range limit of trees. *Trends in ecology & evolution*, 36(11), 979-989.
- Körner, C., & Hoch, G. (2023). Not every high-latitude or high-elevation forest edge is a treeline. *Journal of Biogeography*, 50(5), 838-845.
- Körner, C., & Paulsen, J. (2004). A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of biogeography*, 31(5), 713-732.
- Körner, C., Paulsen, J., & Pelaez-Riedl, S. (2003). A bioclimatic characterisation of Europe's alpine areas. In L. Nagy, G. Grabherr, C. Körner, D. B. A. Thompson (Eds.), *Alpine biodiversity in Europe* (pp. 13-28). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Körner, C., Paulsen, J., & Spehn, E. M. (2011). A definition of mountains and their bioclimatic belts for global comparisons of biodiversity data. *Alpine Botany*, 121(2), 73-78.
- Kullman, L. (2005). Wind-conditioned 20th century decline of birch treeline vegetation in the Swedish Scandes. *Arctic*, 286-294.

- Kullman, L. (2021). Soil temperatures at the birch treeline (*Betula pubescens* ssp. *czerepanovii*)-a 21-year record in the Swedish Scandes and a contribution to general treeline theory. *International Journal of Science and Research Archive*, 2(2), 172-182.
- Kyriazopoulos, A. P., Skre, O., Sarkki, S., Wielgolaski, F. E., Abraham, E. M., & Ficko, A. (2017). Human-environment dynamics in European treeline ecosystems: A synthesis based on the DPSIR framework. *Climate Research*, 73(1 & 2), 17-29.
- Lacoste, A., & Salanon, R. (2010). *Éléments de biogéographie et d'écologie* - Armand Collin, Paris, 318p.
- Lambert, B., & Parmain, V. (1990). Les brûlages dirigés dans les Pyrénées-Orientales... de la régénération des pâturages d'altitude à la protection des forêts... *Revue forestière française*, 42(S), 140-155.
- Lazaro, L., & Eychenne, C. (2017). Adaptabilité et vulnérabilité des droits d'usage sur les estives pyrénéennes: nouvelles logiques d'action et nouveaux enjeux sur les communs pastoraux. 16
- Lê, S., Josse, J., & Husson, F. (2008). FactoMineR: an R package for multivariate analysis. *Journal of statistical software*, 25, 1-18.
- Lefebvre, T. (2016). *Influence de l'herbivorie sauvage et domestique en prairie subalpine: réponse métabolique des plantes et conséquences fonctionnelles sur la décomposition des litières* (Thèse de doctorat, Université Grenoble Alpes).
- Lefebvre, T., & Moncorps, S. (2010). *Les espaces protégés français: une pluralité d'outils au service de la conservation de la biodiversité*. Paris : Comité français pour l'UICN. ISBN 978-2-918105-11-4. 98.
- Lenoir, J., Svenning, J. C., & Sheffer, M. (2024). Latitudinal and elevational range shifts under contemporary climate change. *Encyclopedia of biodiversity*, 690-709.
- Lescourret, F., & Genard, M. (1986a). Consommation des graines de pin à crochets (*Pinus uncinata* Miller ex Mirbel) avant leur dissémination par les petits vertébrés dans les Pyrénées-orientales. *Revue d'Ecologie, Terre et Vie*, 41(2-3), 219-236.
- Lescourret, F., & Génard, M. (1986b). Consommation des graines de pin à crochets (*Pinus uncinata* Miller ex Mirbel) par les petites vertébrés en Néouvielle (Hautes-Pyrénées). Approche quantitative et variation spatiale. *Bulletin d'écologie*, 17(1), 11-19.
- Leunda, M., González-Sampéris, P., Gil-Romera, G., Bartolomé, M., Belmonte-Ribas, Á., Gómez-García, D., ... & Sancho, C. (2019). Ice cave reveals environmental forcing of long-term Pyrenean tree line dynamics. *Journal of Ecology*, 107(2), 814-828.
- Liang, Q., Xu, X., Mao, K., Wang, M., Wang, K., Xi, Z., & Liu, J. (2018). Shifts in plant distributions in response to climate warming in a biodiversity hotspot, the Hengduan Mountains. *Journal of Biogeography*, 45(6), 1334-1344.
- Liu, Y., Peng, J., & Wang, Y. (2018). Application of partial least squares regression in detecting the important landscape indicators determining urban land surface temperature variation. *Landscape Ecology*, 33, 1133-1145.
- Lu, C. D. (1988). Grazing behavior and diet selection of goats. *Small Ruminant Research*, 1(3), 205-216.
- Mangeot, A., & Lambert, B. (s.d.). Gestion des milieux ouverts: brûlages dirigés, un outil à maîtriser. Réserve naturelle de Nohèdes, 7.
- Mangeot, A., Martin, M., Salvador, O. (2011). *Plan de gestion 2012 - 2016*.
- Mayr, S., Schmid, P., Laur, J., Rosner, S., Charra-Vaskou, K., Dämon, B., & Hacke, U. G. (2014). Uptake of water via branches helps timberline conifers refill embolized xylem in late winter. *Plant Physiology*, 164(4), 1731-1740.
- McGarigal, K. (2006). Landscape pattern metrics. *Encyclopedia of environmetrics*.
- McIntire, E. J., Piper, F. I., & Fajardo, A. (2016). Wind exposure and light exposure, more than elevation-related temperature, limit tree line seedling abundance on three continents. *Journal of Ecology*, 104(5), 1379-1390.
- McNown, R. W., & Sullivan, P. F. (2013). Low photosynthesis of treeline white spruce is associated with limited soil nitrogen availability in the Western Brooks Range, Alaska. *Functional Ecology*, 27(3), 672-683
- Menoni, E. (1991). *Ecologie et dynamique des populations du Grand Tetras dans les Pyrénées, avec des références spéciales à la biologie de la reproduction chez les poules. Quelques applications à sa conservation* (Thèse de doctorat, Toulouse).

