

Que faut-il entendre par “forêts méditerranéennes”?

par Pierre QUEZEL et Frédéric MEDAIL

Introduction

Les paysages forestiers actuellement en place en région méditerranéenne, se sont constitués à la suite des *modifications climatiques post-würmiennes*, mais aussi de l'impact progressif des *influences anthropiques* selon des schémas actuellement bien connus (ex. PONS & QUÉZEL, 1985 ; THINON, 1988). Suite aux phénomènes d'abandon des terres agricoles et de parcours, se produit actuellement en Méditerranée septentrionale une extension des ligneux et une maturisation des forêts. Dès lors, le modèle sclérophylle, classiquement considéré comme caractéristique du monde méditerranéen, perd de l'importance au profit des caducifoliés qui peuvent déterminer des paysages forestiers physionomiquement proches de ceux des forêts d'Europe tempérée. Déterminer la région méditerranéenne par la seule présence des sclérophylles n'est donc plus concevable actuellement (BARBERO, 1990). Il est ainsi légitime de préciser les diverses *spécificités des forêts méditerranéennes qui se caractérisent par de multiples hétérogénéités et instabilités*¹. Ces hétérogénéités apparaissent aussi bien au niveau des facteurs physiques (hétérogénéité géographique, géologique, géomorphologique, climatique ou bioclimatique), que floristique (hétérogénéité biogéographique, physionomique, dynamique, de richesse et composition floristiques), du moins par rapport aux autres forêts des régions tempérées ou froides.

1 - C'est nous qui soulignons en italique (NDLR)

Une histoire contrastée, source d'originalités et de diversités biologiques

D'un point de vue biogéographique, les forêts méditerranéennes actuelles correspondent à divers ensembles hétérogènes liés à la paléo-histoire complexe de cette région qui explique pour partie la forte diversité végétale et le nombre important de ligneux présents (QUÉZEL, *et al.*, 1999). Cette longue histoire et les différentes vicissitudes paléogeographiques subies par les végétaux méditerranéens soulignent l'importance des données évolutives afin de mieux comprendre les réponses adaptatives des espèces face aux fréquents phénomènes de stress ou de perturbation.

HERRERA (1992) a cherché à montrer si les caractéristiques morphologiques et biologiques qui caractérisent les ligneux méditerranéens résultaient uniquement de processus adaptatifs vis-à-vis des pressions environnementales fortes induites par la méditerranéité ou si les contraintes phylogénétiques et les origines historiques de ces végétaux avaient quelque importance. Effectivement, l'âge de la lignée (pré-*versus* post-Pliocène) permet d'expliquer les variations entre genres dans l'association des traits d'histoire de vie et il est possible de distinguer deux groupes :

- un groupe pré-Pliocène qui englobe des végétaux généralement sclérophylles, souvent dioïques et cauliflores, à fleurs petites et peu colorées, à fruits charnus et/ou graines de grosse taille mais peu nombreuses, dispersés par les vertébrés ou par barochorie ; ces ligneux rejettent de souche après perturbation (incendies, coupes), et sont plutôt présents dans les stades évolués de la dynamique végétale (ex. *Arbutus unedo*, *Ceratonia siliqua*, *Cercis siliquastrum*, *Daphne* spp., *Olea* spp., *Pistacia* spp., *Quercus* spp., *Ruscus* spp., *Smilax aspera*...).

- un groupe post-Pliocène où sont rassemblés les végétaux non-sclérophylles, généralement hermaphrodites et à grandes fleurs colorées, à fruits secs et/ou de petite taille, dispersés par le vent ; ces espèces se régénèrent par germination après perturbation, et se rencontrent surtout dans les stades jeunes de la dynamique végétale (ex. *Cistus* spp., *Genista* spp., *Lavandula* spp., *Phlomis* spp., *Rosmarinus*...).

Tandis que les anciennes lignées d'origine tertiaire disparaissaient ou persistaient avec difficulté lors des phases de perturbation climatique du Quaternaire, le groupe des végétaux post-Pliocène se diversifia avec succès grâce à leur cycle de vie court, leur plasticité écologique, leur production importante de graines et leur plus grande facilité à s'adapter aux fluctuations environnementales imprévisibles qui caractérisent le bioclimat méditerranéen.

Le rôle des zones refuges, c'est-à-dire des territoires épargnés par les glaces lors du Würm et où les végétaux ont pu persister durant ce dernier maximum glaciaire (ex. HEWITT, 1999) est aussi déterminant afin d'expliquer l'originalité des forêts méditerranéennes. En effet, ces refuges glaciaires constituent des entités particulières sur le plan de la richesse et de la composition spécifique des communautés végétales, mais aussi pour la conservation de la diversité génétique (HEWITT, 2000). Comme l'a justement souligné PONS (1984) "leur localisation et leur composition constituent évidemment l'une des clefs de la composition et de la répartition des grandes structures forestières actuelles". Surtout localisés dans les portions méridionales des principales péninsules (Ibérie, Italie, Balkans) et dans les zones de moyenne montagne, ces refuges méditerranéens ont en effet joué un rôle majeur dans les processus de reforestation qui ont débuté vers 13000 B.P., pour prendre toute leur ampleur au Postglaciaire (ex. REILLE *et al.*, 1996 ; BREWER *et al.*, 2002). Les refuges quaternaires de Méditerranée se caractérisent par une grande richesse en arbres et arbustes méso- ou thermophiles. De sorte, qu'une fois les conditions climatiques devenues vraiment favorables, l'expansion de forêts caducifoliées très diversifiées s'est déroulée rapidement, comme par exemple sur la chaîne du Pinde (nord-ouest de la Grèce) où plus d'une vingtaine de ligneux décidus différents existaient dès le début du Préboréal (WILLIS, 1996). Ce fait explique la grande diversité floristique et phytocénotique des forêts méditerranéennes par rapport à celles d'Europe tempérée (BARBERO *et al.*, 2001). En situation de refuge, les populations de végétaux méditerranéens ont pu ainsi survivre durant plusieurs cycles de glaciations, migrer et se fragmenter durant les glaciaires mais se réunir et s'hybrider pendant les interglacials.

ciaires. L'ensemble de ces phénomènes a provoqué des divergences ou des mélanges de génotypes qui ont donné naissance, selon le degré d'isolement, à de nouveaux taxons endémiques "jeunes". Parallèlement, les souches endémiques anciennes ont pu persister dans les refuges où les conditions climatiques étaient plus stables. Tous ces processus rendent compte de l'*exceptionnelle diversité spécifique et génétique de la flore méditerranéenne*.

Des essences constitutives très généralement instables du point de vue génétique

Contrairement à ce qui se passe en région européenne où la mise place des structures forestières est à peu près partout postérieure aux glaciations, et leurs constituants génétiquement peu variables, les essences forestières méditerranéennes, présentes localement dans les refuges au moins durant tout le Quaternaire, se caractérisent au contraire par une diversité et une instabilité génétique évidente. Cette diversité génétique élevée s'explique principalement par des contacts entre populations d'origine différente, mais aussi des fragmentations dans le temps et dans l'espace des aires de répartition comme l'ont montré PETIT *et al.* (2002a, b) chez les chênes caducs. Les lieux de rencontre de génotypes de diverses origines forment en effet des zones hybrides, véritables *melting-pot* de diversité. Les isolements anciens entre populations de ligneux méditerranéens ont par ailleurs conduit à une non-sélection des barrières reproductives. Ceci explique les grandes facilités qu'offrent beaucoup d'espèces forestières méditerranéennes aux processus d'hybridation (et de "pollution" génétique) quand elles entrent en contact, par voie naturelle ou anthropique (reboisements). *Le concept morphologique et typologique d'espèce est donc souvent délicat à appliquer* et on débouche alors sur des incertitudes taxinomiques difficiles à élucider. Tel est le cas, en premier chef, pour les représentants des genres *Quercus*, *Pinus*, *Cedrus* et *Abies*, dont à peu près tous les représentants sont susceptibles de présenter des phénomènes évidents d'introgression, voire de s'hybrider.



Chez les chênes, les hybrides naturels sont nombreux surtout chez les caducifoliés, et ils sont parfois abondants et dynamiques comme *Quercus streimii* (*Q. pubescens* x *Q. sessiliflora*) sur les marges de la région méditerranéenne française. Chez les chênes sclérophylles, les statuts précis de *Quercus ilex* ou encore de *Q. coccifera* ne sont pas réglés, malgré de nombreuses recherches basées sur l'analyse des marqueurs biochimiques ou génétiques (ex. MICHAUD *et al.*, 1995 ; TOUMI & LUMARET, 2001 ; LEBRETON *et al.*, 2001). Des études génétiques ont même mis en évidence des phénomènes d'hybridation ou d'introgression entre *Quercus suber* et *Q. ilex*, en Espagne et au Maroc (ELENA-ROSSELLÓ *et al.*, 1992 ; BELAHBIB *et al.*, 2001) ; ces introgressions sont fréquentes au Maroc, principalement dans le sens *Quercus suber* (mâle) vers *Q. ilex* (femelle) et dans les populations mixtes, les génotypes cytoplasmiques sont souvent communs aux deux chênes (BELAHBIB *et al.*, 2001). Cette introgression asymétrique a pu favoriser l'immigration de *Quercus suber* bien au-delà de son aire initiale de répartition, dans des régions déjà colonisées par *Q. ilex*. Chez les chênes caducifoliés étudiés en Europe, l'intensité des introgressions est particulièrement importante ; c'est le cas pour les paires *Q. robur* / *Q. pubescens* et *Q. petraea* / *Q. pubescens*. En fait, il existe souvent une haute fréquence d'échanges cytoplasmiques entre taxons apparentés et ces échanges pourraient d'ailleurs être plutôt la règle que l'exception, car ils se rencontrent même entre des individus appartenant à des sections différentes. Chez les gymnospermes, les intro-

Photo 1 :
Turquie : forêt thermo-méditerranéenne à pin brutia installée sur calcaires marneux près d'Antalya, et gérées par les services forestiers turcs : cortège floristique significatif, pâturage à peu près nul
Photo Pierre Quézel

gressions ou hybridations sont assez fréquentes au sein des genres *Juniperus* (LEBRETON *et al.*, 1998), *Pinus* (BARBERO *et al.*, 1998), *Abies* (ex. Fady, 1998) et *Cedrus* (SCALTSOYIANNES, 1999 ; FADY, comm. pers.). Le cas de *Pinus brutia* et *P. halepensis* a été évoqué par ailleurs, comme celui de *P. sylvestris* et *P. uncinata* (BARBERO *et al.*, 1998).

