

La dynamique de la forêt naturelle

par Jacques BLONDEL *



Le terme *forêt* évoque un espace couvert d'arbres dont les canopées sont plus ou moins jointives, mais il est chargé d'autres sens, une ambiance, une impression de vastitude, une atmosphère tout à tour apaisante et violente, un lieu de récolte et d'usage, mais aussi le lieu de vie d'espèces animales et végétales dont on n'épuise jamais l'interminable liste. La forêt est un kaléidoscope aux multiples visages dont on peut témoigner, en chasseur-cueilleur, forestier, économiste-gestionnaire, sociologue, poète, écologiste-naturaliste, ou biologiste. Personne ne peut prétendre épuiser la gamme des ressources qu'elle recèle, des services qu'elle apporte, ni des émotions qu'elle suscite. Personne non plus ne peut prétendre connaître dans le détail la subtilité de son fonctionnement ni la totalité des interactions que les différents organismes qui la composent entretiennent entre eux. Dans un pays comme le nôtre où la plupart des paysages ont été créés à ses dépens puisqu'elle devait couvrir plus de 80 % du territoire avant l'avènement des grands défrichements qui commencèrent dès le Néolithique, les cultures, les traditions et les mythes sont fortement

imprégnés de son image. Les forêts ont été les premiers temples de la divinité (Chateaubriand). La forêt est un édifice, une somme de théories, une "apocalypse" écrivait Victor Hugo dans *Les Misérables*, un lieu où l'on apprend bien plus de choses que dans les livres remarquait Saint Bernard.

Chacun ayant naturellement tendance à observer, puis interpréter la réalité avec ses propres lunettes, essayons de prendre un peu de recul pour considérer la forêt comme un tout où chaque partenaire, végétal, animal, microbien participe à son fonctionnement et à sa dynamique. Pour comprendre le fonctionnement d'un tel système, il faut se référer à ce qu'il devait être avant que l'homme transforme sa composition, sa structure et sa dynamique pour en extraire son bois. Pour ce faire, il faut se référer à de nombreuses sources provenant d'horizons aussi divers que la paléobotanique, la paléontologie, l'archéologie, l'écologie, la biologie des populations et des communautés, la modélisation, sans oublier l'observation attentive des quelques lambeaux de forêt à caractère primaire (il serait abusif de dire "vierges") qui subsistent çà et là en Europe. Cet essai, qui ne concernera que quelques bribes de ce sujet monumental, n'a nullement l'intention de comparer ce qui est avec ce qui était, encore moins

de porter un quelconque jugement de valeur sur les conséquences de la gestion forestière sur la biodiversité car il s'agit d'un autre débat. Son objectif, strictement biologique, est de faire le point sur quelques aspects précis de la structure et de la dynamique de la forêt naturelle, à partir de recherches très récentes menées en Europe et en Amérique du Nord. Bien sûr, on ne pourra s'empêcher de faire des parallèles avec l'état actuel de nos forêts, mais ce serait méconnaître à la fois la réalité historique et les exigences des sociétés modernes que de céder à l'illusion de vouloir retrouver un quelconque état du passé, pour la bonne raison qu'on ne dispose d'aucune référence solide, ni dans le temps ni dans l'espace, pour se représenter ce que fut telle ou telle forêt en tel ou tel endroit. Les forêts les plus riches et les plus complexes d'Europe sont celles qui appartiennent à la grande ceinture de forêts feuillues et mixtes qui parcourt les plaines de l'Europe tempérée, notamment sur sol profond et bien drainé, mais les mêmes caractères fondamentaux se retrouvent *mutatis mutandis*, avec des cortèges différents d'espèces, dans tous les systèmes forestiers de plaine et de montagne, de la ceinture boréale de conifères aux forêts méditerranéennes, et de l'Europe occidentale à l'Europe orientale.

* Directeur de recherche au C.N.R.S.
C.E.F.E./C.N.R.S., B.P. 5051, 34033
Montpellier cedex, France

La forêt a une structure complexe

Le premier caractère qui distingue l'habitat forestier de tout autre est son déploiement dans les trois dimensions de l'espace qui se traduit par une stratification de zones de vie favorables à la multiplication de microhabitats, donc à la diversité biologique. Une bonne évocation de l'architecture des forêts naturelles est donnée par l'observation des quelques massifs à caractère primaire qui existent encore, par exemple celui de Bialowieza, aux confins de la Pologne et de la Biélorussie, dont une bonne description a été donnée par FALINSKI (1986). Cinq traits majeurs caractérisent cette forêt :

1.- la diversité des essences végétales (une trentaine d'espèces d'arbres et une soixantaine d'espèces de buissons), y compris celle de la strate herbacée qui varie en composition et en structure selon l'importance du couvert forestier mais n'est jamais absente et peut être exubérante ;

2.- la complexité de la structure verticale : la hauteur moyenne de la canopée est très élevée, de l'ordre de 30 à 40 m, percée de loin en loin par des arbres géants vieux de plusieurs siècles. Ces "émergents" sont ancrés au sol par des piliers en arc-boutants qui se prolongent insensiblement dans le système racinaire, comme dans les forêts tropicales dont les forêts tempérées ne sont, au plan des types morpho-structuraux, qu'un épiphénomène (HALLÉ, *comm. pers.*). Ses cinq à six étages bien individualisés de végétation sont structurés par la démographie. Si l'on trace la courbe de la densité des arbres en fonction d'intervalles égaux de classes de diamètre de leurs troncs, le nombre de tiges rencontrées dans chaque intervalle est une fraction constante de celui qu'on rencontre dans l'intervalle de taille suivant, ce qui se traduit par une diminution exponentielle du nombre de tiges à mesure que la taille des arbres augmente (MEYER 1952). Associée à la



Photo 1 : Les arbres creux sont nécessaires à de nombreuses espèces. Cette chouette hulotte niche tous les ans dans ce vieux Tilleul.