- Ménoni, E. (1997). Location and size of capercaillie Tetrao urogallus leks in relation to territories of hens. *Wildlife Biology*, 3(3-4), 137-147.
- Ménoni, E., Favre-Ayala, V., Cantegrel, R., Revenga, J., Camprodon, J., Garcia, D., Campion, D. et Riba, L. (2012). *Réflexion technique pour la prise en compte du Grand tétras dans la gestion forestière pyrénéenne*. FORESPIR, Union Européenne, DREAL-MidiPyrénées. Pau.
- Mercier, D., & Cossart, E. (2021). Les impacts spatiaux du changement climatique sur les environnements périglaciaires. In Denis Mercier (Ed.), *Les impacts spatiaux du changement climatique*, (28)1. Londres : Editions ISTE, 321.
- Métaillié, J. P. (1999). *Dynamique des écosystèmes forestiers de montagne: comparaison de forêts exploitées et semi-naturelles. Étude éco-historique des bois de Campuls et Mont Ner (forêt domaniale de Bethmale, Ariège). Rapport final, programme« Biodiversité et gestion forestière »* (Thèse de doctorat, GEODE UMR 5602 CNRS).
- Métaillié, J. P. (2006). Mountain landscape, pastoral management and traditional practices in the Northern Pyrenees (France). In *The conservation of cultural landscapes* (pp. 108-124). Wallingford UK: CABI.
- Métaillié, J. P., & Faerber, J. (2004). Quinze années de gestion des feux pastoraux dans les Pyrénées: du blocage à la concertation. *Pastoralisme et environnement*, (16), 37.
- Métaillié, J. P., & Paegelow, M. (2004). Land abandonment and the spreading of the forest in the eastern French Pyrenees in the nineteenth to twentieth centuries. *Recent dynamics of the Mediterranean vegetation and landscape*, 219-236.
- Métaillié, J. P., Galop, D., & Rendu, C. (2021). *Les espaces pastoraux et forestiers. Pyrénées, état des lieux*, 43-75.
- Michel, A. (1951). La limite altitudinale de la végétation forestière dans les Pyrénées-Orientales. *Revue forestière française*, (4), 274-280.
- Miehe, G., Kangshan, M. A. O., Hasson, S. U., BÖHNER, J., & SCHICKHOFF, U. (2023). What do we know about treelines of the Anthropocene in High Asia?. *Plant Diversity*.
- Mienna, I. M., Speed, J. D. M., Klanderud, K., Austrheim, G., Næsset, E., & Bollandsås, O. M. (2020). The relative role of climate and herbivory in driving treeline dynamics along a latitudinal gradient. *Journal of Vegetation Science*, 31(3), 392-402.
- Ministère de l'Agriculture et de l'alimentation (2019). *Préserver les ours et protéger le pastoralisme*. <https://agriculture.gouv.fr/preserver-les-ours-et-protger-le-pastoralisme>
- Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation. (2022). La PAC en un coup d'oeil.
- Ministère de la Culture. (2009). Site de Caster-Minier, Aulus-les-Bains, 2009. [vidéo]. Dailymotion. <https://www.dailymotion.com/video/x2ysedq>
- Ministère de la Culture. (2014). Site de Caster-Minier, Aulus-les-Bains, 2014. [vidéo]. Dailymotion. <https://www.dailymotion.com/video/x2ysdq7>
- Milhau, B., (2012). *RESERVE NATIONALE DE CHASSE ET DE FAUNE SAUVAGE D'ORLU. Plan de gestion 2013 -2017*
- Molinari, A., Wauters, L. A., Airoldi, G., Cerinotti, F., Martinoli, A., & Tosi, G. (2006). Cone selection by Eurasian red squirrels in mixed conifer forests in the Italian Alps. *Acta oecologica*, 30(1), 1-10.
- Monod, B. (2014) – *Carte géologique numérique à 1/250 000 de la région Midi-Pyrénées. Notice technique*. BRGM/RP-63650-FR. 160 p., 23 fig., 1 pl. hors-texte.
- Morley, P. J., Donoghue, D. N., Chen, J. C., & Jump, A. S. (2020). Montane forest expansion at high elevations drives rapid reduction in non-forest area, despite no change in mean forest elevation. *Journal of Biogeography*, 47(11), 2405-2416.
- Moscatelli, M. C., Bonifacio, E., Chiti, T., Cudlín, P., Dinca, L., Gömöryova, E., ... & Broll, G. (2017). Soil properties as indicators of treeline dynamics in relation to anthropogenic pressure and climate change. *Climate Research*, 73(1-2), 73-84.
- Moyes, A. B., Germino, M. J., & Kueppers, L. M. (2015). Moisture rivals temperature in limiting photosynthesis by trees establishing beyond their cold-edge range limit under ambient and warmed conditions. *New Phytologist*, 207(4), 1005-1014.

- Mueller, M., Schickhoff, U., Scholten, T., Drollinger, S., Böhner, J., & Chaudhary, R. P. (2016a). How do soil properties affect alpine treelines? General principles in a global perspective and novel findings from Rolwaling Himal, Nepal. *Progress in Physical Geography*, 40(1), 135-160.
- Müller, M., Schwab, N., Schickhoff, U., Böhner, J., & Scholten, T. (2016b). Soil temperature and soil moisture patterns in a Himalayan alpine treeline ecotone. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 48(3), 501-521.
- Munteanu, G., Tămaș, C. G., Cauuet, B., & Mut, G. (2017). Vestiges de l'exploitation du fer aux époques pré romaine et romaine dans le district minier de Baillestavy (Pyrénées-Orientales, France). *Treballs d'arqueologia*, 21, 0263-285.
- Myers-Smith, I. H., & Hik, D. S. (2013). Shrub canopies influence soil temperatures but not nutrient dynamics: an experimental test of tundra snow–shrub interactions. *Ecology and evolution*, 3(11), 3683-3700.
- Neilson, R. P. (1993). Transient ecotone response to climatic change: some conceptual and modelling approaches. *Ecological applications*, 3(3), 385-395.
- Ninot, J. M., Batllori, E., Carrillo, E., Carreras, J., Ferre, A., & Gutiérrez, E. (2008). Timberline structure and limited tree recruitment in the Catalan Pyrenees. *Plant Ecology & Diversity*, 1(1), 47-57.
- Office National des Forêts - Agence Ariège. (2004). *DOCUMENT D'OBJECTIFS « Vallée de l'Isard, Mail de Bulard, pics de Maubermé, de Serre Haute et du Crabère*
- Office National des Forêts - Agence Ariège. (2005). *Document d'Objectif de la Zone Spéciale de Conservation Ribérot et Massif du Valier Site FR 7300822*
- Office National des Forêts - Agence Ariège. (2008). *DOCUMENT D'OBJECTIFS de la zone spéciale de conservation Mont Ceint, Mont Béas, Tourbière de Bernadouze*
- Office National des Forêts. (2009). *Document d'objectifs du site Natura 2000 Capcir-Carlit-Campcardos FR9101471 et FR9112024.*
- Office National des Forêts. (2010a). *Document d'objectifs de la zone de protection spéciale Quérigut, Orlu FR7312012.*
- Office National des Forêts. (2014). *Aménagement forestier : Forêt domaniale du Canigou*, 161p
- Office National des Forêts. (2014). *Document ONF - Fiche de synthèse de l'aménagement : BIROS.*
- Office National des Forêts. (2017). *Document ONF - Fiche de synthèse de l'aménagement : PRADES.*
- Office National des Forêts. (2020). Parcelles forestières publiques (diffusion publique). *Données géospatiales*. Data.gouv.fr. <https://www.data.gouv.fr/fr/datasets/forets-publiques-diffusion-publique-1/#/resources>
- Office nationale des Forêts. (2010b). *Document d'Objectifs de la Zone de Protection Spéciale «Gorges de La Frau et de Bélesta » Site FR7312008*
- Oksanen J, Simpson G, Blanchet F, Kindt R, Legendre P, Minchin P, O'Hara R, Solymos P, Stevens M, Szoecs E, Wagner H, Barbour M, Bedward M, Bolker B, Borcard D, Carvalho G, Chirico M, De Caceres M, Durand S, Evangelista H, FitzJohn R, Friendly M, Furneaux B, Hannigan G, Hill M, Lahti L, McGlenn D, Ouellette M, Ribeiro Cunha E, Smith T, Stier A, Ter Braak C, Weedon J (2022). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.6-2, <<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>>.
- OPCC-CTP. (2018). *Le changement climatique dans les Pyrénées : impacts, vulnérabilités et adaptation.*
- Pagès, J. 2002. « Analyse Factorielle Multiple Appliquée Aux Variables Qualitatives et Aux Données Mixtes ». *Revue Statistique Appliquée* 4: 5–37.
- Paradis, M., Lévesque, E., & Boudreau, S. (2016). Greater effect of increasing shrub height on winter versus summer soil temperature. *Environmental Research Letters*, 11(8), 085005.
- Parc Naturel Régional Pyrénées Catalanes (2022). « *Charte Forestière de Territoire Pyrénées Catalanes 2022-2026 – Tome 1 : Diagnostic et programme d'actions* ». 130.
- Pareja, J., Baraza, E., Ibáñez, M., Domenech, O., & Bartolomé, J. (2020). The role of feral goats in maintaining firebreaks by using attractants. *Sustainability*, 12(17), 7144.
- Paulsen, J., & Körner, C. (2001). GIS-analysis of tree-line elevation in the Swiss Alps suggests no exposure effect. *Journal of Vegetation Science*, 12(6), 817-824.