Une remarquable richesse en espèces forestières

Un des caractères majeurs des forêts méditerranéennes vis-à-vis des forêts européennes, réside dans *leur richesse en espèces arborescentes*, constitutives ou associées. Le bilan effectué récemment (QUÉZEL *et al.*, 1999 ; BARBERO *et al.*, 2001) aboutit à une richesse en ligneux péri-méditerranéens égale à 247 taxons, soit deux fois plus d'espèces par rapport aux estimations de LATHAM et RICKLEKS (1993) qui indiquent 124 espèces d'arbres au sein des forêts tempérées d'Europe et de Méditerranée. Cette différence doit s'expliquer en partie par la valeur accordée à certaines nano-phanérophytes, en tant qu'essences forestières ; c'est le cas en particulier pour diverses Genistées de grande taille (ex. *Cytisus* spp., *Genista* spp.), certains *Tamarix* ou *Salix*, voire les représentants des genres *Cotoneaster*, *Rhus*, *Withania*. 158 espèces et sous-espèces sont exclusives ou largement préférentielles des forêts méditerranéennes, 46 exclusives ou préférentielles des forêts européennes, et enfin 89 présentes dans ces deux types de forêts. Ainsi, *la richesse en ligneux est sensiblement deux fois plus élevée en forêts méditerranéennes que dans les forêts strictement européennes* (247 contre 135). Sans entrer dans le détail au niveau générique, quelques valeurs particulièrement significatives sont indiquées pour divers genres majeurs : *Juniperus*, *Abies*, *Pinus*, *Acer*, *Quercus* (Cf. Tab. I). Cette disparité est également percep-

tible au niveau des genres constitutifs puisque 34 sont présents uniquement en forêt méditerranéenne, contre sept en forêt européenne. Signalons en particulier pour le premier ensemble : *Cupressus*, *Tetraclinis*, *Cedrus*, *Dracaena*, *Phoenix*, *Chamaerops*, *Rhus*, *Nerium*, *Ziziphus*, *Maytenus*, *Platanus*, *Zelkova*, *Osyris*, *Arbutus*, *Liquidambar*, *Acacia*, *Ceratonia*, *Anagyris*, *Cercis*, *Styrax*, *Fontanesia*, *Olea*, *Phillyrea*, *Ficus*, *Punica*, *Vitex*, *Argania*, et *Larix*, *Picea*, *Diospyros*, *Hypophae*, *Laburnum*, *Syringa* pour le second. En fait, c'est seulement au sein des Rosacées que les forêts européennes offrent un bilan spécifique plus élevé que les méditerranéennes (avec *Pyrus*, *Malus*, *Sorbus*, *Mespilus*, *Crataegus*, *Prunus*). Les phanérophytes liées aux ripisylves offrent les mêmes particularités, les valeurs affichées étant respectivement de 22 ligneux méditerranéens (dont une quinzaine de *Tamarix*), 7 propres à la région européenne et 7 communs aux deux ensembles. 14 genres endémiques ou subendémiques existent en région circum-méditerranéenne : *Argania*, *Argyrocytus*, *Cedrus*, *Ceratonia*, *Chamaerops*, *Fontanesia*, *Gonocytisus*, *Hesperolaburnum*, *Petteria*, *Podocytisus*, *Punica*, *Securinega*, *Tetraclinis*, *Warionia*.

Au sein d'un peuplement donné, la richesse en ligneux s'avère bien corrélée à la richesse floristique totale, et ce quel que soit le type de forêt méditerranéenne considérée (QUÉZEL & MÉDAIL, 2003). Ces forêts possèdent une richesse élevée en herbacées forestières endémiques qui se recrutent surtout chez les géophytes, notamment parmi les genres *Corydalis*, *Cyclamen*, *Epipactis*, *Fritillaria*, *Galanthus*, *Narcissus* et *Paeonia*. Certaines forêts péri-méditerranéennes, en particulier les cédrailles, les sapinières et à un degré moindre les forêts décidues, abritent un nombre d'endémiques relativement important. Les processus macroécologiques, constituent donc vraisemblablement le moteur essentiel de ces différences d'endémisme entre systèmes forestiers (QUÉZEL & MÉDAIL, 2003). Pour le nombre de phanérophytes, les infiltrations des éléments eurasiens dans les forêts nord-méditerranéennes enrichissent significativement les cortèges arborés. Par contre, en Méditerranée orientale, les lignées autochtones contribuent à la forte diversité des phanérophytes. Si l'on considère les divers types de peuplements, les forêts caducifoliées

Tab. I :
Comparaison de la richesse spécifique chez divers genres de ligneux présents en région méditerranéenne, européenne ou communs aux deux régions

Ligneux	Méditerranéens	Européens	Communs
<i>Juniperus</i>	7	1	1
<i>Abies</i>	7	1	3
<i>Pinus</i>	15	3	1
<i>Acer</i>	7	5	4
<i>Quercus</i>	17	3	11
Espèces de ripisylves	23	7	7

La forêt méditerranéenne : espace naturel ? quelles situations ?

Type de bioclimat	Précipitations annuelles (P en mm)	Coefficient d'Emberger Q2 (pour m = 0°C)	Nombre de mois secs
Bioclimat per-aride	P < 100 mm	Q2 < 20	11 à 12 mois
Bioclimat aride	100 < P < 400 mm	20 < Q2 < 30	7 à 10 mois
Bioclimat semi-aride	400 < P < 600 mm	30 < Q2 < 50	5 à 7 mois
Bioclimat sub-humide	600 < P < 800 mm	50 < Q2 < 90	3 à 5 mois
Bioclimat humide	800 < P < 1200 mm	90 < Q2 < 120	1 à 3 mois
Bioclimat per-humide	P > 1200 mm	Q2 > 120	+/- 0 mois

Tab. II :

Relations entre le type de bioclimat, les valeurs de P (moyenne annuelle des précipitations), de Q2 (coefficients d'Emberger) et le nombre de mois secs.

présentent la plus grande richesse floristique totale, en particulier celles de l'étage supra-méditerranéen développées en ambiance humide ; la bonne conservation des sols et les phénophases marquées expliquent en grande partie cette haute richesse (BARBERO *et al.*, 2001).

Un climat et un bioclimat particuliers

Les caractères et les particularités du climat et du bioclimat méditerranéens sont à l'heure actuelle bien connus, et il est inutile de s'y attarder longuement (cf. en particulier DAGET, 1977 ; QUÉZEL, 1985 ; MARCHAND, 1990). Nous nous limiterons donc à rappeler *les concordances les plus souvent admises entre les bioclimats méditerranéen et européen*, les précipitations annuelles (P) et le nombre de mois secs correspondants d'une part (Cf. Tab. II), et entre les variantes thermiques et les valeurs de la moyenne des minima du mois le plus froid de l'année (m) correspondantes d'autre part (Cf. Tab. III), mais sans oublier que la différence entre les deux types de bioclimat consiste en la présence ou l'absence d'une période de sécheresse estivale.

Fig. 1 :

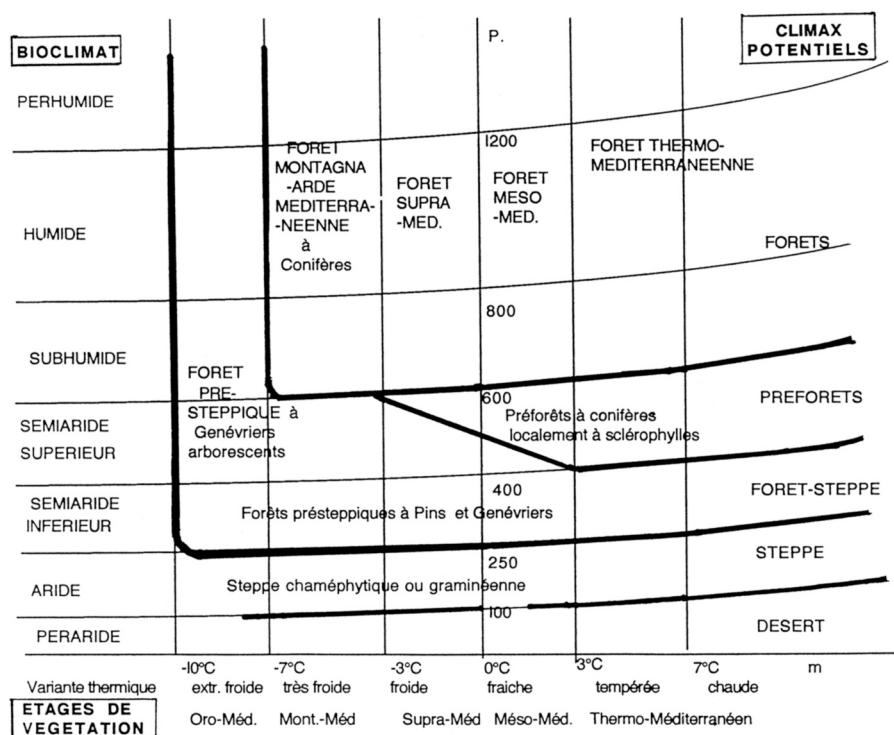
Climagramme indiquant la situation respective des grandes structures climatiques potentielles de végétation en région méditerranéenne, en fonction de la moyenne des précipitations annuelles (P) en ordonnées, et de la moyenne des minima du mois le plus froid (m) en abscisses. Ces deux séries de variables permettent de situer de façon schématique sur le climagramme, les types bioclimatiques et les étages altitudinaux de végétation.

Rappelons également que ces deux séries de critères peuvent être corrélées sur un climigramme (QUÉZEL, 1985), qui permet de schématiser les exigences écologiques et les caractères physionomiques des principaux ensembles forestiers méditerranéens en fonction des divers types de bioclimats et des étages altitudinaux de végétation (Cf. Fig.1).

Tab. III (ci-dessous) :

Relations entre les variantes thermiques et l'amplitude thermique en fonction de m (moyenne des minima du mois le plus froid de l'année).

Variante thermique	Amplitude thermique (m)
Très chaude	m > 10°C
Chaud	7 < m < 10°C
Tempérée	3 < m < 7°C
Fraîche	0 < m < 3°C
Froide	-3 < m < 0°C
Très froide	-7 < m < -3°C
Extrêmement froide	m < -7°C



Une dynamique hétérogène des structures arborées

Sur le pourtour méditerranéen, les structures forestières – ou plus exactement arborées – (Cf. Fig. 2) correspondent en fonction des critères écologiques et des actions anthropiques qu'elles subissent, à trois ensembles dynamiques de signification très différentes (BARBERO *et al.*, 1990), qui ne trouvent que partiellement leurs équivalents dans les forêts non méditerranéennes.

* **Les groupements forestiers** proprement dits constituent des structures de végétation relativement stables, malgré une action anthropique toujours présente, à couverture arborée dense, à cortège floristique significatif s'intégrant dans des unités phytosociologiques de type forestier, et à sol évolué. Dominants en région européenne, ils sont nettement plus localisés en région méditerranéenne où ils constituent, sauf dans des situations écologiques spéciales, des structures climaciques et des fins de séries de végétation. Selon le schéma dynamique classique, là où la forêt est écologiquement susceptible de se développer en l'absence d'un impact trop élevé de l'homme et de ses troupeaux, elle représente l'aboutissement d'une série progressive de végétation. (Cf. Fig. 3).

* **Les groupements pré-forestiers**
constituent en réalité deux entités distinctes.
En bioclimats perhumide, humide et subhumide, aussi bien en région méditerranéenne qu'européenne, ils sont essentiellement constitués par des structures de végétation

fortement anthropisées, à couverture plus ou moins dense, à sols encore relativement bien conservés, constituant des stades transitoires d'évolution vers les véritables forêts, ou encore les lisières de celles-ci. En revanche, dans le semi-aride voire localement l'aride, et ceci uniquement en région méditerranéenne, ils représentent des structures bloquées dans les conditions édapho-climatiques actuelles, en général de type matorral arboré, et qui constituent dès lors la végétation potentielle. Ces pré-forêts répondent de toute façon à des structures de végétation particulières, où les conifères jouent en général un rôle majeur. Enfin, en situations écologiques particulières dans les autres types de bioclimats (groupements permanents ou édapho-climax surtout), ils peuvent correspondre en région méditerranéenne aussi bien qu'européenne, à des structures de végétation spéciales, où les conifères jouent également un rôle majeur.