Photo J. Blondel.

diversité des essences, cette structuration démographique est le fondement de la diversité biologique du système dans son ensemble car toute sa dynamique en dépend.

3.- L'importance considérable du bois mort sur pied et à terre qui, dans la forêt de Bialowieza, s'élève à 60 m³/ha. Les grands troncs abattus totalisent une longueur de plus de 1 km/ha (FALINSKI 1986). Le déracinement et la chute d'un grand arbre est un véritable micro-séisme qui ouvre un trou dans la forêt et génère de

l'hétérogénéité topographique. Le système racinaire, notamment celui des grands Epicéas, se relève à angle droit en une "galette" verticale pouvant atteindre 10 m de haut, véritable muraille de racines enchevêtrées, mélangées de terre. L'arrachement de ce complexe lors de la chute de l'arbre crée un mouvement de relief comportant côte à côte la butte de déracinement (site privilégié d'hivernage d'insectes et de micromammifères) et une dépression pouvant se maintenir très longtemps en eau, créant ainsi

autant de microbiotopes favorables à une flore palustre et ses faunes associées d'invertébrés, de batraciens, et d'oiseaux (BLONDEL 1995). Cette hétérogénéité topographique assure une variation à petite échelle des conditions d'humidité du sol favorable à la diversité floristique. Quant au bois mort sur pied ou à terre, outre son rôle comme habitat, gîte hivernal et ressource alimentaire pour les communautés d'insectes xylophages et de champignons, il est truffé de cavités favorables à la faune, notamment à l'avifaune cavicole. La vie d'un grand arbre et celle de ses faunes et flores associées passent par deux phases principales, une phase anabolique de croissance qui se caractérise par une série de "strates de vie" qui se succèdent les unes les autres, puis une phase catabolique de sénescence et de recyclage de la matière organique, après la mort de l'arbre, comprenant également une succession de strates de vie, complètement différentes des premières, mais participant tout autant au fonctionnement et à la biodiversité de la forêt. Le fait de couper des arbres mûrs ampute le système de près de la moitié de sa dynamique naturelle.

4.- Une hétérogénéité spatiale à plus grande échelle qui se traduit par une mosaïque de compartiments d'âge et de structure très divers. A l'échelle de quelques dizaines ou centaines d'hectares, des trouées et clairières alternent avec des massifs plus compacts. Les causes et les fonctions de cette hétérogénéité vont être examinées dans les paragraphes suivants ; elles sont capitales pour le fonctionnement du système dans son ensemble et le maintien de sa diversité biologique.

Tels sont les éléments de structure les plus caractéristiques de la forêt naturelle qui n'est ni un amoncellement de broussailles impénétrables ni une belle structure "cathédrale". On est frappé par la diversité de tout ce qui la compose. Quand on exprime, à l'aide d'indices mathématiques appropriés, la diversité biologique des espèces animales en fonction de quelque expression de la diversité de structure du "décor" forestier, on trouve une relation hautement significative (RECHER 1971, BLONDEL *et al.* 1973). Les oiseaux, groupe le mieux connu à

cet égard, se répartissent dans cet espace en fonction de leurs adaptations aux grands types de ressources. On peut y reconnaître un certain nombre de "guildes", terme désignant des groupes d'espèces qui se partagent une même ressource importante du milieu, par exemple la guildes des

insectivores de la canopée (Pouillots), celle des insectivores des rameaux (Mésanges), celle des insectivores des troncs et des écorces (Pics, Sittelles), celle des granivores (Fringilles), celle des prédateurs (rapaces diurnes et nocturnes qui vivent aux dépens des premières) etc.

La dynamique forestière repose sur des perturbations

Ni amas de broussailles, ni cathédrale avons-nous dit, la forêt naturelle est un paysage bariolé composé de compartiments, d'âge, de structure et de composition fort variés même lorsque les conditions de sol et de climat sont homogènes. Quel est le moteur de cette dynamique ? De nombreux auteurs (Cf. par exemple SOUSA 1984, PICKETT & WHITE 1985) ont montré qu'une telle dynamique est provoquée par trois grandes catégories d'événements qui opèrent de manière hiérarchisée à différentes échelles de temps et d'espace. La première catégorie

comprend les chablis qui ouvrent des clairs dans la forêt et entretiennent une hétérogénéité topographique à petite échelle comme on vient de le voir. La deuxième catégorie englobe un ensemble complexe et très divers de perturbations d'origine animale, par exemple les attaques d'insectes ou de champignons qui affaiblissent ou tuent les arbres, mais surtout l'action de ces "ingénieurs" écologiques comme on les appelle parfois (JONES *et al.* 1994) que sont beaucoup d'animaux. Les travaux de génie forestier réalisés par les Castors créent des habitats nouveaux



Photo 2 : La forêt naturelle est toujours très hétérogène : bois mort sur pied ou à terre, vieux arbres, jeunes tiges. Elle n'est ni un amas de broussailles impénétrables ni une cathédrale dont les colonnes se répètent à l'infini. Cette diversité de structure garantit la biodiversité du système dans son ensemble (forêt à caractère primaire de Bialowieza).