- Rita, A., Saracino, A., Cieraad, E., Saulino, L., Zotti, M., Idbella, M., De Stefano, C., Mogavero, V., Allevato, E., & Bonanomi, G. (2023). Topoclimate effect on treeline elevation depends on the regional framework: A contrast between Southern Alps (New Zealand) and Apennines (Italy) forests. *Ecology and Evolution*, 13(1), e9733. <https://doi.org/10.1002/ece3.9733>
- Rita, J., & Sebastia, M. (1993). Structure et écologie des marécages et des tourbières du Massif du Carlit. *Vie et Milieu/Life & Environment*, 231-239.
- Rohart F, Gautier B, Singh A, and Le Cao K-A (2017) mixOmics: An R package for 'omics feature selection and multiple data integration. *PLoS computational biology* 13(11):e1005752
- Roura i Pascual N. (2001) - Etude diachronique de la physionomie végétale du massif du Madres-Coronat - 1953 à 2000 : Le maintien des milieux ouverts, et plus particulièrement leurs modalités de gestion patrimoniale - Evolution de la végétation d'un paysage rural montagnard : Communes de Nohèdes, Jujols et Olette. Site pilote Natura 2000 « Madres-Coronat» . Budget 2001 - Rapport final. Réserve Naturelle de Nohèdes, MEDD, DIREN LanguedocRoussillon, SIME, INRA Ecodéveloppement, CRNC, Nohèdes. 127.
- Rousset, O., & Lepart, J. (1999). Shrub facilitation of *Quercus humilis* regeneration in succession on calcareous grasslands. *Journal of vegetation science*, 10(4), 493-502.
- Rouyer, E., (coord.), Fallour, D., Libis, E. (2014). Recueil de recommandations forestières - Sites Natura 2000 Pyrénéens - ecueil de recommandations forestières - Sites Natura 2000 Pyrénéens - Habitats et espèces d'intérêt communautaire abitats et espèces d'intérêt communautaire Projet BIOFOR (FORESPIR, CNPF, ONF, UGS, CBNPMP). FORESPIR, rojet BIOFOR (FORESPIR, CNPF, ONF, UGS, CBNPMP). FORESPIR, Toulouse, 236.
- Rudel, C. (1982). La reforestation du bassin du Haut-Vallespir dans les Pyrénées-Orientales. *Revue forestière française*, 34(5), 20-31.
- Sakai, A., & Larcher, W. (2012). Frost survival of plants: responses and adaptation to freezing stress, 62(1). *Springer Science & Business Media*. 321.
- Sanjuán, Y., Arnáez, J., Beguería, S., Lana-Renault, N., Lasanta, T., Gómez-Villar, A., ... & García-Ruiz, J. M. (2018). Woody plant encroachment following grazing abandonment in the subalpine belt: a case study in northern Spain. *Regional Environmental Change*, 18, 1103-1115.
- Saule, M. (1991). La grande flore illustrée des Pyrénées. Randonnées pyrénéennes. Paris : Editions Milan. 765.
- Saule, M. (2002). *La grande flore illustrée des Pyrénées*. Randonnées pyrénéennes. Paris : Editions Milian. 736.
- Schueller, J. F., & Rolland, C. (1995). Influence de l'altitude, de l'exposition et du climat sur la croissance du pin à crochets (*Pinus uncinata* Ram.) en Cerdagne (Pyrénées Orientales Françaises). *Pirineos*, 145, 23-34.
- Serrano-Notivoli, R., Beguería, S., & de Luis, M. (2019). STEAD: A high-resolution daily gridded temperature dataset for Spain. *Earth System Science Data*, 11, 1171–1188. <https://doi.org/10.5194/essd-11-1171-20194>
- Serrano-Notivoli, R., Beguería, S., Saz, M. Á., Longares, L. A., & de Luis, M. (2017). SPREAD: a high-resolution daily gridded precipitation dataset for Spain—an extreme events frequency and intensity overview. *Earth System Science Data*, 9(2), 721-738.
- Shay, E. (2023). *Effects of subalpine and alpine soil from Vancouver Island, British Columbia, on the germination and growth of Pacific silver fir, mountain hemlock, and yellow cedar in a greenhouse* (Thèse de doctorat, University of Guelph).
- Sindewald, L. A., Tomback, D. F., & Neumeyer, E. R. (2020). Community Structure and Functional Role of Limber Pine (*Pinus flexilis*) in Treeline Communities in Rocky Mountain National Park. *Forests*, 11(8), 838.
- Singh, S. P., Gumber, S., Singh, R. D., & Singh, G. (2020). How many tree species are in the Himalayan treelines and how are they distributed?. *Tropical Ecology*, 61(3), 317-327.
- Sirami, C., Gibon, A., & Balent, G. (2021, November). Services écosystémiques rendus par les prairies du Davantaygues. In *Journées scientifiques du Parc national des Pyrénées: Les Prairies naturelles, un espace aux multiples enjeux*.
- Snethlage, M. A., Geschke, J., Ranipeta, A., Jetz, W., Yoccoz, N. G., Körner, C., ... & Urbach, D. (2022). A hierarchical inventory of the world's mountains for global comparative mountain science. *Scientific data*, 9(1), 149.
- Snethlage, M. A., Geschke, J., Spehn, E. M., Ranipeta, A., Yoccoz, N. G., Körner, C., ... & Urbach, D. (2022). *GMBA mountain inventory v2*. GMBA-EarthEnv. doi, 10.