* **Les groupements pré-steppiques**, absents de la région européenne mais communs au sud (DJEBAILI, 1990 ; DAHMANI, 1998) et à l'est de la région méditerranéenne (ZOHARY, 1973) constituent des formations arborées lâches dont la sous-strate ne possède pratiquement plus d'espèces se rapportant aux unités ou séries forestières ou préforestières classiques. Ils sont au contraire envahis par des espèces pérennes à affinité steppique, puis par des annuelles nitrophiles rejetées par les troupeaux. Les sols sont peu évolués et souvent tronqués en surface. En bioclimat aride et parfois semi-aride supérieur, ils sont surtout développés dans les

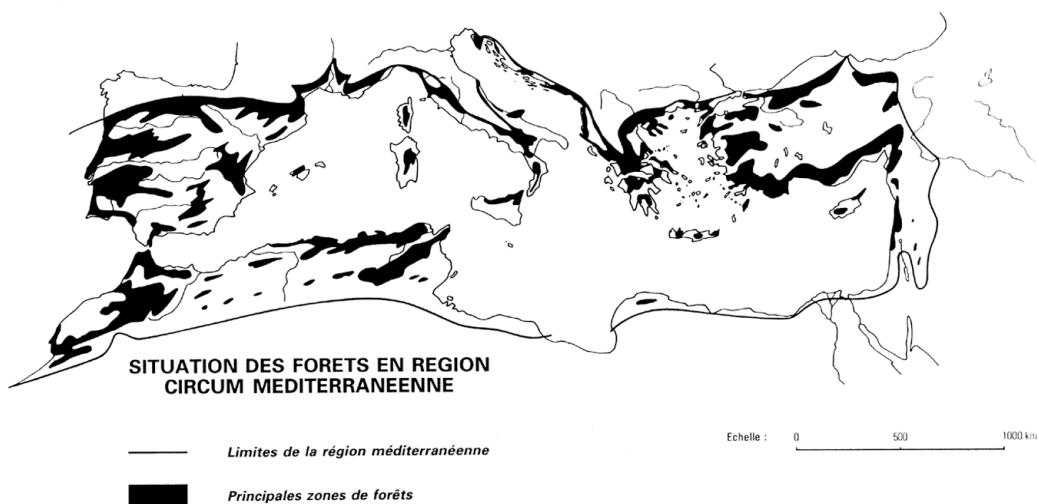


Fig. 2:

Répartition des principales zones forestières du pourtour méditerranéen.

variantes thermiques tempérées et chaudes et sont alors en contact avec des formations steppiques conditionnées par les critères hydriques (steppes à armoises ou à graminées du Maghreb ou du Proche Orient). En revanche dans les variantes thermiques froide, très froide et extrêmement froide, cette végétation – qui constitue souvent la portion la plus alticole des structures arborées – entre en contact avec les formations steppiques d'altitude à déterminisme thermique (formations à xérophytes épineux en coussinet le plus souvent).

Une diversité singulière des structures arborées

Il serait trop long de détailler l'ensemble des structures de végétation constituées par les essences forestières méditerranéennes (pour une synthèse récente se référer à QUÉZEL & MÉDAIL, 2003) et de les comparer aux européennes (cf. en particulier PETERKEN, 1993 ; OZENDA, 1994). Nous en resterons ici aux grandes lignes, en nous limitant à une approche purement physionomique, schématisée en fonction des niveaux bioclimatiques (Cf. Tab. IV) et des étages altitudinaux de végétation (Cf. Tab. V).

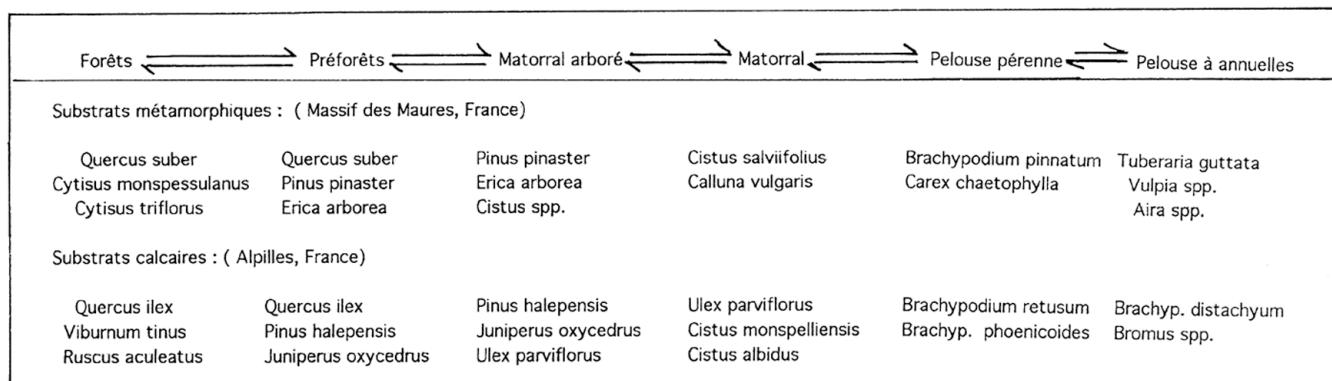
Les forêts de feuillus sempervirents

Elles répondent à deux types très inégalement répartis. Tout d'abord, les forêts laurifoliées, encore bien présentes aux Canaries et à Madère, ont actuellement presque dis-

paru du monde méditerranéen où elles ont joué un rôle important notamment au Pliocène. Il est toutefois possible de leurs rapporter encore quelques formations éparses à laurier noble (*Laurus nobilis*), voire laurier des Açores (*Laurus azorica*) au Maroc, et surtout les structures à caroubier (*Ceratonia siliqua*), ou encore à houx (*Ilex aquifolium*) ou à laurier cerise (*Prunus lusitanica*, *P. laurocerasus*). Ces formations laurifoliées sont exigeantes en eau, et ne sortent pas du bioclimat humide voire perhumide ; elles existent aussi ponctuellement en région européenne humide.

Les forêts sclérophylles, qui font pratiquement défaut en région européenne (le chêne vert et le chêne liège sont toutefois localement présents à l'étage thermo-collinéen en zone atlantique franco-ibérique), sont par contre infiniment plus répandues et hautement caractéristiques en région méditerranéenne au méso-méditerranéen, mais aussi localement au thermo- et au méditerranéen-supérieur, en bioclimats humide, subhumide et parfois semi-aride. Elles sont constituées en Méditerranée occidentale par le chêne vert (*Quercus ilex sensu lato*), le chêne liège (*Quercus suber*) uniquement sur substrats non calcaires, voire le chêne kermès (*Quercus coccifera*), et en Méditerranée orientale surtout par *Quercus coccifera* subsp. *calliprinos*, et *Quercus alnifolia* à Chypre sur roches ultra-basiques, alors que *Q. aucheri* est cantonné dans le sud-ouest anatolien et au Dodécanèse. A côté des chênes, l'oléastre (*Olea europaea* subsp. *sylvestris*), souvent associé au lentisque, peut localement jouer un certain rôle au thermo-méditerranéen, sans oublier l'arganier (*Argania spinosa*) à l'étage infra-méditerranéen du sud-ouest marocain.

Fig. 3 (ci-dessous) :
Séries dynamiques schématisques sur substrats métamorphique (massif des Maures) ou calcaire (massif des Alpilles).



Les Rencontres de la forêt méditerranéenne

Tab. IV :
Principales essences caractéristiques en forêts méditerranéennes et en forêts européennes, selon les divers niveaux bioclimatiques.

Bioclimats	Forêts méditerranéennes	Précipitations annuelles moyennes (en mm)	Forêts européennes
Perhumide	- Forêts de Chênes caducs et autres caducifoliés - Sapins méditerranéens	1200	- Forêts caducifoliées (Chênes, Hêtre, Charme) - Sapin pectiné, Epicéa, Mélèze
Humide	Cèdres, Pins noirs, Sapins méditerranéens, Chênes caducifoliés, Chênes sclérophylles	800	Forêts caducifoliées (Chênes, Hêtre, Charme, Châtaignier), Pin sylvestre
Subhumide	Forêts à Chênes sclérophylles Pin d'Alep, Pin brutia, Olivier, Caroubier.	600	Forêts caducifoliées (Chêne pubescent, Chêne sessile)
Semiaride	Pin d'Alep, Pin brutia, Cyprès, Thuya, Genévrier rouge, Pistachier de l'Atlas, Olivier	400	
Aride	Arganier, Gommier	100	

Les forêts caducifoliées

En dehors de quelques forêts azonales (forêts hygrophiles et ripisylves), les essences caducifoliées sont assez bien représentées en région méditerranéenne. Elles se localisent surtout en bioclimats perhumide, humide ou subhumide et au supra-méditerranéen, sans en être toutefois spécifiques. Plusieurs essences caractéristiques débordent largement la région méditerranéenne, mais y individualisent néanmoins des types forestiers particuliers, ce qui peut rendre leur distinction délicate :

- la forêt caducifoliée strictement méditerranéenne est à peu près exclusivement constituée par des représentants du genre *Quercus*, et en particulier : le chêne faginé (*Quercus faginea* incl. *Q. canariensis sensu lato*) en Afrique du Nord et dans la péninsule Ibérique, *Quercus afares* dans le nord-est du Maghreb, *Quercus infectoria sensu lato* mais aussi *Q. aegilops*, *Q. macrolepis*, *Q. ithaburensis* en Méditerranée orientale.

- la forêt caducifoliée "sub-méditerranéenne" (localisée surtout de l'Espagne à l'Anatolie septentrionale), est constituée par des essences à aire de répartition plus vaste mais jouant encore un rôle important dans

les zones bien arrosées, surtout au supra-méditerranéen et aussi au méso- voire au thermo-méditerranéen, mais se retrouvant largement en région européenne. Tel est le cas surtout pour *Quercus pubescens*, *Q. cerris*, *Q. frainetto*, *Q. trojana*, *Q. sessiliflora* ; il faut également citer les formations à charme-houblon (*Ostrya carpinifolia*), charme oriental (*Carpinus orientalis*) et frêne à fleur (*Fraxinus ornus*), où le hêtre (*Fagus sylvatica sensu lato*), apparaît même localement.

En bioclimat semi-aride, les structures caducifoliées à pistachier de l'Atlas (*Pistacia atlantica*) souvent associé au jujubier nain (*Ziziphus lotus*), actuellement résiduelles en Afrique du Nord, ont dû jouer un rôle beaucoup plus important avant de succomber sous l'action combinée de l'homme et de ses troupeaux. Absentes de la région européenne, elles se retrouvent par contre en région irano-touranienne.

Les forêts de conifères

Il est possible de distinguer plusieurs types de forêts de conifères, en fonction de critères thermiques et altitudinaux.

La forêt méditerranéenne : espace naturel ? quelles situations ?