Photo J. Blondel.

colonisables par de nombreuses espèces de plantes et d'animaux terrestres et aquatiques. Lorsqu'une famille de Castors quitte son site pour aller s'installer ailleurs, le plan d'eau qu'elle avait créé se vide car les digues qui le retenaient ne sont plus entretenues. Une *succession écologique* (ensemble des processus de renouvellement d'espèces et d'états successifs de l'écosystème entre l'accident perturbateur et le stade final de cicatrisation totale de la forêt) se met en place avec tout un cortège d'animaux et de plantes qui disparaîtront à leur tour pour aller s'installer dans un autre site préparé par l'animal lorsque cet espace sera totalement cicatrisé, se "fondant" à nouveau dans la forêt profonde. En retournant le sol, les sangliers modifient la dynamique de la végétation, notamment celle des géophytes, favorisant certaines espèces au détriment d'autres. Ils peuvent même orienter la structure forestière quand ils détruisent systématiquement certaines plantules, par exemple celles des Chênes et des Charmes (FALINSKI 1986). Jadis, la forêt était parcourue par des Ongulés sauvages, aujourd'hui éteints (Auroch, Tarpan, Bison) ou réduits à l'état de petites populations marginales. Leur impact sur la dynamique forestière a longtemps été sous-estimé comme le suggèrent certains travaux de paléontologie et de palynologie, ainsi que des expériences en cours de pâturage extensif par des races rustiques de bovins, de chevaux et de moutons (LECOMTE & LE NEVEU 1989). En s'opposant, par le broutage et le piétinement, à la progression dans les clairières et lisières d'espèces préforestières comme les Saules, puis forestières (LECOMTE *et al.* 1981), ces animaux contribuaient à entretenir l'hétérogénéité spatiale des grands systèmes forestiers naturels d'Europe. Ils modifiaient la composition floristique de la végétation, favorisaient des plantes nitrophiles et modifiaient les séquences de végétation. Il est probable que ces deux milieux physiologiquement très tranchés que sont la forêt dense et la prairie ouverte (ou les cultures) dans les paysages actuels d'Europe occidentale, ont été constitués par l'homme en remplacement de

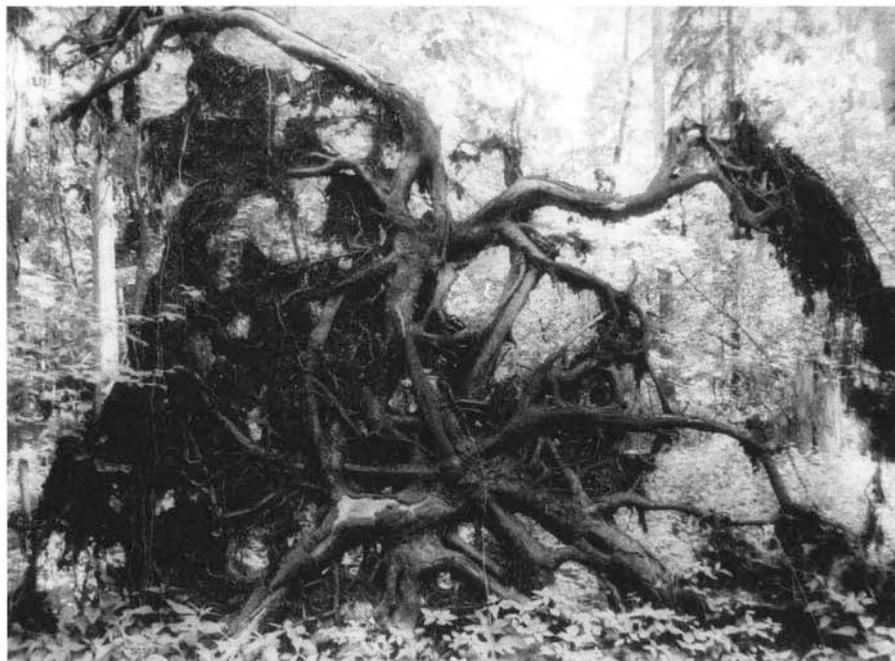


Photo 3 : Disque racinaire d'Epicéa relevé à angle droit. Ces structures sont sources de diversité topographique et biologique (forêt à caractère primaire de Bialowieza)

Photo J. Blondel.