- Soranno, P. A., Cheruvellil, K. S., Bissell, E. G., Bremigan, M. T., Downing, J. A., Fergus, C. E., ... & Webster, K. E. (2014). Cross-scale interactions: Quantifying multi-scaled cause–effect relationships in macrosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 12(1), 65-73.
- Speed, J. D., & Austrheim, G. (2017). The importance of herbivore density and management as determinants of the distribution of rare plant species. *Biological Conservation*, 205, 77-84.
- Speed, J. D., Austrheim, G., Hester, A. J., & Mysterud, A. (2010). Experimental evidence for herbivore limitation of the treeline. *Ecology*, 91(11), 3414-3420.
- Speed, J. D., Austrheim, G., Hester, A. J., & Mysterud, A. (2012). Elevational advance of alpine plant communities is buffered by herbivory. *Journal of Vegetation Science*, 23(4), 617-625.
- Spehn, E. M., & Körner, C. (2005). A global assessment of mountain biodiversity and its function. *Global change and mountain regions: An overview of current knowledge*, 393-400.
- Staats R., Gomez E., Dunyach L., Mendez S. (2019). Réserve naturelle nationale de la Vallée d'Eyne, plan de gestion écologique 2019-2028 – Volume 1. Eyne. Fédération des réserves naturelles catalanes. 68.
- Steele, M., Wauters, L. A., & Larsen, K. W. (2005). Selection, predation and dispersal of seeds by tree squirrels in temperate and boreal forests: are tree squirrels keystone granivores?. In *Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment*. Wallingford UK: CABI Publishing. 205-221.
- Stevens, G. C., & Fox, J. F. (1991). The causes of treeline. *Annual review of ecology and systematics*, 177-191.
- Sullivan, P. F., Ellison, S. B., McNown, R. W., Brownlee, A. H., & Sveinbjörnsson, B. (2015). Evidence of soil nutrient availability as the proximate constraint on growth of treeline trees in northwest Alaska. *Ecology*, 96(3), 716-727.
- Syndicat Mixte Canigó Grand Site. (2012). Document d'objectifs des sites Natura 2000 ZSC « Massif du Canigou » FR 9101475, ZSC « Conques-de-la-Preste » FR 9101476 et ZPS « Canigou - Conques-de-la-Preste » FR 9110076. Prades. 282.
- Talon, B. (2010). Reconstruction of Holocene high-altitude vegetation cover in the French southern Alps: evidence from soil charcoal. *The Holocene*, 20(1), 35-44.
- Thébault, A., Clément, J. C., Ibanez, S., Roy, J., Geremia, R. A., Pérez, C. A., ... & Lavorel, S. (2014). Nitrogen limitation and microbial diversity at the treeline. *Oikos*, 123(6), 729-740.
- Theureaux O., Passy P., Feuillet T. et Birre D. (2023). « Caractérisation des formes du relief à l'échelle de bassins-versants », URL: https://rzine.fr/publication_rzine/20230425_geomorphon/
- Tobler, W. R. (1970). A computer movie simulating urban growth in the Detroit region. *Economic geography*, 46(sup1), 234-240.
- Tomback, D. F. (1982). Dispersal of whitebark pine seeds by Clark's nutcracker: a mutualism hypothesis. *The Journal of Animal Ecology*, 451-467.
- Tomback, D. F. (2005). The impact of seed dispersal by Clark's nutcracker on whitebark pine: multi-scale perspective on a high mountain mutualism. In *Mountain ecosystems: Studies in treeline ecology* (pp. 181-201). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- Tomback, D. F., & Resler, L. M. (2007). Invasive pathogens at alpine treeline: consequences for treeline dynamics. *Physical geography*, 28(5), 397-418.
- Tomback, D. F., Blakeslee, S. C., Wagner, A. C., Wunder, M. B., Resler, L. M., Pyatt, J. C., & Diaz, S. (2016). Whitebark pine facilitation at treeline: potential interactions for disruption by an invasive pathogen. *Ecology and Evolution*, 6(15), 5144-5157.
- Tranquillini, W. (2012). Physiological ecology of the alpine timberline: tree existence at high altitudes with special reference to the European Alps. *Springer Science & Business Media*. 31(1), 131.
- Trant, A. J., Jameson, R. G., & Hermanutz, L. (2018). Variation in reproductive potential across a multi-species treeline. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 50(1), e1524191.
- Treml, V., & Chuman, T. (2015). Ecotonal dynamics of the altitudinal forest limit are affected by terrain and vegetation structure variables: an example from the Sudetes Mountains in Central Europe. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 47(1), 133-146.

- Treml, V., & Veblen, T. T. (2017). Does tree growth sensitivity to warming trends vary according to treeline form?. *Journal of Biogeography*, 44(7), 1469-1480.
- Treml, V., Šenfeldr, M., Chuman, T., Ponocná, T., & Demková, K. (2016). Twentieth century treeline ecotone advance in the Sudetes Mountains (Central Europe) was induced by agricultural land abandonment rather than climate change. *Journal of Vegetation Science*, 27(6), 1209-1221.
- Vannière, B., Galop, D., Rendu, C., & Davasse, B. (2001). Feu et pratiques agro-pastorales dans les Pyrénées. *Environnement et anthropisation*, (11), 29.
- Venables WN, Ripley BD (2002). *Modern Applied Statistics with S*, Fourth edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0, <https://www.stats.ox.ac.uk/pub/MASS4/>.
- Viers, G. (1961). Le glacière du massif du Carlit (Pyrénées-Orientales) et ses enseignements. *Revue géographique des Pyrénées et du Sud-Ouest. Sud-Ouest Européen*, 32(1), 5-33.
- Vitali, A., Garbarino, M., Camarero, J. J., Malandra, F., Toromani, E., Spalevic, V., ... & Urbinati, C. (2019). Pine recolonization dynamics in Mediterranean human-disturbed treeline ecotones. *Forest Ecology and Management*, 435, 28-37.
- Vitali, A., Urbinati, C., Weisberg, P. J., Urza, A. K., & Garbarino, M. (2018). Effects of natural and anthropogenic drivers on land-cover change and treeline dynamics in the Apennines (Italy). *Journal of Vegetation Science*, 29(2), 189-199.
- Viès, V. (2019). Régulation et contrôle des flux touristiques dans les espaces naturels protégés pyrénéens.
- Walsh, S. J., Butler, D. R., Allen, T. R., & Malanson, G. P. (1994). Influence of snow patterns and snow avalanches on the alpine treeline ecotone. *Journal of Vegetation Science*, 5(5), 657-672.
- Wang, Q., Zhao, C., Gao, C., Xie, H., Qiao, Y., Gao, Y., ... & Zhang, G. (2017). Effects of environmental variables on seedling-sapling distribution of Qinghai spruce (*Picea crassifolia*) along altitudinal gradients. *Forest Ecology and Management*, 384, 54-64.
- Wehn, S., Pedersen, B., & Hanssen, S. K. (2011). A comparison of influences of cattle, goat, sheep and reindeer on vegetation changes in mountain cultural landscapes in Norway. *Landscape and urban planning*, 102(3), 177-187.
- Weisberg, P. J., Shandra, O., & Becker, M. E. (2013). Landscape influences on recent timberline shifts in the Carpathian Mountains: abiotic influences modulate effects of land-use change. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 45(3), 404-414.
- Weiss, A.D. (2000). Topographic Position and Landforms Analysis, http://www.jennessent.com/downloads/tpi-poster-tnc_18x22.pdf, Accessed March 27, 2015
- Wheeler, J. A., Hermanutz, L., & Marino, P. M. (2011). Feathermoss seedbeds facilitate black spruce seedling recruitment in the forest-tundra ecotone (Labrador, Canada). *Oikos*, 120(8), 1263-1271.
- Wielgolaski, F. E., Hofgaard, A., & Holtmeier, F. K. (2017). Sensitivity to environmental change of the treeline ecotone and its associated biodiversity in European mountains. *Climate Research*, 73(1-2), 151-166. <https://doi.org/10.3354/cr01474>
- Yokoyama, R., Shirasawa, M., & Pike, R. J. (2002). Visualizing topography by openness: A new application of image processing to digital elevation models. *Photogrammetric engineering and remote sensing*, 68(3), 257-266.