Etages altitudinaux méditerranéens	Forêts méditerranéennes	Moyenne des minima du mois le plus froid (m)	Forêts européennes	Etages altitudinaux européens
Oro-méditerranéen	Genévrier thurifère, Genévrier élevé	- 7°C	Mélèze, Epicéa, Conifères d'altitude	Subalpin
Montagnard-méditerranéen	Cèdres, Sapins méditerranéens, Pin noir	- 3°C	Hêtre, Sapin pectiné, Pin sylvestre, Chênes caducs	Montagnard
Supra-méditerranéen	Chênes caducs, Chênes sclérophylles, Pin noir, Pin sylvestre	0°C	Chênes caducs, autres caducs, Pin sylvestre	Collinéen
Mésoméditerranéen	Chênes sclérophylles, Pin d'Alep, Pin brutia Cyprès, Oxycèdre etc (Ch. caducs)	+ 3°C	Chênes caducs, autres caducifoliés (Ch. sclérophylles)	Thermo-collinéen
Thermoméditerranéen	Olivier, Caroubier, Lentisque, Pin d'Alep, Pin brutia, Genévrier rouge			
Infra-méditerranéen	Arganier, Gommier			

Tab. V :

Principales essences caractéristiques en forêts méditerranéennes et en forêts européennes, en fonction des divers étages altitudinaux

La forêt thermophile à conifères

Elle est pratiquement absente de la région européenne, où toutefois quelques races de *Pinus pinaster* colonisent le littoral atlantique franco-ibérique. Elle est constituée par divers représentants du genre *Pinus* largement dominants, et diverses Cupressacées : cyprès toujours vert (*Cupressus sempervirens*), cyprès de l'Atlas (*Cupressus atlantica*), thuya de Berbérie (*Tetraclinis articulata*) et de genévriers (surtout *Juniperus turbinata*). Chez les pins, *Pinus halepensis*, le pin d'Alep, en Méditerranée occidentale et dans le sud du Proche Orient, *Pinus brutia* en Méditerranée orientale sont les essences les plus importantes ; elles constituent de vraies structures préforestières climaciques au thermo-méditerranéen semi-aride notamment au Maghreb et en Anatolie, mais aussi sur roches vertes ou sur marnes. Au mésoméditerranéen, elles représentent le plus souvent des structures paraclimaciques nécessaires à l'installation de la forêt sclérophylle ou caducifoliée. *Pinus pinaster* (le pin mari-

time) représente lui aussi souvent une essence paraclimacique pour *Quercus suber* ; *Pinus pinea* (le pin pignon) enfin colonise les substrats sablono-gréseux surtout au mésoméditerranéen subhumide. En Méditerranée orientale, *Cupressus sempervirens* est généralement associé à *Pinus brutia*, alors que *Cupressus atlantica* n'existe guère que dans le Haut Atlas occidental, au thermo-méditerranéen aride. Enfin, *Tetraclinis articulata* joue un rôle important au Maghreb où il est très généralement climacique au thermo-méditerranéen semi-aride. Les genévriers sont présents sur les sables littoraux (*Juniperus macrocarpa*) et *Juniperus turbinata* occupe, au moins potentiellement et en formations présteppiques, toute la zone aride pré-saharienne, du Maroc à la Jordanie.

La forêt à conifères montagnards

Elle est constituée autour de la Méditerranée par divers conifères strictement méditerranéens, à l'exception toutefois de *Pinus nigra* et *Pinus sylvestris*, qui appa-



Photo 2 :

Maroc : aspect actuel
le plus fréquent
de la forêt thermo-
méditerranéenne à chêne
liège de la Mamora
près de Rabat : pâturage
intensif, avec au sol,
un cortège d'espèces
annuelles de petite taille
et sans grande valeur
phyto-écologique,
ni d'ailleurs pastorale
Photo P.Q.

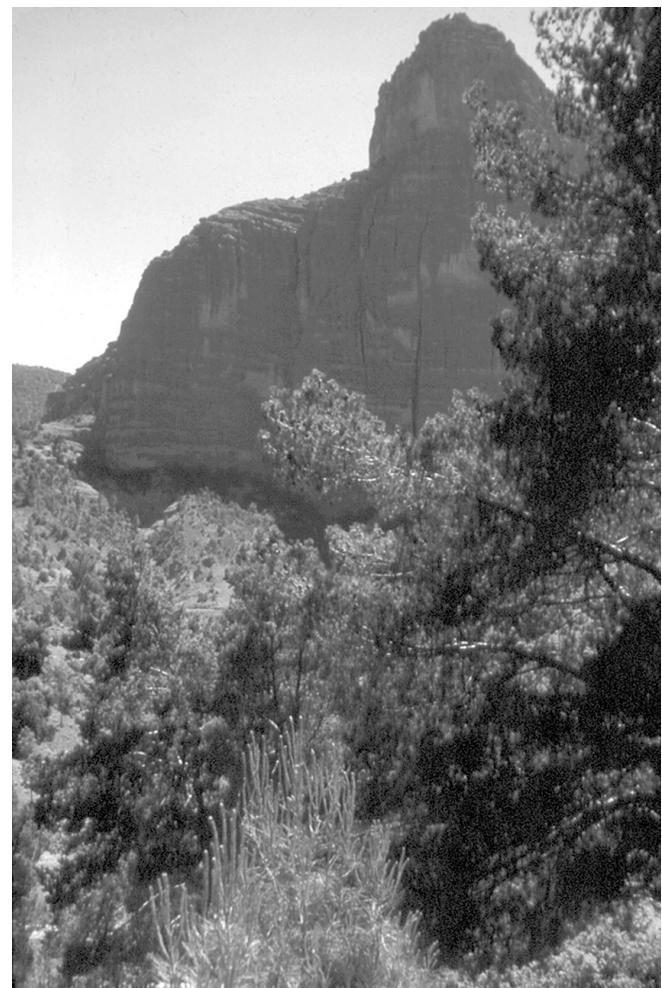
raissent très localement pour le premier et infiniment plus pour le second, en région européenne voire eurasiatique. Les cèdres, les sapins méditerranéens et le pin noir occupent une place appréciable sur le pourtour méditerranéen, surtout méridional ; ils se rencontrent essentiellement en bioclimats humide ou subhumide, le plus souvent au montagnard-méditerranéen, même si certaines espèces se rencontrent à des altitudes plus basses (QUÉZEL, 1998A).

Les essences citées ci dessous sont par contre strictement liées aux forêts méditerranéennes. Le cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica*) et le cèdre du Liban (*Cedrus libani*) offrent très précisément les mêmes exigences écologiques et constituent encore de fort belles forêts bien équilibrées et productives. D'importants peuplements d'altitude, moins arrosés et plus dégradés, sont malheureusement en voie d'extinction. Le cèdre de Chypre (*Cedrus brevifolia*) ne colonise curieusement que quelques dizaines d'hectares sur serpentines, au méso-méditerranéen. Les sapins méditerranéens offrent le plus souvent des peuplements résiduels sur

dolomie et en bioclimats humide voire perhumide (QUÉZEL, 1998b). Parmi les neuf espèces connues, certaines comme *Abies pinsapo* (le pinsapo), *A. maroccana* (le sapin du Maroc) et *A. cephalonica* (le sapin de Grèce) sont particulièrement résistantes à la sécheresse. Les diverses sous-espèces de pin noir (*Pinus nigra*) occupent, notamment en Espagne (subsp. *salzmanii*), surtout en Corse (subsp. *laricio*), dans les Balkans et en Anatolie (subsp. *pallasiana*), des surfaces importantes et constituent de fort belles forêts. *Pinus heldreichii* lui est parfois associé en Italie méridionale et dans les Balkans.

La forêt à genévrier arborescents de haute altitude

Absente de la région européenne, elle se retrouve par contre en région irano-touranienne et sur les hautes montagnes africaines. En région méditerranéenne, le genévrier thurifère (*Juniperus thurifera*) en Espagne et au Maghreb (GAUQUELIN *et al.*, 2000), et *J. excelsa* sur le Taurus et le mont Liban surtout, constituent à l'étage oro-



méditerranéen (entre 2200 et 2700 m) un liseré clairsemé de forêt pré-steppique envahi, en bioclimat semi-aride ou subhumide, par les xérophytes épineux en coussinet ; ces genévrier, dans des taxa infraspécifiques particuliers, peuvent être présents à des altitudes inférieures, notamment en Espagne, France continentale et Corse.

civilisations circum-méditerranéennes : défrichement des surfaces nécessaires au développement de l'agriculture, accroissement des besoins en combustible et en bois d'œuvre de toute nature, mais surtout des zones de parcours pour le bétail (essentiellement des ovins et des caprins) (LE HOUÉROU, 1980). Ces forts impacts, avec diverses fluctuations liées aux guerres et aux grandes épidémies, se sont poursuivis jusqu'au XVI^e siècle sur l'ensemble du pourtour méditerranéen et de façon beaucoup plus intense qu'en Europe moyenne et surtout septentrionale, où elles ont été beaucoup plus tardives. Par la suite, la stagnation relative des populations, jointe comme l'a montré dès 1938 KUNHOLTZ-LORDAT, à l'installation progressive d'un mode de gestion de l'espace, basé sur un partage rationnel entre les cultures (*ager*), les pâtures (*saltus*) et la forêt (*sylva*) a largement contribué à assurer une certaine stabilité dans les paysages fondamentaux méditerranéens. Cette stabilité a perduré jusque vers le milieu du XIX^e siècle, alors qu'en

Photo 3 (à gauche) :
Algérie : forêt
mésoméditerranéenne
à chêne vert dans
le massif des Babors
(Petite Kabylie),
avec encore en place
de beaux individus,
mais largement pâturées
actuellement
Photo P.Q.

Photo 4 (à droite) :
Maroc : belles
formations pré-forestières à pin d'Alep,
en bioclimat semi-aride,
dans la vallée
de l'Ahansal
(Haut Atlas central)
Photo P.Q.

Un impact écologique majeur des activités humaines

Progressivement mise en place à la suite du dernier épisode glaciaire, à partir d'il y a environ 10000 ans (PONS & QUÉZEL, 1985), la forêt méditerranéenne a subi dès cette date, les influences des populations humaines, *parmi lesquelles l'usage du feu n'était pas des moindres*. Mais ce n'est qu'à partir de 5000 à 6000 ans, qu'ont débuté les grandes agressions contemporaines au développement des

Europe non méditerranéenne, le “*saltus*” n'a généralement joué qu'un rôle très marginal, en raison de la prédominance du cheptel bovin, comme d'ailleurs “*l'ager*”, puisque les populations sont restées généralement faibles. La rupture de cet équilibre relatif a été consécutive à l'explosion démographique mais aussi à une augmentation massive des besoins en bois d'œuvre et de chauffage liés à l'apparition de la civilisation industrielle, phénomène qui a également intéressé la majeure partie de l'Europe. Par ailleurs, dès cette période, une distorsion évidente est apparue entre les deux rives de la Méditerranée, en raison d'une utilisation très différente de l'espace : prédominance du pastoralisme au sud et de l'agriculture au nord. Parallèlement, se manifeste une prise de conscience des méfaits de la déforestation dans les pays européens (Turquie incluse), qui devait déboucher sur les grandes opérations de reboisement lancées vers 1880. Citons en particulier, en France méridionale, celle réalisée par le R.T.M., notamment dans les Cévennes, afin de régulariser les cours des fleuves et rivières locales, Gardon et Vidourle compris ! Cette distorsion n'a cessé de s'accroître à la suite de l'exode rural lié à l'industrialisation de l'Europe, mais aussi des guerres du XX^e siècle, alors qu'au sud, l'explosion démographique s'exacerbaient, pour déboucher progressivement sur la situation actuelle.