milieux naturels composites où se retrouvaient, interpénétrés dans le temps et dans l'espace, grâce à cette "dynamique des taches" (PICKETT & WHITE 1985), différents compartiments de végétation qui reliaient des écotones réticulés presque à l'infini (LECOMTE, *comm. pers.*). Les écologistes ont coutume de classer les organismes en espèces "de lisière", de la "forêt profonde" ou de "prairie". Dans les conditions naturelles, les limites entre ces différents états sont floues et fluctuantes. Dans les quelques lambeaux résiduels de forêt à caractère primaire qui subsistent encore, l'observateur est surpris d'y trouver des espèces qui, en Europe occidentale, ne fréquentent que les lisières. Un écosystème forestier n'a pas de frontières fixes ; c'est une mosaïque tournante faite d'une série d'états qui se remplacent dans le temps et dans l'espace jusqu'aux limites naturelles que sont les rivières, lacs et montagnes. Chacun de ces états est plus ou moins en déséquilibre, donc soumis à une dynamique de changement, mais l'ensemble est équilibré (BORMANN & LIKENS 1979). On retrouve là un vieux concept d'écologie qui fut développé

il y a déjà longtemps par AUBREVILLE (1938), WATT (1947) et WHITTAKER (1953).

La troisième catégorie de perturbations concerne les événements abiotiques, le plus souvent d'origine climatique, tempêtes, ouragans, incendies, inondations etc. Dans les régions tempérées d'Europe, les perturbations les plus fréquentes sont les ouragans. Des vents de 100 km/h, vitesse qui commence à provoquer des dégâts, ont lieu au moins une fois tous les quinze ans comme l'a montré une étude statistique portant sur 7 siècles en Allemagne (GUILLARD 1983). Ils n'ont donc rien d'exceptionnel à l'échelle du fonctionnement de la forêt européenne. Des tempêtes dites exceptionnelles ont lieu en moyenne tous les 30 ans (TOUZET 1983). Dans une pessière du Jura suisse, une tornade a abattu en 40 minutes, le 26 août 1971, 140 000 m³ de bois (GLAYRE & MAGNENAT 1984). Quant à la fameuse tempête du 6 au 8 novembre 1982, elle ravagea près de 10 millions de m³ de bois en France, affectant 68 % des peuplements forestiers (TOUZET 1983). Comme les différentes essences n'ont pas la même résistance au vent, les conifères étant

plus fragiles que les feuillus, les ouragans modifient la composition de la forêt. Dans la grande ceinture boréale de conifères et, à un moindre degré, en région méditerranéenne, les perturbations naturelles de loin les plus importantes sont les incendies qui peuvent parcourir des centaines, voire des milliers d'hectares (la fréquence actuelle des incendies de la forêt méditerranéenne n'a rien de naturelle, plus de 80 % des incendies étant allumés par l'homme). Le record historique est détenu par un incendie qui détruisit 14 millions d'hectares au cours de l'été 1915 en Sibérie (CHANDLER *et al.* 1983). Le gigantesque incendie qui ravagea le Parc national de Yellowstone, il y a quelques années, n'avait rien d'exceptionnel à l'échelle de l'histoire, les archives pédoanthracologiques (reconstitution de la fréquence des incendies par l'étude de la sédimentation des restes de bois calciné) ayant révélé qu'au cours des dix derniers millénaires, une centaine de "méga-incendies" eurent lieu, soit une périodicité d'un grand incendie tous les cent ans (Brosset, *comm. pers.*). La plupart des discontinuités qu'on observe dans la forêt naturelle sont les stigmates de perturbations plus ou moins anciennes. L'instantané observé par le visiteur attentif d'une forêt naturelle se transforme en une cinématique complexe, un véritable kaléidoscope, si, par l'imagination, il accélère 1 000 fois le temps.

Comme chaque région a son propre régime climatique et comme la sensibilité des forêts aux perturbations varie selon les régions et les essences dominantes, on peut définir un *régime régional de perturbations spontanées* (SOUSA 1984, PICKETT & WHITE 1985) qui est un attribut propre à chaque grand type de système forestier et définit le maillage des mosaïques forestières. Ce maillage est d'autant plus serré que les perturbations sont plus fréquentes et de moindre intensité. Les perturbations interviennent à toutes les échelles d'espace et de temps, dans des fourchettes de quelques m² à quelques km² pour ce qui est de l'espace, et de quelques années à quelques siècles pour ce qui est du temps, bref de l'arbre renversé par un coup de vent au "méga-incendie" qui

ravage plusieurs milliers d'hectares. Les écosystèmes forestiers sont hiérarchiquement structurés par les échelles

auxquelles opèrent les perturbations (DELCOURT *et al.* 1983, O'NEILL *et al.* 1986, URBAN *et al.* 1987).

La dynamique de la forêt garantit sa biodiversité

Les perturbations déclenchent donc des successions écologiques qui font de la forêt une mosaïque de taches d'habitat à des stades divers de développement. Comme chaque étape du processus successional est habitée par des espèces qui lui sont plus ou moins étroitement adaptées, la diversité biologique à l'échelle d'un paysage forestier ne peut se maintenir que s'il existe en permanence au sein de ce dernier un échantillon de tous les stades successionnels. Lorsque la dynamique successionale transforme l'habitat d'une espèce, celle-ci ne peut survivre que si elle trouve dans le voisinage, c'est-à-dire dans ses limites de dispersion, un habitat semblable qui n'existe que si une autre succession a été déclenchée un peu plus tard dans le paysage. Pour paraphraser le classique concept de "climax", qui est l'état de la végétation en équilibre avec le sol et le climat (la forêt mûre), le concept de "métaclimax (au delà du climax) ajoute une autre dimension, celle de l'espace sur lequel se développent des successions asynchrones car déclenchées par des perturbations à des époques différentes. *Le métaclimax est l'ensemble des sous-systèmes successionnels déphasés les uns par rapport aux autres, mais tous également nécessaires au fonctionnement de la forêt à l'échelle du paysage* (BLONDEL 1987, 1995) car l'ensemble de la mosaïque contient davantage d'espèces que n'importe lequel de ses compartiments constitutifs. Les perturbations deviennent alors un mécanisme essentiel au maintien de la diversité biologique (SOUSA 1984, HARTSHORN, 1978). Elles sont imprévisibles dans le temps et dans l'espace sur le court terme car personne ne sait au juste où et quand la foudre viendra allumer un incendie, mais leur récur-