Liste des figures

Figure 1 - Délimitation des zones montagneuses à l'échelle mondiale selon l'inventaire réalisé par le Global Mountain Biodiversity Assessment v2 en fonction de leur altitude (en mètres). D'après World Food Programme (UN agency, 2019) ; Snethlage et al. (2022a et 2022b).....	25
Figure 2 - Écotone entre la forêt et la pelouse : à gauche, en milieu montagnard (Canigou, France, 2021) ; à droite, en zone boréale (Laponie, [photo inédite] © 2022 par Gregory Marty).....	27
Figure 3 - L'Alpine Treeline Ecotone dans le modèle de l'étagement de la végétation en montagne et la position théorique de la limite supérieure de la forêt (treeline), climatique au sein des ceintures bioclimatiques définies par Körner et al. (2011).....	29
Figure 4 - Vue sur les Alpes autrichiennes (photographie D. Birre; septembre 2022) depuis Innsbruck. La limite supérieure de la forêt est bien visible dans le paysage entre la forêt subalpine (vert foncé) et la pelouse alpine (vert clair). Au-delà de la pelouse alpine, on remarque la quasi absence de végétation.....	30
Figure 5 - Stades de développement de l'arbre pendant son cycle de vie (d'après Körner, 2021b) et position de ces stades par rapport au treeline ecotone selon Körner.....	33
Figure 6 - Représentation schématique de la limite supérieure de la forêt et de la composition de l'écotone entre forêt dense et pelouse alpine en montagne. D'après Körner & Paulsen (2004).....	34
Figure 7 - Niches écologiques potentielle et réalisée : projection sur un plan prenant en compte deux facteurs environnementaux (D'après Guisan et al. 2017).....	38
Figure 8 - Distribution altitudinale théorique de 5 espèces d'arbres par rapport à la position de la treeline climatique (D'après Körner, 2021).....	40
Figure 9 - Transposition des conditions retrouvées au niveau de l'Équateur en fonction de la latitude (en rouge) et position de la treeline au niveau de quelques latitudes (points verts). D'après Körner (1998 et 2021a).....	41
Figure 10 – Migration théorique des étages de végétation en altitude en lien avec la hausse des températures liée aux changements climatiques d'origine anthropique.....	44
Figure 11 - Emboîtement des échelles : complexité croissante des mécanismes à l'origine de la position de la treeline aux échelles régionale et locale.....	46
Figure 12 - Décalage entre la position attendue (treeline potentielle) et sa position effective (treeline réalisée) d'après les critères établis par Körner et Paulsen (2014). D'après Case et Duncan (2014).....	48

Figure 13 - Angles de description selon lesquels sont définies les deux typologies de Bader et al. (2021).....	49
Figure 14 – Typologie de la forme de l'ATE en plan. Les rectangles correspondent à un versant et les points verts aux arbres. La ligne en pointillé rouge délimite la timberline. La ligne rouge correspond à un transect altitudinal sur lequel est schématisé la densité des arbres en fonction de l'altitude. La zone hachurée correspond à la zone dans laquelle la mortalité est trop élevée pour que des semis se développent de manière optimale. D'après Bader et al., 2021.....	51
Figure 15 - Formes de l'ATE en coupe (d'après Bader et al., 2021).....	52
Figure 16 - Synthèse des principaux forçages de la dynamique d'Alpine Treeline Ecotone..	55
Figure 17 - Hypothèses posées par Bader et al. (2021) quant à l'existence des formes diffuses ou en îlots. Les sites favorables à l'implantation d'arbres correspondent aux sites dits sûrs.....	60
Figure 18 - Secteurs favorables à l'accumulation de neige (rectangles rouges) par rapport à la direction du vent dominant (flèche rouge) au sein d'un ATE dont les arbres (cercles verts) sont regroupés îlots allongés.....	64
Figure 19 - Pin à crochets (<i>Pinus uncinata</i>) régulièrement exposé à des vents forts. La croissance des branches étant inhibée par l'action du vent, la partie de l'arbre la plus exposée est atrophiée (photographie D. Birre , 2022).....	65
Figure 20 - Types d'alimentation et type des ruminants européens (sélecteurs, intermédiaires et paiseurs) d'après Hofmann (1989).....	71
Figure 21 - Hauteur maximale de broutage atteinte par trois herbivores domestiques : mouton, bovin et chèvre (d'après les valeurs de Sanon et al. 2007).....	72
Figure 22 - Effet d'abri par voisinage entre deux pins à crochets (<i>P. uncinata</i>) (à gauche) et entre un genévrier (<i>Juniperus communis</i>) et <i>P. uncinata</i> (à droite). Photographies : D. Birre, 2021.....	78
Figure 23 - Développement de jeunes pins à crochet (<i>Pinus uncinata</i>) à l'abri d'un bloc rocheux (Photographie D.Birre, 2021).....	86
Figure 24 - Localisation de la zone d'étude (départements de l'Ariège et des Pyrénées-Orientales) de la thèse au sein des Pyrénées (source : GADM database).....	93
Figure 25 - Localisation et altitude des principaux sommets de la zone étudiée (source : BD TOPO).....	95
Figure 26 - Cadre géographique du massif du Canigou (Source : BD TOPO).....	102
Figure 27 - Cadre géographique du massif du Puigmal (Source : BD TOPO).....	103

Figure 28 - Cadre géographique du massif du Carlit (source : BD TOPO).....	105
Figure 29 - Vue depuis le sommet du massif granitique du Carlit (2 921 mètres) sur les lacs du massif. En rouge, est figurée la position actuelle de la limite supérieure de la forêt. Au loin, le massif du Canigou.....	105
Figure 30 - Cadre géographique du massif du Madrès (source : BD TOPO).....	107
Figure 31 - Cadre géographique du massif de Tabe (Source : BD TOPO).....	109
Figure 32 - Cadre géographique du massif du Canigou (Source : BD TOPO).....	110
Figure 33 - Cadre géographique des massifs de l'Aston et de l'Hospitalet (source : BD TOPO).....	111
Figure 34 - Contexte géographique dans le secteur du massif du Montcalm (source : BD TOPO).....	112
Figure 35 - Cadre géographique du Massif de Maubermé (Source : BD TOPO).....	113
Figure 36 - Cadre géographique du massif du Valier (Source : BD TOPO).....	114
Figure 37 - Cadre géographique du massif du Rouch et Certescans (Source : BD TOPO)	115
Figure 38 - Le modèle pyrénéen (théorique) d'étagement de la végétation au sein du massif des Pyrénées (d'après Saule, 2002).....	119
Figure 39 - Pin à crochets (<i>Pinus uncinata</i>) dans le secteur de Corsavy (Canigou, Pyrénées-Orientales). a) Morphologie générale ; b) cône ; c) aiguilles.....	124
Figure 40 - Cycle du pin à crochet et répartition temporelle de la consommation de ses graines, cônes et plantules par les mammifères et oiseaux (d'après Génard et Lescourret, 1986a et 1986b).....	128
Figure 41 - Probabilité de consommation de la graine de pin à crochets (<i>Pinus uncinata</i>) et consommateurs principaux en fonction de l'emplacement de la graine disséminée d'après Lescourret et Génard (1986b).....	130
Figure 42 - Photographie de la limite supérieure de la forêt dans les Pyrénées-Orientales sur la commune de Corsavy (Canigou, vers le Puig de Gallinas à 2 461 m). L'espèce arborescente dominante est le pin à crochets (<i>Pinus uncinata</i>).....	132
Figure 43 - Synthèse simplifiée de la coévolution entre les milieux montagnards et les sociétés rurales depuis le Néolithique.....	137