Les forestiers, mais également les populations locales, n'ont pris conscience de la fonction majeure des forêts méditerranéennes en tant que rôle de protection et de conservation du milieu écologique et de la biodiversité - et non pas de production de bois - que depuis quelques décennies (M'HIRIT, 1999). L'exploitation traditionnelle par les populations autochtones a été, et reste encore le plus souvent, l'utilisation majeure des forêts méditerranéennes, alors qu'elle demeure très marginale dans les forêts de type européen dont la gestion à des fins de forte production est généralement assurée par des organismes nationaux ou des propriétaires fonciers. Mais ici encore, les dissemblances entre les pays du nord et du sud de la Méditerranée sont fondamentales (BARBERO *et al.*, 1990). En effet au sud, les activités de coupe et de carbonisation n'ont guère varié. Les coupes continuent à être pratiquées partout à rythme régulier et maintiennent, théoriquement au moins, les structures forestières en place. Ceci est bien sûr plus ou moins vrai pour les essences rejetant de souche (chênes, thuya), mais en

aucune façon pour l'ensemble des autres conifères, ce qui est le cas le plus général. Le rythme d'exploitation ne paraît pas s'être modifié de façon significative, car cette utilisation représente une part importante de la production totale de bois, notamment dans les pays du Maghreb (plus de 80 %), alors qu'en Europe méditerranéenne, les valeurs restent beaucoup plus faibles. En Afrique du Nord mais aussi au Proche Orient, les coupes délicateuse et les défrichements anarchiques grèvent de plus en plus le capital forestier qui régresse en superficie de 2 à 3 % par an. (QUÉZEL & BARBERO, 1990). Au nord de la Méditerranée, au contraire, l'on assiste le plus souvent à un abandon quasi-total des formations sclérophyllées et même caducifoliées, l'exploitation ne se poursuivant que localement en fonction des besoins en bois de chauffage. La situation est particulièrement nette dans les pays les plus industrialisés : France et à un moindre degré Espagne et Italie. En France, où le problème a été particulièrement étudié, cet abandon joint à la cessation quasi-complète du pâturage en forêt a déterminé un certain nombre de transformations écologiques majeures (ex. TATONI *et al.*, 1999 ; DEBUSSCHE *et al.*, 2001). Il s'agit notamment du remplacement progressif des taillis à chêne vert par des peuplements souvent francs de pied à chêne pubescent, mais aussi un enrésinement massif naturel surtout par les pins, des surfaces anciennement cultivées et maintenant laissées en friches. Ce phénomène est particulièrement net en Provence (BARBERO & QUÉZEL, 1990) et rappelle ce qui s'est produit déjà par enrésinement de substitution depuis plus d'un siècle dans beaucoup de forêts européennes, où le pin sylvestre a bien souvent remplacé les forêts caducifoliées, notamment dans le Massif Central, mais ici par coupes à blanc et surpâturage.

Depuis la haute antiquité - soit infiniment plus qu'en région européenne - la forêt méditerranéenne assure une production fourragère appréciable, utilisée essentiellement par les troupeaux d'ovins et de caprins. Cette pâture traditionnelle en forêt s'exerce souvent sous forme de transhumance. Cette activité pastorale a suscité de violentes polémiques, car, à la fin du XIX^e siècle, elle était suffisamment importante pour grever lourdement les forêts encore en place. Ce pâturage en forêt a pour conséquences d'éliminer par broutage les jeunes individus, les branches basses et les rejets, et même en

année de disette, tout le feuillage et les bran- chages coupés par les bergers pour assurer la survie du troupeau. Par ailleurs, les effets du piétinement sur le sol sont graves : tasse- ment, solifluxion, éraslement des végétaux... Devant cette situation dramatique l'interdic- tion de pâture dans les forêts domaniales, et tout spécialement par les caprins, a été décrétée par les pouvoirs locaux dans la majeure partie des pays circum-méditerranéens. En fait, à l'heure actuelle, des posi- tions beaucoup plus nuancées se sont faites jour, notamment dans les pays du revers septentrional. Schématiquement, sur le revers nord de la Méditerranée, on a assisté à un appauvrissement, puis à une quasi-dis- parition du pâturage, conséquence d'un exode rural intense. Le problème est rapide- ment devenu, sauf cas très particulier, un faux problème puisque la forêt n'est pratiquement plus pâturée, ou du moins sous-pâturée dans les régions de moyenne montagne où a subsisté une certaine activité pastorale (Corse, Italie, Espagne, etc...) (DUBOST, 1992). Ce sous-pâturage ou cette absence de pâturage, notamment dans les forêts privées, a déterminé des transforma- tions importantes du tapis végétal débou- chant sur un embroussaillement générale- ment considéré comme négatif : sur le plan écologique, il réduit la biodiversité de cer- tains groupes (végétaux supérieurs, verté- brés) en éliminant progressivement les pelouses et les matorrals ; sur le plan écono- mique, il constitue un capital végétal inuti- lisé et fournit une importante masse combus- tible en été qui facilite l'extension des incendies. Pourtant, cette maturation contribue à limiter l'érosion et assure un meilleur bilan hydrique des sols ; elle s'intègre égale- ment à une dynamique naturelle qui favorise le vieillissement des forêts méditerranéennes au sein desquelles d'autres guildes pourront s'installer (ex. coléoptères saproxy- lophages), en particulier sur les bois morts (VALLAURI *et al.*, 2002).

Sur le revers sud de la Méditerranée, un relâchement du contrôle des services fore- stiers, joint à un accroissement souvent excessif des têtes de bétail, mais également des populations en place, a conduit en quelques décennies à une régression dramatique et souvent irréversible du couvert végétal (ex. QUÉZEL & BARBERO, 1990). Ce surpâturage quasi-permanent a stoppé les régénérations, transformé beaucoup de forêts en un piqueté



d'arbres ébranchés et a profondément modifi- fié le tapis herbacé associé. Aux espèces caractéristiques du cortège sylvatique sou- vent de haute valeur pastorale, a succédé une forêt-parc dont le sous-bois est constitué par un tapis plus ou moins dense d'espèces annuelles souvent amenées par les trou- peaux. La forêt de la Mamora (Maroc) en constitue un exemple bien connu. Si le pâtu- rage s'intensifie encore, ce sont les plantes toxiques ou épineuses qui occupent la majo- rité des espaces boisés. Ces forêts-parcs sont maintenant présentes en Afrique du Nord et au Proche-Orient sous presque toutes les essences. Si leur aspect général n'est pas sans évoquer la phisonomie des dehesas ibériques (UNESCO, 1987), leur fonctionne- ment est par contre bien différent et leur productivité infiniment plus faible.

Les zones littorales mais aussi les abords des grandes villes montrent également sur le pourtour méditerranéen un autre type d'agression anthropique, qui reste générale- ment infiniment moins grave en zone euro- péenne, et dont l'importance ne cesse de s'accroître. L'afflux touristique, l'extension des banlieues et la généralisation des résidences secondaires participent en effet, à la destruc- tion ; à la fragmentation ou du moins à la modification des écosystèmes forestiers. Il est toutefois difficile de chiffrer exactement les surfaces forestières atteintes par ces phé- nomènes et, même si les législations actuelles tentent de préserver les "espaces verts naturels" péri-urbains, des surfaces importantes ont été détruites ou profondé- ment modifiées. Certaines zones particuliè- rement attractives pour les touristes ont été

Photo 5 :
Turquie : versant anatolien du Taurus central, forêt montagnarde de type pré-steppique à pin de Pallas
Photo P.Q.



Photo 6 :
Maroc : derniers vestiges
de la forêt de chêne vert
détruite par l'homme,
sur le Haut Atlas central
vers 2800 m et en limite
de l'étage oro-
méditerranéen
Photo P.Q.

totallement transformées alors qu'elles hébergeaient très souvent des structures de végétation remarquables, en zone thermo-méditerranéenne surtout.

Une dynamique changeante des essences caducifoliées vis-à-vis des sclérophylles

Classiquement depuis FLAHAULT (1897) et BRAUN-BLANQUET (1936), les forêts sclérophylles symbolisaient les forêts méditerranéennes typiques, et beaucoup d'auteurs ont voulu définir et délimiter la région méditerranéenne par leur simple présence. La structuration des communautés végétales sclérophylles et la réponse post-incendie de ces ligneux - en particulier leur capacité de reprise de souche après perturbations - ont longtemps été considérées comme des syndromes majeurs étroitement façonnés par la méditerranéité (ex. MOONEY & DUNN, 1970), mais ces phénomènes se retrouvent aussi dans d'autres forêts non-méditerranéennes (VALIENTE-BANUET *et al.*, 1998 ; LLORET *et al.*, 1999). Actuellement, ces traits d'histoire de vie sont donc plutôt considérés comme des pré-adaptations anciennes héritées de lignées tropicales tertiaires et résultant de caractéristiques anatomiques intrinsèques à l'espèce, sélectionnées par la perte récurrente de biomasse aérienne, suite notamment à de fortes pressions d'herbivorie. Les impacts anthropiques pluriséculaires ont bien sûr favorisé le développement des sclé-

rophyllles, aussi bien par la conduite des peuplements forestiers en taillis que par la pratique des feux courants pour l'écoubage (BARBERO *et al.*, 1990).

Or, dans la plupart des régions situées en bioclimats sub-humide ou humide, les forêts sclérophylles se transforment après plus d'un demi-siècle de non-usage (QUÉZEL & BARBERO, 1990). La nette diminution des pressions agro-sylvopastorales engendre l'élimination des végétaux franchement pré-forestiers et une réinstallation massive des chênes caducs et d'essences caducifoliées associées (*Acer*, *Sorbus*, *Ostrya*, *Tilia*...) dans la chênaie d'yeuse ; ceci engendre également l'individualisation de nouvelles communautés dont la composition floristique tend de plus en plus à se modeler sur celle des chênaies caducifoliées, en particulier par l'augmentation du taux des herbacées pérennes (BARBERO *et al.*, 1989). Dans ces conditions, la forêt dite climacique à chêne vert définie par BRAUN-BLANQUET (1936), ne constitue en fait qu'un stade dynamique métastable correspondant aux conditions traditionnelles d'utilisation par l'homme au cours des derniers siècles. Bien que généralement considérées comme caractéristiques de l'étage supra-méditerranéen, les forêts caducifoliées ne sauraient être exclues de la végétation potentielle aux étages thermo- et méso-méditerranéens, leur rareté ou leur quasi-absence dans les zones à pluviosité annuelle inférieure à 600-700 mm n'étant en fait que la conséquence directe de leur élimination progressive par l'homme. L'étude des successions secondaires post-culturales en Provence a d'ailleurs confirmé le rôle clé joué par le chêne blanc (TATONI & ROCHE, 1994).