rence les rend prévisibles sur le long terme de sorte qu'elles ont été intégrées dans les processus de spéciation (*macro-évolution*) et dans l'évolution des traits d'histoire de vie des espèces et des populations (*micro-évolution*). L'imprévisibilité du court terme garantit le fonctionnement écologique "au jour le jour" de la forêt naturelle mais la prévisibilité à long terme conditionne son évolution, c'est-à-dire la biodiversité totale léguée par l'histoire. Lorsque par suite d'un démembrement trop important, les massifs forestiers deviennent plus petits que ce qui est nécessaire pour que le régime de perturbation s'applique normalement, on assiste à des extinctions d'espèces. C'est le cas de l'île de Barro Colorado. Cet espace qui fut insularisé en 1917 à la suite de la création d'un grand lac pour alimenter les écluses du canal de Panama est tout simplement trop exigü pour que le régime de perturbation qui caractérise la forêt d'Amérique Centrale s'applique normalement. D'où une raréfaction des jeunes stades forestiers transitoires des successions et l'extinction de très nombreuses espèces (KARR 1982). C'est aussi le cas de la plupart des forêts d'Europe, très morcelées et qui, de plus, sont gérées de manière à réduire les effets économiquement désastreux des grands ouragans. Dans les forêts scandinaves, un contrôle efficace des incendies spontanés par les compagnies forestières depuis le début du siècle s'est traduit par la disparition des stades pionniers des successions riches en feuillus (Bouleaux, Trembles) et, par voie de conséquence, celle des cortèges faunistique et floristique qui leur sont associés (pics, insectes, plantes) (CARLSON, *comm. pers.*).

La forêt est un système complexe de coadaptations entre plantes et animaux

L'édifice forestier n'est pas une simple juxtaposition de plantes et d'animaux qui ne seraient liés entre eux que par des rapports de mangeur à mangé. Bien des fonctions essentielles sont assurées grâce à un partenariat entre végétaux et animaux qui est l'héritage d'une longue histoire évolutive commune depuis le début du Tertiaire (65 millions d'années). Dans quel état seraient les arbres si leurs mycorhizes venaient à disparaître ? Comment seraient recyclée la matière organique végétale et remis en circuit les nutriments essentiels comme l'azote sans la microfaune et la microflore du sol ? Un bon exemple de ces interactions, qui ne représente que la partie émergée d'un immense iceberg, est celui des fonctions de pollinisation par les insectes ou de dispersion des graines par les oiseaux (ESTRADA & FLEMING 1986, SNOW & SNOW 1988, BLONDEL 1995). La forêt ne survit que si elle est capable de se déplacer, à petite échelle pour se réparer après le passage d'une perturbation, à plus grande échelle quand les variations du climat l'obligent à chercher ailleurs, parfois à des milliers de km, les conditions de sa survie. Quelle que soit leur amplitude, ces déplacements impliquent l'existence d'agents de dispersion car la "barochorie" (chute de la graine sous la plante-mère) n'est d'aucune efficacité. Mis à part quelques cas exceptionnels d'auto-dispersion (les gousses de genêt ou les inflorescences de Balsamine qui explosent et projettent leurs graines à distance), les plantes sont tributaires d'agents de dispersion pour transporter leurs graines. Beaucoup de plantes dites "anémochores" ont développé des systèmes de transport par le vent (samars d'Erables) mais davantage encore, notamment celles de la forêt profonde, ont passé avec des animaux, plus particulièrement les oiseaux, un "contrat" par lequel le processus bénéfique aux deux partenaires du système. On parle de systèmes mutualistes, le