Figure 44 - Carte postale présentant le paysage du massif de l'Hospitalet vers le début du XXe siècle (Labouche Frères Toulouse, ND).....	139
Figure 45 - Cartes postales montrant le paysage du début du XXe siècle sur la commune de Miglos (Labouche Frères Toulouse).....	142
Figure 46 - Carte postale montrant le massif du Mont Valier au milieu du XXe siècle (Editions d'Art LARREY, Toulouse). On y observe les espaces agricoles issus des défrichages opérés.	146
Figure 47 - Carte postale montrant le massif de Rouch-Certescans vers le milieu du XXe siècle (Editions aériennes COMBIER IMP. MACON).....	147
Figure 48 - Cartes postales des paysages au milieu du XXe siècle au niveau de a et b) Prats-de-Mollo-La-Preste (versant sud du Canigou) au milieu du XXe siècle ; c et d) vers les mines de Batère (Corsavy) ; e) du Cambre d'Aze.....	152
Figure 49 - Cartes postales montrant le paysage du milieu du XXe siècle sur la plaine de Cerdagne et le massif du Puigmal. a) Vue sur le Cambre d'Aze et la vallée d'Eyne (Edition et cliché photo GOUDIN) ; b) Vallée d'Osséja (COMBIER IMP, Mâcon) ; c) Vue depuis Angoustrine (cliché Desagnaux à Osséja) ; d) Vue sur la vallée d'Osséja (Société des Cartes Postales APA-POUX - Albi).....	158
Figure 50 - Dynamique écologique et temporalité observée dans les Pyrénées orientales depuis le Néolithique. Le maintien des milieux ouverts depuis le Néolithique à la faveur du charbonnage et du pastoralisme s'est estompé depuis le milieu du XXe siècle où l'on assiste à une recolonisation de ces surfaces par la forêt.....	159
Figure 51 - Paysages actuels au sein du massif de Tabe. a et b) sur le versant Sud ; c) sur le versant Nord au niveau de la Station de ski des Monts d'Olmes ; d) sur le versant Nord au niveau de la carrière de talc de Trimouns.....	163
Figure 52 - Localisation et altitudes (en mètre) des domaines skiables et tracés des sentiers de randonnée des Pyrénées-Orientales et de l'Ariège et notamment celui du sentier de Grande Randonnée 10 (GR10 ; NI : Non indiquée ; source : https://www.skiinfo.fr et IGNf - BD TOPO).....	173
Figure 53 - Photographies des paysages de plusieurs domaines skiables des Pyrénées-Orientales et de l'Ariège. a et b) Les Angles ; c et d) Puigmal ; e) Cambre d'Aze....	174
Figure 54 - Localisation des espaces protégés au sein de la zone d'étude. a) Vue générale ; b) Identification des Réserves Naturelles Nationales ; c) Réserves Biologiques ; d) Zones de Protection Spéciale ; e) Zones Spéciales de Conservation.....	175
Figure 55 - Paysages de la Réserve Naturelle Nationale de Mantet (juin 2021, photographie D.Birre).....	182
Figure 56 - Paysages de la Réserve Naturelle Nationale de Py (juin 2021). La photographie	393

de gauche permet d'observer l'emprise forestière importante au sein de la réserve. La photographie de droite quant à elle montre le village de Py autour desquels les terrains sont entretenus ouverts..... 183

Figure 57 - Paysages de la Réserve Naturelle Nationale de Prats-de-Mollo-La-Preste (juin 2021, Photographie D. Birre). Sur les deux photographies, la limite supérieure forestière formée de pin à crochet (*Pinus uncinata*) est située en arrière-plan. Les photographies sont prises depuis des milieux de landes caractéristiques de l'écotone subalpin..... 185

Figure 58 - Schéma de l'évolution de l'altitude de la limite supérieure de la forêt par rapport son altitude maximale théorique entre T0 et T1 dans un contexte de réchauffement climatique a) sur un site anciennement anthropisé ; b) non anthropisé..... 195

Figure 59 - Evolution théorique de l'altitude de l'isotherme 6,4°C entre 1950 et 2010 et des emprises potentielles des surfaces colonisables par la forêt (d'après OPCC, 2018 et Körner et Paulsen, 2004 et 2014)..... 197

Figure 60 - Organisation schématique des résultats dans les trois chapitres de la partie 2 de la thèse.....202

Figure 61 - Exemple de la dynamique de la limite supérieure de la forêt quantifiée dans le cadre de la thèse.....204

Figure 62 - Protocole proposé pour quantifier le changement de forme de la limite supérieure de la forêt. Les individus actifs (ind. actifs : points verts) correspondent aux formes comprises dans les parcelles centrées sur l'ATE de ~1955, utilisées pour construire l'ACP. Les individus supplémentaires (ind. supp.; points violets) correspondent aux formes dont les coordonnées sont prédites sur l'ACP construite à partir des individus actifs. Les individus supplémentaires n'interviennent pas dans l'ACP..... 215

Figure 63 - Processus de classification des orthophotographies.....218

Figure 64 - Jeux de parcelles le long de la limite supérieure de la forêt. Les parcelles grises intègrent les deux limites forestières (récentes et anciennes). Les parcelles violettes sont centrées sur les limites récentes. Les parcelles vertes sont centrées sur les limites anciennes.....219

Figure 65 - Les quatre catégories de métriques du paysage.....221

Figure 66 - Corrélation des métriques de paysage décrivant l'ensemble des sites explorés dans la partie orientale des Pyrénées. Les deux premiers axes de l'ACP représentés sont basés sur les formes de la limite supérieure de la forêt historique (~1955). La longueur et la couleur des flèches indiquent leur contribution en pourcentage à la construction des deux dimensions principales (voir échelle de couleur). Voir tableau 9 pour les abréviations..... 229

Figure 67 - Limites supérieures forestières la plus proche du centre de chaque groupe (la plus représentative) défini sur les deux premiers axes de l'ACP à partir des métriques de paysages pour les limites supérieures forestières historiques (~1955) dans les Pyrénées orientales.....231

Figure 68 - Identification des métriques significativement associées ($p < 0,05$) avec chaque groupe de limite supérieure forestière historique (~1955). Aucun point n'est indiqué pour les associations non significatives. Des valeurs positives et négatives de $v.test$ indiquent respectivement des valeurs élevées et faibles de ces métriques, i.e. celles qui sont sur et sous représentées au sein de chaque groupe..... 231

Figure 69 - a) Groupes de parcelles d'écotones de la limite de la forêt basées sur une classification hiérarchique dans une ACP basée sur des métriques paysagères provenant d'images aériennes historiques (~1955) ; b) Subdivision du plan factoriel de l'ACP en sous-espaces basée sur un pavage de Voronoï et assignation de chaque polygone à la cartographie des groupes ; c) Parcelles récentes (~2015 ; points violets) projetés dans les sous-espaces basés sur les groupes historiques et comparaison avec les parcelles historiques (points noirs). Le groupe 1 (en bleu) correspond aux formes diffuses, le groupe 2 (en jaune) aux formes en îlots et le groupe 3 (en gris) aux formes discrètes de la limite supérieure de la forêt..... 233

Figure 70 - Nombre de sites (en couleur) ayant changé d'une forme vers une autre entre ~1955 et ~2015 (total $n = 648$ sites) et distance moyenne dans le plan de l'ACP par groupes affichés sous forme de nombres..... 234

