

# Trente ans d'apports de la recherche sur les forêts méditerranéennes

par Gilles BONIN

***Seigne tenait tant à associer les universitaires et les chercheurs aux travaux des forestiers !  
Tous n'en étaient pas ravis, mais les temps lui ont donné raison : c'est ce que nous montre  
Gilles Bonin***

## Avant-propos

Initialement, l'objectif de ce texte était de présenter les apports de la recherche des trente dernières années dans le domaine de l'écologie et des sciences de la Nature, pour les gestionnaires et sylviculteurs de la forêt méditerranéenne. Mais pour atteindre un tel objectif, il aurait fallu enquêter auprès des professionnels de la forêt conjointement à l'étude du bilan scientifique qui est présenté ici. Cet exercice très lourd n'ayant pu être réalisé, ce document ne fait que présenter un bilan succinct, certainement incomplet, des apports de la recherche écologique dans le cadre général des forêts méditerranéennes. Il convient d'ailleurs de préciser qu'il s'agit de recherche écologique, car il existe des champs de recherche (sur le matériau bois par exemple) qui sont ignorés ici.

## Introduction

Les spécificités de la forêt méditerranéenne ont été prises en compte par les chercheurs depuis très longtemps, bien avant les trente dernières années qui ont vu se développer notre association Forêt Méditerranéenne. C'est pourquoi, on ne peut aborder la question des apports de la recherche à propos de cette forêt, sans évoquer quelques aspects du passé. Certains questionnements majeurs et certains apports déterminants sont le fait de personnalités scientifiques dont l'activité de recherche antérieure aux trente dernières années, s'est

déroulée dans un contexte scientifique différent de celui que nous vivons depuis la fin du XX<sup>e</sup> siècle avec l'apparition de concepts ou de thématiques nouvelles et avec l'appui de moyens d'investigation performants. Ceux-ci ont permis l'épanouissement de trajectoires actuelles de recherche, trajectoires qui avaient été abordées dans un passé plus ancien, mais qui n'avaient pas pu être approfondies.

De grandes thématiques ont certes vu le jour au cours de ces trente dernières années ; parmi ces apports "récents", le concept de "biodiversité", si souvent mis en avant actuellement, date du début des années 80 (appelé initialement *Biological diversity*) avant d'être officialisé lors de la conférence de Rio en 1992, entraînant dans son sillage le développement de l'écologie de la conservation ou celle de la restauration. Mais en fait la biodiversité, sans être appelée ainsi, était déjà largement abordée bien avant sans que le mot ne soit prononcé : composition floristique des forêts méditerranéennes, populations animales, répartition biogéographiques et bioclimatiques des essences forestières et de différents taxons des milieux forestiers et pré-forestiers méditerranéens sans parler de la description de la diversité des milieux et des travaux sur la diversité génétique. De même, l'écologie du paysage (FORMAN et GODRON 1986) qui s'est beaucoup développée durant la période récente, mais n'a commencé à s'intéresser aux forêts méditerranéennes qu'au cours des années 90, n'est, pour l'essentiel, qu'une nouvelle forme d'approche des démarches déjà utilisées par les écologues. Cette réflexion n'a pas pour but de minimiser les apports des trente dernières années, mais d'insister sur le fait qu'il y a un continuum dans ces apports de la recherche, qui est supporté par un vocabulaire nouveau qui génère progressivement de nouveaux concepts.

La forêt méditerranéenne est caractérisée avant tout par son environnement spécifique et tout particulièrement bioclimatique, par ses composantes floristiques, par la présence d'essences forestières remarquables, par leur histoire, leur biogéographie, leur biologie, leur écophysiologie, voire leur profil génétique. Mais elle est marquée aussi par une forte diversité (voire hétérogénéité) des conditions environnementales : climat, sols, mais aussi types de pression humaine. Ce paramètre a fortement contribué à la

richesse des écosystèmes forestiers méditerranéens en ouvrant les paysages forestiers et en contribuant ainsi à leur biodiversité. Parallèlement, cette pression humaine a mis en danger un certain nombre d'espèces et en particulier des essences forestières méditerranéennes.

Cependant deux éléments me paraissent avoir considérablement modifié le sens des approches : le paramètre humain déjà évoqué, paramètre qui a été pris en compte sous des angles différents de ceux du passé avec de nombreux développements sur lesquels nous reviendrons et le changement climatique qui met aujourd'hui en ébullition la réflexion des chercheurs sur les différents niveaux de conséquences que ce soit en éco-physiologie, dans le fonctionnement des écosystèmes, dans le domaine de la gestion forestière et des aménagements, mais aussi, avec l'aide de la génétique, dans le choix des essences de reboisements.

Dans certains domaines, les progrès techniques et méthodologiques ont contribué à donner de nouvelles dimensions aux recherches. C'est le cas en génétique avec l'essor de certaines techniques, mais aussi en écologie fonctionnelle où la prise en compte de divers paramètres chimiques est aujourd'hui possible grâce à des outils analytiques puissants. Ceci apporte une vision plus sophistiquée du mode de fonctionnement de ces systèmes.