mot impliquant que l'évolution d'un partenaire est orientée par et oriente celle de l'autre. Il existe un grand nombre de systèmes de "zoochorie" (de zoo = animal et choros = dispersion) et tout un jargon pour les décrire. Les plantes "exozoochores" ont des diaspores (graines et leur emballage) équipées de crochets, de vrilles ou de substances collantes ; elles s'accrochent sur l'animal disperseur, souvent un mammifère (Bourdaine, *Frangula alnus*, *Stipa pennata*) qui les transporte ailleurs. Quand la diaspore, une baie ou une drupe, est entièrement avalée par l'animal qui "sèmera" ensuite la graine par défécation ou régurgitation, on parle d'"endozoochorie". Enfin, les plantes dont les diaspores sont des fruits secs et résistants (glands, faines, noisettes, amandes) qui sont emportés et cachés par l'animal dans le but de les consommer ultérieurement sont dites "synzoochores". Quelle que soit la stratégie adoptée par la plante, la production de fruits riches en éléments nutritifs (carbohydrates pour les fruits charnus comme les baies et drupes, protéines et lipides pour les fruits secs), est en quelque sorte le "prix", coûteux en énergie, que la plante doit payer à l'animal pour se faire disperser. Dans les systèmes synzoochores, l'animal cache plus de fruits qu'il n'en consomme. Les Geais par exemple plantent en moyenne 50 000 glands à l'hectare dans les chênaies d'Europe, amplement de quoi régénérer la forêt. Un cas célèbre, particulièrement bien étudié par Crocq (1990) dans les Alpes françaises, est celui du mutualisme entre le Casse-noix et le Pin Arole, son partenaire obligé. La population de Casse-noix cache en de multiples sites de son domaine vital toute la production annuelle de graines (jusqu'à 400 000 graines/ha dans les cembraies des Alpes). C'est sur cette récolte que l'oiseau survivra presque toute l'année à raison d'une consommation quotidienne d'une centaine de graines (20 g). Environ 30 % des caches ne

sont pas exploitées, soit que l'oiseau les ait oubliées, soit que la récolte cachée ait été supérieure aux besoins de l'animal, soit enfin que ce dernier soit mort entre-temps. La stratégie de dispersion des Pins repose sur ces caches oubliées qui assurent leur régénération. Les petits bouquets de 3 à 10 plantules qu'on rencontre dans les cembraies et mélézins des Alpes, souvent au pied d'un grand arbre, correspondent à la germination du contenu d'une cache "oubliée".

Les interactions entre plantes dispersées et animaux disperseurs sont le produit d'une longue évolution entre ces deux composantes des communautés au sein desquelles des coadaptations de plus en plus sophistiquées se sont développées au cours du temps (FERRY 1985). Quand le partenariat entre deux espèces est obligatoire, on peut imaginer que l'extinction d'un des partenaires puisse entraîner celle de l'autre. L'éradication par l'homme du Dodo de l'île Maurice, en 1681, a provoqué la quasi-extinction d'un arbre endémique, *Calvaria major* (il ne reste que 13 très vieux individus moribonds), non pas parce qu'il ne produit plus de graines mais parce que la germination de ces dernières nécessitait un traitement préalable dans le gésier de l'oiseau (TEMPLE 1977). Bien que longtemps sous-estimée par les botanistes et les forestiers (le Casse-Noix a longtemps été classé espèce nuisible...), la zoochorie est une fonction primordiale qui garantit le fonctionnement de la forêt.

Les trois étapes de la reconquête de la végétation

Trois étapes, ou vagues successives de colonisation, caractérisent la dynamique de la végétation après perturbation ou abandon des cultures. Dans un premier temps, quand la pleine lumière

re frappe le sol, la banque de graines stockées dans le sol, alimentée par la pluie de diaspores dispersées par le vent, permet la conquête immédiate du milieu par des herbacées, mais aussi par des arbres pionniers, Bouleaux, Tremble, Frêne, Pins, ces "occupateurs de place vide" comme les appellent les forestiers. Plus tard, la colonisation par les espèces buissonnantes se fait à partir de ces points d'ancrage que sont ces arbres de la forêt pionnière sur lesquels s'appuient les oiseaux qui assurent la seconde vague de colonisation, celle des essences endozoochores comme les Pruniers, Sorbiers, Genévriers, Chèvrefeuilles, Viornes, Cornouillers etc. (FERRY 1985, DEBUSSCHE & ISENMANN 1994). Enfin, la troisième étape du processus de reconquête de la forêt est assurée par les espèces synzoochores franchement forestières comme les hêtres et les chênes. Ces arbres sont dispersés par un nouveau cortège d'animaux comme la Sittelle, les mésanges, de nombreux corvidés (TURCEK & KELSO 1968), certains pics et plusieurs espèces de micromammifères. Si le processus est spectaculaire à l'échelle des accrues forestières dans les terres abandonnées, comme on le constate actuellement en région méditerranéenne (et ailleurs), il est continuellement à l'oeuvre au sein de la "forêt profonde" dont il assure la diversité biologique et garantit la recolonisation permanente des éclaircies créées par les perturbations, assurant ainsi cette "dynamique des taches" dont on a parlé plus haut. La biologie des différents arbres méditerranéens est fondée sur ces stratégies de régénération et de colonisation de l'espace. Le même processus assure aussi le déplacement de la forêt à plus grande échelle, notamment sa reconquête de l'espace quand elle a été éradiquée par des accidents climatiques (glaciations) ou par l'homme. Quand la hêtraie est remontée du sud de l'Europe à la Scandinavie au postglaciaire, elle l'a fait en moins de 3 000 ans, soit à une vitesse de 1 km/an (HUNTLEY & BIRKS 1983). Cette progression a été possible parce que les eaux et les rivières, majoritairement orientées du sud au nord, transportaient de nombreuses diaspores, mais surtout parce que la zone de combat

était continuellement repoussée vers le nord, à mesure que l'amélioration du climat le permettait, par le travail des animaux disperseurs de graines. C'est dire l'importance des relations qui existent entre les différentes composantes de la forêt. REGAL (1977) a été jusqu'à suggérer qu'à travers des fonctions aussi importantes que le contrôle des populations d'insectes et la dispersion des graines, les oiseaux ont joué un rôle majeur dans la radiation adaptative des angiospermes au Crétacé et au début du Tertiaire.