Figure 71 - Analyse de la relation entre : a) la colonisation et le changement de forme, b) la colonisation de la forêt et le changement d'altitude, c) le changement d'altitude et le changement de forme..... 236

Figure 72 - a) Régression de LOESS entre le changement de forme et le changement d'altitude. Le changement de forme est défini comme la distance entre les métriques paysagères des limites supérieures forestières historiques (~1955) et récentes (~2015) dans le plan factoriel de l'ACP indépendamment de la direction du changement. Le tau de Kendall est indiqué en haut à gauche. n.s : non significatif. Les couleurs des points correspondent aux changements de forme. b) Comparaison du changement d'altitude entre différentes transitions de forme entre les paysages historiques (~1955) et récents (~2015) dans le plan factoriel. Les points noirs correspondent à la moyenne générale..... 238

Figure 73 - Graphiques en violon comparant différentes formes de la limite supérieure de la forêt selon les regroupement basés sur les métriques paysagères soit historiques ~1955 (a et c) ou récent ~2015 (b et d) en termes de changement de forme (a et b), changement d'altitude (c et d), ou altitude récente (e et f). Graphique en violon comparant les altitudes récentes des écotones au cours de laquelle différentes transitions de formes ont eu lieu. Les points noirs correspondent aux valeurs moyennes. Les lignes en pointillés rouges correspondent à la moyenne pour tous les sites. Les p-values par paires (dans a et d) sont basées sur des tests de comparaison par paire de Tukey..... 240

Figure 74 - Hiérarchisation des variables exploratoires ayant un effet significatif sur chaque indicateur de la dynamique à partir de régressions pas à pas. a) Identification des variables ayant un effet sur le changement d'altitude (discrétisé en quatre modalités) avec stagnation comme catégorie de référence (régression logistique multinomiale) ; b) Identification des variables ayant un effet sur le changement de forme catégorisé avec la forme qui reste diffuse en catégorie de référence (régression logistique multinomiale) ; c) Identification des variables ayant un effet sur le changement d'altitude mesuré quantitativement (régression linéaire) ; d) Identification des variables ayant un effet sur le changement de forme mesuré

quantitativement (régression linéaire) ; e) Identification des variables ayant un effet sur la colonisation de nouveaux pixels forestiers (régression linéaire).....266

Figure 75 - a) Groupes de variables ressortant de l'analyse factorielle multiple (AFM). Les couleurs indiquent la valeur de la contribution de ces groupes à la construction de ces axes (voir l'échelle de couleur) et b) Corrélations des variables des différents groupes décrivant les caractéristiques des parcelles. La longueur de la flèche indique la qualité de la représentation de chacune des variables. Les couleurs indiquent la catégorie à laquelle la variable appartient.....272

Figure 76 - Représentation des groupes distingués à partir des résultats de l'AFM et description de leurs principales caractéristiques. La partition représentée correspond à celle qui maximise la perte d'inertie intra-groupe..... 274

Figure 77 - Caractérisation des trois groupes déterminés en fonction de leurs caractéristiques environnementales. Diagramme en radar pour a) le climat, l'altitude et la composition forestière, b) les caractéristiques géomorphologiques et c) la pression anthropique (accessibilité, aires protégées, agro-pastoralisme). Les unités des axes ont été standardisées.....277

Figure 78 - Nombre de sites au sein de chaque catégorie (a) de changement de forme et (b) de changement d'altitude et (c) distribution de la variable du taux de colonisation de la forêt.. 279

Figure 79 - Cartographie des sites en fonction de leur appartenance aux groupes environnementaux au sein du terrain étudié..... 281

Figure 80 - Localisation des parcelles (n = 29, matérialisées par leur identifiant) parmi l'ensemble des parcelles (n = 648, points oranges) inventoriées sur le terrain et photographies représentatives de ces parcelles.....292

Figure 81 - Photographies (D.Birre, 2021 et 2022) des limites supérieures forestières des 29 parcelles inventoriées pendant la thèse.....293

Figure 82 - Protocole de terrain. a) Transects réalisés au sein de chaque parcelle. Le premier transect (T1) est obligatoirement réalisé, les seconds et troisièmes transects (T2 et T3, réplicats) sont optionnels (n = 80) . Chaque transect traverse la forêt, l'écotone et la pelouse alpine et est de longueur variable en fonction de la physionomie de la limite supérieure de la forêt. b) Division de chaque transect en segment de 25 mètres de long (n = 359). c) Division de chaque segment en points de contact espacés de 1 mètre (n = 25 698)... 295

Figure 83 - a) Principe de mesure de la surface terrière. b) Relascope à chaînette utilisé pour la mesure..... 297

Figure 84 - Principe d'utilisation du relascope à chaînette dans un peuplement forestier (photographie D.Birre).....297

Figure 85 - Délimitation des segments à l'aide d'un mètre dérouleur dans le secteur du a)

Puigmal et du b) Mont Valier. c) Distance au transect pour les relevés botaniques et la mesure des arbres.....	298
Figure 86 - Localisation des placettes réalisées en milieu forestier et au niveau de l'écotone et des prélèvements de sol.....	299
Figure 87 - Dynamiques des 29 parcelles inventoriées en termes de : a) changement de forme, b) de colonisation de nouvelles surfaces forestières, c) de densité du couvert forestier, d) d'altitude. Les lignes en pointillé rouge indiquent la valeur moyenne à l'échelle de l'ensemble des 29 parcelles.....	305
Figure 88 - Synthèse des relations entre les dynamiques de changement de forme, d'altitude, de colonisation et de densité pour les 29 sites inventoriés.....	306
Figure 89 - Effort de prospection (nombre de points de contact) par parcelles (n = 29).....	307
Figure 90 - Projection des catégories de changement de forme dans le plan de la PLS du changement de forme. Les coordonnées des catégories de changement de forme sont projetées dans le plan factoriel de la PLS.....	311
Figure 91 - Valeurs des coefficients de corrélation (loadings) de chacune des variables explicatives dans la construction des deux premières composantes (composante 1 : rouge ; composante 2 : bleu) des modèles PLS pour chacune des variables dépendantes (la signification des noms des variables est disponible dans le tableau 18).....	312
Figure 92 - Valeurs des VIP des variables sur les deux premières composantes des modèles PLS de chacune des 5 variables dépendantes (colo = colonisation de nouveaux pixels forestiers, dens = densification du couvert forestier, pat_change = changement de forme catégoriel, pat_dist = changement de forme quantitatif, shift = changement d'altitude). La signification des noms des variables est disponible dans le tableau 18.....	313
Figure 93 - Décalage mesuré entre l'altitude théorique de la treeline dans la partie Est des Pyrénées (d'après Ninot et al., 2009) et l'altitude moyenne mesurée à l'échelle de l'ensemble de la zone étudiée. La zone non occupée par l'arbre en dessous de son altitude théorique implique l'existence de perturbations.....	329
Figure 94 - Décalage mesuré entre l'altitude théorique de la treeline dans la partie Est des Pyrénées (d'après Ninot et al., 2009), l'altitude moyenne mesurée à l'échelle de l'ensemble de la zone étudiée et l'altitude par sous-régions de la zone d'étude.....	330
Figure 95 - Facteurs déterminants la typologie des sites dans les Pyrénées orientales d'après les analyses menées pendant la thèse.....	332
Figure 96 - Comparaison de la multidimensionnalité des différents indicateurs de la dynamique testés : a) à l'échelle régionale (moyenne des parcelles) d'après les résultats présentés dans le chapitre 5, b) à l'échelle locale (29 parcelles inventoriées sur le terrain).....	334
Figure 97 - Apports potentiels de l'acquisition de données sur la position de la limite	

supérieure de la forêt à plusieurs dates pour capter la non-linéarité de sa dynamique.....344