Sur le plan fonctionnel, dès que les sols sont relativement épais, les phénomènes de compétition tournent en général à l'avantage des caducs. Ainsi, dans une même situation écologique, une reprise de croissance végétative meilleure et plus rapide se manifeste chez un caduc (*Fraxinus ornus*) par rapport à deux sclérophylles (*Quercus ilex* et *Phillyrea angustifolia*), même si ces derniers ont une période potentielle de croissance plus longue (GIOVANNINI *et al.*, 1992). Ce résultat corrobore celui d'autres études portant sur les vitesses de croissance, supérieures en situation de peuplements mixtes chez les caducifoliés par rapport aux sclérophylles : cas de *Quercus pubescens* vs. *Q. ilex* en Provence (BARBERO & MIGLIORETTI, 1987) et de *Q.*

pubescens vs. *Q. suber* en Sicile (DI PASQUALE & GARFÌ, 1998). Dans des taillis de chêne vert, le chêne pubescent présente un taux de germination plus élevé que le chêne vert (BRAN *et al.*, 1990), principalement en raison de l'auto-toxicité induite par les chênes vert adultes (LI & ROMANE, 1997). Cette auto-toxicité peut expliquer en partie la faible régénération sexuée de cette espèce dans les yeuseraines alors que *Quercus pubescens* se montre bien moins sensible. Si l'on examine les conséquences de l'augmentation du CO₂ sur la productivité, les résultats sont, là aussi, contrastés. Chez *Quercus ilex*, l'accroissement de la production de biomasse des troncs s'accompagne d'une diminution de la surface foliaire (HÄTTENSCHWILER *et al.*, 1997) ; la baisse de l'indice foliaire du chêne vert (-5 % en un siècle) a aussi été simulée par HOFF et RAMBAL (2000) qui soulignent les possibilités d'adaptation de l'espèce face aux changements environnementaux mais excluent " l'embranchement vers une nouvelle dynamique " pour la yeuseraine. Par contre, la productivité, mesurée à partir de l'épaisseur des cernes, de 16 populations provençales de *Quercus pubescens* a connu une augmentation de 100 % en un siècle (de 1880 à 1980) (RATHGEBER *et al.*, 1999).

Des critères paysagers en évolution potentielle

Si les caractéristiques biogéographiques et écologiques des forêts méditerranéennes répondent bien à des critères précis, la structure et la phisyonomie de ces forêts peuvent par contre parfois poser problème. L'extrême variété des conditions écologiques qui les régissent, mais surtout la maturation de ces systèmes, entraînent en effet une convergence physionomique évidente avec les forêts non soumises à un climat méditerranéen mais constituées par les mêmes essences dominantes. En région nord-méditerranéenne, la progression souvent spectaculaire des essences caducifoliées, laurifoliées et de certains conifères mésophiles (*Abies*, *Taxus*) dans des secteurs jusqu'alors dominés par les ligneux sclérophylles (BARBERO, 1990 ; BARBERO & QUÉZEL, 1994) s'accompagne d'une évolution des cortèges floristiques et faunistiques vers des ensembles biogéogra-



phiques dominés par les espèces médi-euro-péennes ou eurasiatiques (BLONDEL & FARRÉ, 1988).

De plus, contrairement à des idées très répandues, *les forêts méditerranéennes peuvent, au moins dans certains cas, correspondre à des formations denses, de belle venue et à bonne productivité ligneuse*. Tel est le cas en particulier des forêts à conifères du montagnard-méditerranéen (cèdres, pins noirs, sapins), du moins lorsqu'elles n'ont pas été trop perturbées par l'homme. De telles structures ne trouvent pas d'équivalent en région européenne, du moins en dehors de reboisements. Chez les caducifoliés, il peut en être de même pour certaines espèces bien que le plus souvent les taillis de recépage dominent ; toutefois, en l'absence de perturbations trop intenses, *certaines chênaies de type supra-méditerranéen (Quercus pubescens, Q. pyrenaica, Q. cerris, Q. frainetto, Q. sessiliflora), ou hêtraies, n'ont rien à envier aux forêts européennes*. Tel est le cas en particulier en France, des forêts de Valbonne ou de la Sainte-Baume, voire dans l'Apennin ou en Sicile. Dans ce cas, on se trouve dans des structures forestières constituées par des essences présentes à la fois en région méditerranéenne et en région européenne, et il n'est pas aisément de préciser " *a priori* " le caractère méditerranéen de telle ou telle des formations qu'elles sont susceptibles d'individualiser. Il est en effet évident qu'un forestier ou un botaniste d'Europe du Nord parachuté en forêt de la Sainte-Baume par exemple, a du mal à se croire en région méditerranéenne. Toutefois si l'on raisonne non plus au niveau strictement stationnel, mais

Photo 7 :
Liban : forêt de Barouk,
cédraie montagnarde
méditerranéenne
en bioclimat humide,
en bon état
de conservation
et à riche cortège
d'espèces herbacées
caractéristiques
Photo P.Q.



Photo 8 :
Liban : versant méditerranéen de la haute chaîne centrale, sensiblement à la même altitude ; disparition totale des structures forestières à la suite de coupes anciennes, et mise en valeur quasi-généralisée sur banques.
Photo P.Q.

dans un contexte dynamique, il n'est pas douteux que la différence puisse être établie puisque les ensembles forestiers considérés s'inscrivent dans des séries de végétation bien distinctes. A la Sainte-Baume, la dégradation de la forêt conduit à des formations de plus en plus clairsemées de pin sylvestre dans une de ses variétés méditerranéennes, puis à des fruticées à genêt cendré et lavande qui confirment le caractère méditerranéen du milieu, alors qu'il n'en est pas de même en région médio-européenne où les stades de dégradation des forêts à chêne pubescent se rapportent à des ensembles non méditerranéens.

Divers caducifoliés strictement méditerranéens arrivent eux aussi à constituer des systèmes forestiers équilibrés et de bonne venue ; c'est le cas au Maghreb en particulier pour diverses structures à *Quercus canariensis*, *Q. faginea* ou *Q. afra* (QUÉZEL 1956), voire en Syrie ou au Liban pour celles à *Quercus infectoria* (CHALABI, 1980 ; ABI-SALEH, 1978). Dans ces conditions, un simple inventaire du cortège floristique permet, pour ces dernières, de confirmer leur caractère méditerranéen, puisqu'elles s'intègrent dans un système syntaxinomique particulier (QUÉZEL & BARBERO, 1990), incluant soit précisément les forêts à conifères montagnards-méditerranéens en altitude, soit les structures à sclérophylles aux étages inférieurs.

En fait, les critères écologiques régissant l'ensemble de ces formations, sont proches voire identiques, du moins au niveau d'étages altitudinaux correspondants. En effet, lorsque ces forêts sont installées sur des sols évolués à bonne capacité de réten-

tion, le stress hydrique estival arrive à s'atténuer considérablement et même à disparaître, et l'on se trouve alors dans des conditions écologiques qui ne sont plus strictement méditerranéennes² et qui correspondent, à un niveau bioclimatique de type per-humide (Cf. Tab. IV) où la méditerranéité est liée à la présence climatique ou au moins écophysiologique d'un déficit hydrique estival qui n'est pas toujours évident à apprécier. Par contre, en région méditerranéenne, pour des structures forestières ou simplement arborées se situant en bioclimats humide, sub-humide et à plus forte raison semi-aride, et aux étages thermo- et méso-méditerranéens, le problème ne se pose pas. En effet, les structures sclérophylles (chêne vert, chêne liège, olivier, lentisque, caroubier, voire arganier), ou les formations à conifères thermophiles (pin d'Alep, pin bruita, cyprès, thuya de Berbérie etc.), s'inscrivent dans des lignées biogéographiques (espèces constitutives et cortège floristique associé) et des dynamiques spécifiquement méditerranéennes.

Au sein des forêts méditerranéennes, certaines peu perturbées par l'homme connaissent des changements phytoécologiques profonds, marqués par des modifications de richesse et de composition floristiques accompagnées d'une évolution vers des communautés dominées par les espèces caractéristiques des forêts anciennes (HERMY *et al.*, 1999). La guilde des végétaux des vieilles forêts forme un groupe fonctionnel remarquable, doté d'un ensemble de traits d'histoire de vie particuliers, bien mis en évidence par HERMY *et al.* (1999) en Europe tempérée ; ce sont en général des végétaux sciaphiles ou semi-sciaphiles, présents sur des sols moyennement riches en azote et en humidité, dont le pH est voisin de la neutralité ; les espèces herbacées (géophytes ou hémicryptophytes) à grandes feuilles, les malacophylles, prédominent. Par rapport aux forêts plus jeunes, les espèces à stratégie de tolérance au stress sont plus fréquentes, et ces végétaux montrent de faibles capacités pour coloniser de nouveaux territoires, en raison d'une production réduite de graines et de problèmes de recrutement (faible pouvoir compétitif). Les conséquences écologiques à moyen terme induites par l'abandon des activités de pâturages et de coupes de bois ont été étudiées dans des boisements de chêne blanc du Languedoc (DEBUSSCHE *et al.*, 2001) ; la hau-

2 - Au sens de Braun-Blanquet (N.D.L.R.).

teur des arbres dominants et le recouvrement des ligneux ont significativement augmenté, mais la richesse spécifique totale a diminué, en raison surtout de la quasi disparition des herbacées ; une forte augmentation des végétaux à fruits charnus dispersés par les animaux a été aussi mise en évidence. Toutefois, l'évolution vers les structures caractéristiques de vieilles forêts va pourtant se heurter à plusieurs écueils ; en premier lieu, la forte récurrence des perturbations de type incendies, la grande rareté des forêts méditerranéennes anciennes pouvant jouer le rôle de source de diaspores et l'absence de sols évolués aux capacités de rétention en eau suffisantes pour compenser le stress hydrique estival, mais aussi les distances réduites de dissémination de ces végétaux typiquement forestiers et plus localement la fragmentation du paysage.

Conclusion

Il est évident qu'au nord de la Méditerranée, les phénomènes de désertification et les processus de remontée biologique qui les accompagnent souvent, engendrent actuellement une puissante dynamique forestière. En effet, il y a seulement quelques décennies, en France comme en Italie ou en Espagne, les forêts caducifoliées étaient très généralement rapportées à un étage supra-méditerranéen, dont les affinités floristiques avec l'étage collinéen européen étaient évidentes, les différences restant liées à l'existence d'une période de stress hydrique estival dans les premières, justifiant la persistance chez les secondes d'un cortège au moins partiellement méditerranéen. En fait, l'installation progressive d'essences caducifoliées à l'étage méso-méditerranéen est devenu quasiment une règle générale, notamment en Provence ou en Italie du sud. Ces caducs s'associant aux sclérophylles, ou même les remplaçant, déterminent des structures de végétation nouvelles (séries méso-méditerranéenne du chêne pubescent ou du chêne chevelu par exemple), dont la physionomie générale ressemble au type européen, mais dont la composition floristique reste bien évidemment méditerranéenne : chênaies pubescentes provençales à viorne-tin, fragon et salsepareille par exemple (BARBERO & QUÉZEL, 1994). Ce

phénomène peut d'ailleurs franchir encore un niveau supplémentaire, comme le montre l'apparition et la progression de plus en plus fréquentes d'espèces liées aux forêts laurifoliées (processus de "lauriphyllisation"). Ces modifications de structure et de composition floristique traduisent l'existence de conditions écologiques généralement considérées comme caractéristiques des forêts anciennes et peu perturbées (HERMY *et al.*, 1999), et pour lesquelles il est encore difficile d'établir la part du rôle respectif que peuvent jouer les phénomènes de déprise et de régression voire de disparition des activités humaines, ou ceux liés aux réchauffements climatiques déjà perceptibles (ex. HOFF & RAMBAL, 2000 ; CHEDDADI *et al.*, 2001).