Tels sont quelques fragments de l'histoire toujours recommencée de la forêt. Ils ne sont qu'une fenêtre ouverte sur le passé car presque nulle part en Europe les conditions ne sont remplies pour que la forêt naturelle s'exprime dans toute sa plénitude. Mais cette fenêtre est utile car elle ouvre de multiples perspectives sur ce qu'on pourrait faire pour promouvoir sa diversité biologique. Des mesures techniques de gestion ne manquent pas, à condition toutefois qu'on n'oublie jamais cette loi mathématique fondamentale, à savoir qu'on ne peut optimiser deux trajectoires en même temps, en l'occurrence la production de bois et la diversité biologique. C'est une question de choix, lesquels ressortent d'une approche de l'environnement qui implique un nouveau partenariat, difficile mais nécessaire, entre sciences économiques, sciences biologiques et sciences sociales.

J.B.

Bibliographie

- Aubréville, A. 1938. La forêt coloniale : les forêts de l'Afrique occidentale française. *Ann. Acad. Sci. Colon.* 9 : 1-245.
- Blondel, J. 1987. From biogeography to life history theory: a multithematic approach. *J. Biogeogr.* 14 : 405-422.
- Blondel, J. 1995. *Biogéographie. Approche Ecologique et Evolutive.* Masson, Paris.
- Blondel, J., Ferry, C. & Frochot, B. 1973. Avifaune et végétation, essai d'analyse de la diversité. *Alauda* 41 : 63-84.
- Bormann, F.H. & Likens, G.E. 1979. *Patterns and Process in a Forested Ecosystem.* Springer-Verlag, New York.
- Chandler, C., Cheney, P., Thomas, P., Trabaud, L. & Williams, D. 1983. *Fire in Forestry. Vol. 1. Forest Fire Behavior and Effects.* John Wiley & Sons, New York.
- Crocq, C. 1990. *Le Casse-noix Moucheté (Nucifraga caryocatactes).* Lechevalier - R. Chabaud, Paris.
- Debussche, M. & Isenmann, P. 1994. Bird-dispersed seed rain and seedling establishment in patchy Mediterranean vegetation. *Oikos* 69 : 414-426.
- Delcourt, H.R., Delcourt, P.A. & Webb, T. 1983. Dynamic plant ecology : The spectrum of vegetational change in space and time. *Quart. Sci. Rev.* 1 : 153-175.
- Estrada, A. & Fleming, T.H. (eds.), 1986. *Frugivores and seed dispersal.* Dr. W. Junk, Dordrecht.
- Falinski, J.B. 1986. *Vegetation Dynamics in Temperate Lowland Primeval Forest.* Dr. W. Junk, Dordrecht.
- *Ferry, C. 1985. Coadaptation des oiseaux et des plantes à la dissémination de ces dernières. Pages 147-165 in J.L. Parrot et Y. Leroy (eds.), *La Fin et les Moyens ; Etudes sur la Finalité Biologique et ses Mécanismes.* Maloine, Paris.
- Glayre, D. & Magnenat, D. 1984. Oiseaux nicheurs de la haute vallée de l'Orbe. *Nos Oiseaux* 37, fasc. spécial.
- Guillard, J. 1983. Tempêtes et forêts. *Rev. Forest. Franc.* 35 : 6-8.
- Hartshorn, G.S. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. Pages 617-638 in P.B. Tomlinson & M.H. Zimmerman, (eds.), *Tropical Trees as Living Systems.* Cambridge Univ. Press.
- Huntley, B. & Birks, H.J.B. 1983. *Atlas of Past and Present Pollen Maps of Europe : 0-13000 Years Ago.* Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Jones, C.G., Lawton, J.H. & Schachak, M. 1994. Organisms as ecosystems engineers. *Oikos* 69 : 373-386.
- Karr, J.R. 1982. Avian extinction on Barro Colorado island, Panama : a reassessment. *Am. Nat.* 119 : 220-239.
- *Lecomte, T. & Le Neveu, C. 1989. Un exemple français de génie écologique : la gestion de sites écologiques remarquables par le pâturage extensif. Pages 683-689 in *Colloque Franc-Espagnol sur les Espaces Naturels.* Ministerio de Agricultura, pesca y alimentación, Madrid.