Figure 98 - Illustration des processus d'interaction entre échelles et leurs effets sur la dynamique de la limite supérieure de la forêt en regard des processus sans interaction entre échelles ou avec interaction intra-échelles (Adapté et traduit de Sorrano et al., 2014, p. 66). a) Aucune interaction intra et inter-échelle ; b) interaction intra-échelle ; c) interaction-inter-échelle ; d) interaction inter-échelle avec rétroaction..... 351

Figure 99 - Exemple de paysage favorable à la présence du Grand tétras (*T.u. acquitanicus*) dans les Pyrénées d'après les descriptions de Ménoni et al. (2012). Ici une photographie prise dans les Pyrénées-Orientales (secteur de Batère, Massif du Canigou).....354

Figure 100 - Cartographie de l'emprise de l'aire de répartition de *Lycaena helle deslandesi*. L'aire de répartition est limitée à la partie centrale de la zone étudiée pendant la thèse (vallée du Carol, Capcir et Donezan). D'après OpenStreetMap, 2018 et Données ANA - CEN Ariège opportunistes, Données ANA - CEN Ariège sur diverses études, Données naturalistes de Pascal Dupont, Insectes Lépidoptères Rhopalocères de France métropolitaine, Bulletin de la société entomologique de France [1986 -], Revue oreina [2008 -], Bibliographique de la faune, la flore et la fonge de France métropolitaine et outre-mer, Données ANA-CEN Ariège sur les études d'impact ; Lacaze Vincent et al., données transmises par l'INPN-plateforme nationale du SINP - 17/02/2024..... 355

Figure 101 - Cartographie des parcelles en fonction de leur inclusion au sein des zonages des forêts publiques et des sites Natura 2000. Près d'un tiers des parcelles (n = 223) sont incluses au sein de ce double zonage (point noir entouré de blanc). Cartographie d'après MNHN (2023) et OpenStreetMap (2018)..... 361

Liste des tableaux

Tableau 1 - Processus écologiques de premier niveau impliqués dans les différentes formes. D'après Bader et al. (2021).....	59
Tableau 2 - Superficie (en km ²) d'altitude supérieure à 1 500 mètres des principaux massifs de la zone d'étude.....	96
Tableau 3 - Contexte climatique au sein des seize massifs compris dans la zone d'étude. Les valeurs calculées sont issues de la base de données WordClim (Fick et Hijmans, 2017 ; données 1970-2000).....	98
Tableau 4 - Anomalies de températures et de précipitations sur la période 2001 – 2010 par rapport à la période 1961 – 1990 par massifs de la zone d'étude pour les surfaces situées au-delà de 1 500 mètres d'altitude (Source : Action climat du projet OPCC, 2019 et 2014).....	100
Tableau 5 - Résultats de précédentes études menées dans les environs du secteur d'étude de la thèse (NC : Non concerné, étude ne mesurant pas ce paramètre).....	122
Tableau 6 - Description des sites Natura 2000 compris dans la zone d'étude. (ZPS : Zone de Protection Spéciale ; ZSC : Zone Spéciale de Conservation).....	178
Tableau 7 - Description des réserves biologiques et dirigées comprises dans la zone d'étude (RBD : Réserve Biologique Dirigée; RBI : Réserve Biologique Intégrale).....	188
Tableau 8 - Evaluation de la précision de chacune des classifications (n = 500).....	218
Tableau 9 - Description des métriques de paysage calculées au sein de chaque parcelle.	221
Tableau 10 - Seuils de discrétisation de la variable de changement d'altitude (en mètres).	226
Tableau 11 - Calcul de la colonisation de la forêt.....	226
Tableau 12 - Hypothèses sur les processus sous-jacents associé avec les différentes dynamiques.....	254
Tableau 13 - Variables constitutives des facteurs de la dynamique de la limite supérieure de la forêt.....	256
Tableau 14 - Contribution des groupes de variables à la construction des dimensions de l'AFC.....	270
Tableau 15 - Hypothèses sur les processus sous-jacents associé avec les différentes dynamiques.....	290

Tableau 16 - Échantillonnage des parcelles en fonction des valeurs de la variable de changement de densité du couvert forestier.....	296
Tableau 17 - Bornes supérieure retenue pour la discrimination des grains dans les échantillons de sol.....	300
Tableau 18 - Description des variables explicatives mesurées sur le terrain au sein du sous-échantillon de 29 parcelles.....	302
Tableau 19 - Synthèse de l'importance des variables dans la construction des composantes principales et dans la prédiction du modèle et interprétation.....	304
Tableau 20 - Statistiques descriptives des 35 variables dérivées des relevés de terrain sur chacune des 29 parcelles (Std.Dev = écart-type ; CV = coefficient de variation). Voir tableau 18 pour la correspondance des noms et définitions des variables.....	308
Tableau 21 - Interprétation des composantes des axes de la PLS pour chacun des indicateurs de la dynamique.....	309
Tableau 22 - Propositions de variables dérivées des enquêtes.....	348

Annexes

Annexe 1 - Coefficients de corrélation des métriques de paysage patch sur la première et la deuxième composantes principales (* : $p < 0,05$) basées sur les paysages historiques (~1955) de l'écotone de la limite supérieure forestière. Voir le tableau 18 pour les abréviations

Variable	Dim.1 : Agrégation et forme	Dim.2 : Connectivité
tca	0,93*	-0,09*
ca	0,93*	-0,04
pland	0,93*	0,12
lpi	0,92*	-0,14*
gyrate_sd	0,90*	-0,15*
ai	0,89*	-0,09*
gyrate_cv	0,88*	0,26*
cohesion	0,88*	0,16*
clumpy	0,85*	-0,14*
core_sd	0,83*	-0,27*
area_sd	0,83*	-0,26*
area_cv	0,73*	0,35*
core_cv	0,70*	0,36*
gyrate_mn	0,66*	-0,41*
shape_cv	0,60*	0,46*
shape_sd	0,60*	0,31*
area_mn	0,59*	-0,42*
core_mn	0,58*	-0,42*
shape_mn	0,51*	-0,04
te	0,38*	0,47*
ed	0,38*	0,47*
cai_sd	0,33*	0,76*
cai_mn	0,28*	-0,78*
cai_cv	0,27*	0,80*
contig_cv	0,18*	0,83*
contig_sd	0,18*	0,82*
contig_mn	0,11*	-0,88*
pd	-0,40*	0,31*
split	-0,42*	-0,19*
division	- 0,80*	0,27*
nlsi	- 0,89*	0,09*

Annexe 2 - Valeurs moyennes des groupes de limites supérieures forestière (v.-test, $p < 0,05$), basées sur les formes des limites supérieures de la forêt historiques ma mpng des deux premiers axes de l'ACP (voir Figure. 66 et 69).

	Groupe 1	Groupe 2	Groupe 3
Dim. 1 - Caractérisation de l'agrégation et de la forme	-20,11	9,66	16,75
Dim. 2 - Caractérisation de la connectivité	-5,79	12,24	-10,04
Nombre de parcelles	303	273	72