La maturation des pré-forêts ou des forêts sclérophylles va engendrer de nouveaux assemblages biotiques plus évolués sur le plan trophique, avec une biodiversité différente qui sera fonction des groupes taxonomiques et fonctionnels considérés. On a trop tendance à restreindre la biodiversité en se référant aux ensembles d'espèces les mieux connus (vertébrés, plantes supérieures), mais une évolution vers des structures forestières plus âgées va déterminer de nouvelles conditions de milieux et des possibilités d'implantation pour une riche faune d'invertébrés saproxyles, de champignons, de lichens ou de bryophytes nécessitant des conditions de forte humidité et d'éclairement réduit. *A côté de la nécessité de maintenir les milieux ouverts, si souvent proclamée, se dessine aussi l'obligation de favoriser la maturation d'un panel représentatif d'ensembles forestiers de vaste étendue, et surtout de recenser et d'analyser la dynamique des vieilles forêts peu perturbées.* Il convient aussi de mettre en place rapidement un réseau fonctionnel visant à la conservation de ces vieilles forêts méditerranéennes qui demeurent très peu intégrées aux aires protégées péri-méditerranéennes (REGATO, 2001 ; VALLAURI & PONCET, 2002). Enfin, des études fonctionnelles comparées s'imposent entre les forêts caducifoliées méditerranéennes et tempérées, car ces deux ensembles sont physionomiquement semblables mais soumis à une histoire et des contraintes bioclimatiques très différentes.

P.Q., F.M.

Pierre QUEZEL
et Frédéric MEDAIL
Institut
Méditerranéen
d'Ecologie et de
Paléoécologie
(C.N.R.S., U.M.R.
6116), Université
d'Aix-Marseille III,
Europôle méditerranéen de l'Arbois,
Av. Louis Philibert,
13290 Aix-Les Milles

Références

- Abi-Saleh B. 1978. Etude phytosociologique, phytodynamique et écologique des peuplements sylvatiques du Liban. Signification bioclimatique et essai de cartographie dynamique. Thèse Doct. Etat, Univ. Aix-Marseille III : 186 p. + annexes.
- Barbero M. 1990. Méditerranée : bioclimatologie, sclérophyllie, sylvigenèse. *Ecol. Medit.*, 16 : 1-12.
- Barbero M. & Quézel P. 1990. La déprise rurale et ses effets sur les superficies forestières dans la région Provence-Alpes-Côte d'Azur. *Bull. Soc. linn. Provence*, 41 : 77-88.
- Barbero M. & Quézel P. 1994. Place, rôle et valeur historique des éléments laurifoliés dans les végétations préforestières et forestières ouest-méditerranéenne. *Ann. Botanica*, 52 : 81-133.
- Barbero M., Bonin G., Loisel R. & Quézel P. 1989. Sclerophyllous *Quercus* forests of the mediterranean area : ecological and ethological significance. *Bielefelder Ökol. Beitr.*, 4 : 1-23.
- Barbero M., Bonin G., Loisel R. & Quézel P. 1990. Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of the Mediterranean basin. *Vegetatio*, 87 : 151-173.
- Barbero M., Loisel R., Médail F. & Quézel P. 2001. Signification biogéographique et biodiversité des forêts du bassin méditerranéen. *Bocconea*, 13 : 11-25.
- Barbero M., Loisel R., Quézel P., Richardson D.M. & Romane F. 1998. Pines of the Mediterranean Basin. In : Richardson D.M. (ed.), *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 153-170.
- Barbero M. & Miglioretti F. 1987. Etude comparative de la densité et de l'architecture des peuplements de taillis de chêne pubescent en situation pure et mixte. *Bull. Ecol.* 18 : 107-115.
- Belahbib N., Pemonge M.H., Ouassou A., Sbay H., Kremer A. & Petit R.J. 2001. Frequent cytoplasmic exchanges between oak species that are not closely related : *Quercus suber* and *Q. ilex* in Morocco. *Mol. Ecol.*, 10 : 2003-2012.
- Blondel J. & Farré H. 1988. The convergent trajectories of bird communities in European forests. *Oecologia*, 75 : 83-93.
- Bran, D., Lobreaux, O., Maistre, M., Perret, P., Romane, F., 1990. Germination of *Quercus ilex* and *Q. pubescens* in a *Q. ilex* coppice ; long-term consequence. *Vegetatio*, 87 : 45-50.
- Braun-Blanquet J. 1936. La forêt d'yeuse languedocienne (*Quercion ilicis*), monographie phytosociologique. *Mém. Soc. Et. Sci. nat. Nîmes*, 5 : 1-147.
- Brewer S., Cheddadi R., Beaulieu de J.L., Reille M. & data contributors 2002. The spread of deciduous *Quercus* throughout Europe since the last glacial period. *Forest Ecol. Manag.*, 156 : 27-48.
- Chalabi N. 1980. Aperçu phytosociologique, phytocéologique et dendrométrique des forêts de *Quercus cerris* en Syrie. Thèse Doct. Etat, Univ. Aix-Marseille III.
- Cheddadi R., Guiot J. & Jolly D. 2001. The Mediterranean vegetation: what if the atmospheric CO₂ increased? *Landscape Ecol.*, 16 : 667-675.
- Daget, P. 1977. Le bioclimat méditerranéen : caractères généraux, modes de caractérisation. *Vegetatio*, 34 : 1-20.
- Dahmani-Megrerouche M. 1998. Les chênaies vertes en Algérie. Approche syntaxonomique, bioclimatique et syndynamique. Thèse Doct. Sci., Univ. Aix-Marseille III : 350 p.
- Debussche M., Debussche G. & Lepart J., 2001. Changes in the vegetation of *Quercus pubescens* woodland after cessation of coppicing and grazing. *J. Veg. Sci.*, 12 : 81-92.
- Di Pasquale G. & Garfi G. 1998. Analyse comparée de l'évolution de la régénération de *Quercus suber* et *Quercus pubescens* après élimination du pâturage en forêt de Pisano (Sicile sud-orientale). *Ecol. Medit.*, 24 : 15-25.
- Djebaili S. 1990. Syntaxonomie des groupements préforestiers et steppiques de l'Algérie aride. *Ecol. Medit.*, 16 : 231-244.
- Dubost M. 1992. Les pratiques agricoles et la transformation des terres dans les montagnes et les régions en pente de la Méditerranée. In : "Montagnes et forêts méditerranéennes. Agriculture et transformation des terres dans le bassin méditerranéen". Icalpe, Le Bourget-du-Lac : 17-28.
- Elena-Rossello J.A., Lumaret R., Cabrera E. & Michaud H. 1992. Evidence for hybridization between sympatric holm-oak and cork-oak in Spain based on diagnostic enzyme markers. *Vegetatio*, 99/100 : 115-118.
- Fady B. 1998. Adaptation et diversité génétique des sapins méditerranéens. *Forêt médit.*, 19 : 117-123.
- Flahault C. 1897 (publié en 1937). La distribution géographique des végétaux dans la région méditerranéenne française. Lechevalier, Paris : 180 p.
- Gauquelin T., Asmodé J.F. & Largier G. (eds.) 2000. Le genévrier thurifère (*Juniperus thurifera* L.) dans le bassin occidental de la Méditerranée : systématique, écologie, dynamique et gestion. Les Dossiers Forestiers n° 6. Office National des Forêts, Paris : 291 p.
- Giovannini G., Perulli D., Piussi P. & Salbitano F. 1992. Ecology of vegetative regeneration after coppicing in macchia stands in central Italy. *Vegetatio*, 99/100 : 331-343.
- Hättenschwiler S., Miglietta F., Raschi A. & Körner, C., 1997. Morphological adjustments to elevated CO₂ in mature *Quercus ilex* trees growing around natural CO₂ springs. *Acta Oecol.*, 18 : 361-365.
- Hermy M., Honnay O., Firbank L., Grashof-Bokdam C. & Lawesson J.E. 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biol. Conserv.*, 91 : 9-22.
- Herrera C.M. 1992. Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *Am. Nat.*, 140 : 421-446.
- Hewitt G.M. 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. *Biol. J. Linn. Soc.*, 68 : 87-112.
- Hewitt G.M. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405 : 907-913.
- Hoff C. & Rambal S. 2000. Les écosystèmes forestiers méditerranéens face aux changements climatiques. In : Impacts potentiels du changement