- Lecomte, T., Le Neveu, C. & Jauneau, A. 1981. Restauration de biocénoses palustres par l'utilisation d'une race bovine ancienne (Highland Cattle). Cas de la Réserve Naturelle des mannevides (Marais Vernier, Eure). *Bull. Ecol.* 12 : 225-247.
- Meyer, H.A. 1952. Structure, growth and drain in balanced unevenaged forests. *J. For.* 50 : 85-92.
- O'Neill, R.V., de Angelis, D.L., Waibe, J.B. & Allen, T.F.M. 1986. *A Hierarchical Concept of Ecosystems*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Pickett, S.T.A. & White, P.S. (eds.), 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, New York.
- Recher, H.F. 1971. Bird species diversity : a review of the relation between species number and environment. *Proc. Zool. Soc. Austr.* 6 : 135-152.
- Regal P.J. 1977. Ecology and evolution of flowering plant dominance. *Science* 196 : 622-662.
- Snow, D.W. & Snow, B. 1988. *Birds and Berries*. Poyser.
- Sousa, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15 : 353-391.
- Temple, S.A. 1977. Plant-animal mutualism : coevolution with Dodo leads to near extinction of plant. *Science* 197 : 885-886.
- Touzet, G. 1983. Les chablis des 6-7-8 novembre 1982 dans le massif central. *C.R. Acad. Agric. France* 69 n° 10 : 722-732.
- Turcek, F.J. & Kelso, L. 1968. Ecological aspects of food transportation and storage in the Corvidae. *Comm. Behav. Biol., Part A, vol. 1* : 277-297.
- Urban, D.L., O'Neill, R.V. & Shugart, H.H., Jr. 1987. Landscape Ecology. *BioScience* 37 : 119-127.
- Watt, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.* 35 : 1-22.
- Whittaker, R.H. 1953. A consideration of climax theory : The climax as a population and a pattern. *Ecol. Monogr.* 23 : 41-78.

Résumé

Les richesses spécifiques, distributions et abondances des faunes et flores méditerranéennes actuelles ne peuvent être interprétées si on ne les situe dans le contexte de leur histoire Pléistocène et Holocène. Les modifications anthropiques que l'homme impose aux paysages méditerranéens depuis plus de huit millénaires ont eu de nombreuses conséquences. Les extinctions ont surtout frappé les mammifères, notamment les grandes espèces, tant dans les régions continentales que sur les îles dont les faunes endémiques ont été totalement décimées depuis leur colonisation par l'homme. On expliquera pourquoi l'éradication des grands mammifères a d'importantes conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes. L'avifaune a subi moins de pertes apparentes mais les grandes espèces et les espèces naturellement rares ont payé un lourd tribut aux persécutions directes et indirectes. D'une façon générale, les déforestations et altérations forestières au sens large du terme ont bouleversé la structure de communautés dont l'histoire et l'évolution sont fondamentalement sylvatiques, y compris dans les régions afro-méditerranéennes. On donnera quelques exemples de ce dynamisme au moyen d'exemples pris à différentes échelles de temps et d'espace. Si l'évolution actuelle des surfaces boisées dans les régions médio-européennes contribue à la reconstitution de communautés franchement sylvatiques, elle a pour paradoxe de retirer une partie de la diversité qu'un usage extensif de l'espace naturel avait favorisée avant la période d'intensification de l'agriculture et de la foresterie industrielles.

Summary

Mediterranean wildlife : past and present

Present-day distribution, numbers and richness in species of Mediterranean flora and fauna can only be understood if they are seen in the historical light of the Pleistocene and Holocene periods. Human action has caused changes to Mediterranean landscapes over the last eight millenia that have had many consequences. Mammal species in particular have become extinct, notably the big ones, as much on the mainland as on the islands, where endemic wildlife has been totally decimated as a result of human settlement. An explanation will be given as to why the disappearance of the big mammals has a major effect on ecosystems. Birdlife appears to have suffered less but the large bird species as well as those that are naturally scarce have been hard hit, directly or indirectly. Overall, deforestation and changes in woodland generally have upset the structure of communities whose history and evolution are largely forest-based, including those in the Afro-mediterranean regions. This paper will give some examples of such ongoing changes, chosen from different epochs and places. Though the present-day evolution of woodland areas in mid-European regions is contributing to the strengthening of forest-based communities, it is paradoxically leading to a reduction in species diversity that was favoured by the extensive use of the natural environment in the days before intensive agriculture and industrial forestry.

Resumen

Pasado y presente de las faunas mediterráneas

La riqueza específica, distribución y abundancia de las faunas y de las floras mediterráneas actuales no pueden ser interpretadas si no son situadas en el contexto de su historia Pleistocena y Holocena. Las modificaciones antrópicas que el hombre impone al paisaje desde hace más de ocho milenios han tenido numerosas consecuencias. Las extinciones han afectado sobre todo a los mamíferos, particularmente las grandes especies, tanto en las regiones continentales como en las islas cuyas faunas endémicas han sido totalmente diezmadas desde su colonización por los hombres. Se explicará porqué la erradicación de los grandes mamíferos tiene consecuencias importantes sobre el funcionamiento de los ecosistemas. La avifauna ha sufrido menos pérdidas aparentes pero las grandes especies y las especies naturalmente escasas han pagado un tributo importante a las persecuciones directas e indirectas. De manera general las deforestaciones y alteraciones forestales en el sentido más amplio de la palabra han trastornado la estructura de comunidades cuya historia y evolución son fundamentalmente silváticas, incluidas las regiones afro-mediterráneas. Se darán algunos ejemplos tomados de diferentes escalas de tiempo y de espacio. Aunque la evolución actual de las superficies forestales en las regiones mediterráneas europeas contribuye a la reconstrucción de comunidades francamente silváticas, paradójicamente suprime una parte de la diversidad que un uso extensivo del espacio natural había favorecido antes del periodo de intensificación de la agricultura y de la economía forestal industriales.