- climatique en France au XXI^e siècle. Mission Interministérielle de l'Effet de Serre & Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, Paris : 88-98.
- Kunholtz-Lordat G., 1938. La terre incendiée, essai d'agronomie comparée. Maison Carrée, Nîmes : 361 p.
- Latham R.E. & Ricklefs R.E. 1993. Continental comparisons of temperate-zone tree species diversity. In : Species diversity in ecological communities : historical and geographical perspectives. Rickleffs R.E. & Schlüter D. (eds.), Chicago Univ. Press, 294-314.
- Le Houérou H.N. 1980. L'impact de l'homme et de ses animaux sur la forêt méditerranéenne. Forêt médit., 2 : 31-44 ; 155-175.
- Lebreton P., Barbero M. & Quézel P. 2001. Contribution morphométrique et biochimique à la structuration et à la systématique du complexe spécifique chêne vert *Quercus ilex* L. Acta Bot. Gallica, 148 : 289-317.
- Lebreton P., Perez de Paz P. & Barbero M. 1998. Etude systématique du sous-genre *Oxycedrus* du genre *Juniperus*. Ecol. Medit., 24 : 53-62.
- Li J. & Romane F. 1997. Effects of germination inhibition on the dynamics of *Quercus ilex* stands. J. Veg. Sci. 8 : 287-294.
- Lloret F., Verdú M., Flores-Hernández N. & Valiente-Banuet A. 1999. Fire and resprouting in mediterranean ecosystems : insights from an external biogeographical region, the mexical shrubland. Am. J. Bot., 86 : 1655-1661.
- Marchand H. 1990. Les forêts méditerranéennes. Les fascicules du Plan Bleu, 2, P.N.U.E. Economica, Paris, 108 p.
- M'Hirit O. 1999. La forêt méditerranéenne : espace écologique, richesse économique et bien social. Unasylva, 197 : 3-15.
- Michaud H., Toumi L., Lumaret R., Li T.X., Romane F. & Di Giusto F. 1995. Effects of geographical discontinuity on genetic variation in *Quercus ilex* L. (holm oak). Evidence from enzyme polymorphism. Heredity, 74 : 590-606.
- Mooney H.A. & Dunn E.L. 1970. Convergent evolution of mediterranean-climate evergreen sclerophyll shrubs. Evolution, 24 : 292-303.
- Ozenda P. 1994. La végétation du continent européen. Delachaux et Niestlé, Paris : 271 p.
- Peterken G. 1993. Woodland conservation and management. Chapman & Hall, London : 374 p.
- Petit R.J., Csaikl U.M., Bordacs S. et 26 autres contributeurs 2002a. Chloroplast DNA variation in European white oaks. Phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations. Forest Ecol. Manag., 156 : 5-26.
- Petit, R.J., Latouche-Hallé C., Pemonge M.H. & Kremer, A., 2002b. Chloroplast DNA variation of oaks in France and the influence of forest fragmentation on genetic diversity. Forest Ecol. Manag., 156 : 115-129.
- Pons A. & Quézel P. 1985. The history of the flora and vegetation and past and present human disturbance in the mediterranean region. In : Gomez-Campo C. (ed.), Plant conservation in the Mediterranean area. Geobotany 7, Dr. W. Junk Publishers, 25-43.
- Pons A. 1984. Les changements de la végétation de la région méditerranéenne durant le Pliocène et le Quaternaire en relation avec l'histoire du climat et de l'action de l'homme. Webbia, 38 : 427-434
- Quézel P. 1956. Contribution à l'étude des chênes à feuillage caduc d'Algérie. Mém. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord, 1 : 1-57.
- Quézel, P., 1985. Definition of the Mediterranean region and the origin of its flora. In : Gomez-Campo, C., (ed.). Plant conservation in the Mediterranean area, Geobotany 7, Dr. W. Junk Publishers : 9-24.
- Quézel P. 1998a. Cèdres et cédraies du pourtour méditerranéen : signification bioclimatique et phytogéographique. Forêt médit., 19 : 243-260.
- Quézel P. 1998b. Diversité et répartition des sapins sur le pourtour méditerranéen. Forêt médit., 19 : 93-104.
- Quézel P & Barbero M. 1990. Les forêts méditerranéennes. Problèmes posés par leur signification historique, écologique et leur conservation. Acta Bot. Malacitana, 15 : 145-178.
- Quézel P. & Médail F. 2003. Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen. Elsevier, Paris. sous presse.
- Quézel P., Médail F., Loisel R. & Barbero M. 1999. Biodiversité et conservation des essences forestières du bassin méditerranéen. Unasylva, 197 : 21-28.
- Rathgeber C., Guiot J., Roche P., Tessier L. 1999. Augmentation de productivité du chêne pubescent en région méditerranéenne française. Ann. For. Sci., 56 : 211-219.
- Regato P. 2001. Les forêts de Méditerranée, une nouvelle stratégie de conservation. WWF, Rome : 24 p. + 1 carte h.-t.
- Reille M., Andrieu V. & Beaulieu de J.L. 1996. Les grands traits de l'histoire de la végétation des montagnes méditerranéennes occidentales. Ecologie, 27 : 153-169.
- Scaltsoyiannes A. 1999. Allozyme differentiation and phylogeny of cedar species. Silvae Genet., 48 : 61-68.
- Scaltsoyiannes A., Tsaktsira M. & Drouzas A.D. 1999. Allozyme differentiation in the Mediterranean firs (*Abies*, *Pinaceae*). A first comparative study with phylogenetic implications. Pl. Syst. Evol., 216 : 289-307.
- Tatoni T. & Roche P. 1994. Comparison of old-field and forest revegetation dynamics in Provence. J. Veg. Sci., 5 : 295-302.
- Tatoni T., Barbero M. & Gachet-Boudemaghe S. 1999. Dynamique des boisements naturels en Provence. Ingénieries-EAT, Boisements naturels des espaces agricoles s.n., 49-57.
- Thinon M. 1988. La forêt, le feu et l'homme en Provence, six mille ans d'histoire. Bull. A.R.P.O.N., 30 : 5-17.
- Toumi L. & Lumaret R. 1998. Allozyme variation in Cork Oak (*Quercus suber* L.) : the role of phylogeography and genetic introgression by other Mediterranean oak species and human activities. Theor. Appl. Genet., 97 : 647-656.
- UNESCO 1987. Seminario sobre dehesas y sistemas agrosilvopastoral espagnol. UNESCO, Paris : 125 p.
- Valiente-Banuet A., Flores-Hernández N., Verdú M. & Dávila P. 1998. The chaparral vegetation in Mexico under nonmediterranean climate : the

- convergence and Madrean-Tethyan hypotheses reconsidered. Am. J. Bot., 85 : 1398-1408.
- Vallauri D. & Poncet L. 2002. La protection des forêts en France. Indicateurs 2002. Rapport WWF-France, Paris : 100 p. + annexes.
- Vallauri D., André J. & Blondel J. 2002. Le bois mort, un attribut vital de la biodiversité de la forêt naturelle, une lacune des forêts gérées. Rapport WWF-France, Paris : 31 p.
- Willis K.J. 1996. Where did all the flowers go? The fate of temperate European flora during glacial periods. Endeavour, 20 : 110-114.
- Zohary, M. 1973. Geobotanical foundations of the Middle East. Gustav Fisher, Stuttgart.

**NB : Les auteurs remercient
M. Guy Benoit de Coignac
pour ses conseils et le soin
qu'il a apporté à revoir le manuscrit.**

Résumé

Les forêts méditerranéennes présentent divers caractères spécifiques les différenciant des autres ensembles forestiers de la planète. Sur le plan phisyonomique, les ligneux à feuilles persistantes et les conifères jouent un rôle majeur. Ces forêts se caractérisent aussi par leur richesse et leur diversité floristiques, qui sont évidentes aussi bien au niveau des espèces constitutives que du cortège associé. Ces particularités sont la conséquence de l'histoire même de la région méditerranéenne, et de la mise en place de sa flore, mais aussi des fréquentes instabilités morpho-génétiques, souvent liées à des phénomènes de disjonction d'aire et à des hybridations ou introgressions survenues lors des recolonisations post-glaciaires. L'importance des zones refuges, surtout situées dans les régions de moyenne montagne et dans les péninsules, explique aussi la diversité des phytocénoses forestières et l'originalité génétique de leurs composantes.

Du point de vue écologique, deux séries de facteurs sont déterminants. Tout d'abord les critères bioclimatiques sont en partie responsables du développement de types fonctionnels particuliers partout où existe un climat de type méditerranéen, qui entraîne chez les végétaux des phénomènes marqués de *stress hydrique estival et d'adaptation à la sécheresse*. Le second critère majeur est *l'impact extrêmement fort des activités humaines* sur les écosystèmes forestiers péri-méditerranéen où, depuis plus de 10 millénaires, se sont développées et succédées de multiples civilisations basées tout d'abord sur la cueillette et la chasse, puis sur le pastoralisme, et enfin sur une utilisation intensive de l'espace par défrichement progressif à des fins essentiellement agricoles.

L'extrême variété des conditions écologiques, mais surtout les processus de maturation de ces systèmes forestiers, entraînent parfois une convergence phisyonomique évidente avec les forêts non soumises à un climat méditerranéen mais constituées par les mêmes essences dominantes. En Méditerranée septentrionale, la progression spectaculaire des essences caducifoliées voire laurifoliées dans des secteurs jusqu'alors dominés par les sclérophylles s'accompagne d'une évolution des cortèges floristiques et faunistiques vers des ensembles biogéographiques dominés par les espèces médio-européennes ou eurasiatiques. Dès lors, des recherches fonctionnelles comparées s'imposent entre des forêts phisyonomiquement semblables mais soumises à une histoire et à des contraintes bioclimatiques très différentes.

Summary

What does the expression "Mediterranean forests" mean?

Mediterranean forests display a number of specific features that distinguish them from other forest growth on the planet. Their physical appearance is mainly conditioned by woody evergreen plants and conifers. Such woodlands are also stamped by the wealth and diversity of the species that make them up, not only the main species but their associated plants as well. Such specific characteristics are the consequence of the very history of the Mediterranean Rim and the emergence of its flora and, also, of the frequent instability of the morpho-genetic profiles of the species that has often arisen from the clear borders between areas of distribution and from hybridising or immigration of species which occurred with post-glacial renewal. The size and significance of refuge zones, located above all in middle-altitude mountain regions and in peninsulas, also explains the diversity in the phytocenosis of forest species and the occurrence of unusual genetic make-up.

From an ecological point of view, two main factors are critical. Firstly, bioclimatic parameters are partly responsible for the development of special functions wherever Mediterranean conditions prevail : such conditions induce phenomena related to an acute lack of water in summer and a resulting adaptation by plants. The second major parameter is the tremendous impact of human activity on the woodland ecosystems of the regions around the Mediterranean Rim where, for over 10,000 years, numerous civilisations have emerged and succeeded each other : initially based on hunting and gathering, they later became pastoralist until, finally, they developed the intensive use of land, progressively clearing it for mainly agricultural purposes.

The extreme variety of ecological conditions and, above all, the process through which these woodland ecosystems have matured, have led to obvious similarities in their appearance with forests comprised of the same main species but which lie outside the areas where a Mediterranean climate prevails. Around the northern Mediterranean Rim, there has been a spectacular encroachment of deciduous broadleaved species, as well as laurel-type plants, in areas previously dominated by sclerophylous species. This progression has been accompanied by an evolution in the associated plant and animal species towards biogeographic complexes dominated by meso-European or Eurasian species. At this point, comparative functional research is required to differentiate forests with similar appearances and make-up but which have experienced a different history and undergone different bioclimatic constraints.

Riassunto

Che cosa bisogna capire con " foreste mediterranee "

Le foreste mediterranee presentano diversi caratteri specifici differenziandole di altri insiemi forestali della pianeta. Sul piano fisionomico, i legnosi da foglie persistenti e i coniferi tengono una parte maggiore. Queste foreste si caratterizzano anche dalla loro ricchezza e dalla loro diversità floristiche, che sono evidenti tanto al livello delle specie costitutive quanto del corteo associato. Queste particolarità sono la conseguenza della storia propria della regione mediterranea, e della messa in posto della sua flora, ma anche delle frequenti instabilità morfo-genetiche, spesso legate a fenomeni di disgiunzione di area e a ibridazioni o introgessioni accadute durante ricolonizzazioni post-glaciali. L'importanza delle zone rifugi, soprattutto situate nelle regioni di media montagna e nelle penisole, spiega anche la diversità delle fitocenosi forestali e l'originalità genetica dei loro componenti.

Dal punto di vista ecologico, due serie di fattori sono determinanti. Innanzitutto i criteri bioclimatici sono in parte responsabili dello sviluppo di tipi funzionali particolari ovunque esiste un clima di tipo mediterraneo, che provoca dai vegetali fenomeni segnati di stress idrico estivo e di adattamento alla siccità. Il secondo criterio maggiore è l'impatto estremamente forte delle attività umane sugli ecosistemi forestali peri-mediterranei dove, da più di 10 milenari, si sono sviluppate e successe molteplici civiltà basate innanzitutto sulla coglitura e la caccia, poi sul pastoralismo e finalmente su un'utilizzazione intensiva dello spazio da dissodamento progressivo per scopo essenzialmente agricolo. L'estrema varietà delle condizioni ecologiche, ma soprattutto il processo di maturazione di questi sistemi forestali, determinano qualchevolta una convergenza fisionomica evidente colle foreste non sottomesse a un clima mediterraneo ma costituite dalle stesse specie dominanti. Nel Mediterraneo settentrionale, la progressione spettacolare delle essenze caducifoglie anzi laurifoglie in settori fino allora dominati dagli sclerofili si accompagna di un'evoluzione dei cortei floristici e faunistici verso insiemi biogeografici dominati dalle specie medio-europee o asiatiche. Quindi, ricerche funzionali comparate si impongono tra foreste fisionomicamente simili ma sottomesse a una storia e a costrizioni bioclimatiche molto differenti.