Dans quelques domaines, les approches apparaissent inédites, avec de nouveaux angles d'approche : c'est le cas de la relation entre l'Homme et la forêt méditerranéenne. La prise de conscience de l'impact de l'Homme sur la végétation méditerranéenne est assez ancienne, mais la relation plus étroite entre activités socio-économiques et dynamique forestière a pris surtout son ampleur au cours des dernières décennies, tout comme la prise en compte des produits non marchands de cette forêt.

L'ampleur du sujet qui nous est soumis aurait mérité une analyse plus conséquente que celle qui est proposée ici.

Nous nous limiterons dans ce rapide tour d'horizon aux aspects écologiques de la recherche sous toutes ses formes, aux aspects écophysioliques, génétiques et à l'aspect sciences sociales. Tout ce qui concerne la gestion forestière, les problèmes du feu sont traités par ailleurs.

## Les acquis de la recherche avant la création de Forêt Méditerranéenne Leurs prolongements dans les périodes actuelles

L'ouvrage intitulé *Ecologie et Biogéographie des forêts du bassin méditerranéen* cosigné par P. Quézel et F. Médail (2003) propose une synthèse importante des acquis antérieurs aux trente dernières années et des apports récents. Cet ouvrage est donc au cœur même des propos que nous pouvons tenir sur l'apport de la recherche à la connaissance des forêts méditerranéennes. C'est pourquoi, je reviendrai sur quelques aspects de ce document de référence<sup>1</sup>.

La question majeure, qui nous a tous interpellés, est la définition de l'appellation "forêt méditerranéenne". Si l'association du même nom existe, c'est bien parce qu'il était nécessaire d'identifier ces forêts autant au plan écologique qu'au plan sylvicole et au plan humain. Malgré les nombreux travaux parus depuis des décennies, il aura fallu attendre les travaux de SEIGUE (1985), MARCHAND (1990), DE MONTGOLFIER (2002) et enfin QUÉZEL et MÉDAIL (2003) pour avoir des documents synthétiques permettant de mieux cerner le profil de ces forêts.

Lorsqu'on parle de forêt méditerranéenne, il convient, avant tout, de préciser le cadre géographique et le contexte bioclimatique. Bien que les positions de différents auteurs puissent diverger sur certains détails, la position générale reste assez partagée par les uns et les autres. On retiendra simplement que, depuis les années 50, plusieurs propositions des limites de l'aire méditerranéenne ont été faites, étendant plus ou moins loin celle-ci, vers l'est, au delà de la péninsule anatolienne. Les grands traits du bioclimat méditerranéen servent de base à cette caractérisation. Ils ont été précisés depuis EMBERGER (1955) et GAUSSSEN (1954) et revus depuis par d'autres auteurs (DAGET 1977-1983). Mais l'actualité du changement climatique constaté et reconnu au cours de la dernière décennie amène beaucoup d'interrogations. Les limites de l'aire méditerranéenne sont-elles actuellement en évolution ? Les dérives climatiques mises en évidence par AIME (1991) et BOUAZZA (1991) in BARBERO, QUÉZEL 1995, témoignent-elles

d'un phénomène régional de dégradation du couvert végétal ou bien des premiers signes du changement climatique global ? Il faut d'ailleurs préciser que, pour ces auteurs, au début des années 90, la pression humaine et son effet sur le climat régional était la cause principale de cette dérive.

Les différentes causes "intégrées" dans ce que l'on appelle le "changement global", devraient entraîner une modification considérable de l'aire et de la nature des forêts méditerranéennes avec disparition de certains taxons, développement et déplacement de quelques autres et peut-être invasions non maîtrisées d'espèces auxquelles nous ne pensons pas.

Un autre trait majeur de ces forêts est leur diversité floristique, la diversité des structures de végétation et leurs origines biogéographiques.

De nombreux articles existent sur le sujet. Rappelons l'article général de P. QUÉZEL (1974) complété depuis par d'autres articles cosignés avec différents chercheurs et parus au cours des trente dernières années. On constate que la définition s'est affinée au fil du temps et dépasse très largement la vision stéréotypée d'une forêt méditerranéenne constituée essentiellement par des taillis de chênesverts ou par des pinèdes plus ou moins dégradées. La revue *Forêt Méditerranéenne* a beaucoup contribué à dissiper cette image auprès du public, en dehors des cercles fermés de la science écologique. Mais les forestiers et les écologues aussi ont œuvré au cours des dernières décennies pour une vision plus large du concept de forêt méditerranéenne.

### A propos des origines des éléments forestiers méditerranéens

On retiendra surtout l'apport des palynologues et paléo-écologues qui ont su dérouler sous nos yeux, le scénario de la mise en place des structures forestières postglaciaires. Bien que ces travaux aient commencé à paraître dans les années 70, c'est surtout durant la période des années 90 que la communication des informations est la plus riche (voir la bibliographie). Les taxons sclérophyllés sont présents depuis le Miocène sur le pourtour méditerranéen, mais la chênaie sclérophylle s'est installée postérieurement à la chênaie caducifoliée. Les paléo-écologues

1 - Cf. Note de lecture dans la rubrique Kiosque p. 536

sont d'accord pour corrélérer l'extension des formations sclérophyllées à l'action de l'Homme (PONS 1984, PONS 1998 et QUÉZEL 1998). Les dynamiques actuelles du chêne vert et du chêne pubescent sur les rives septentrionales de la Méditerranée ne font que conforter cette argumentation (QUÉZEL 1989, BARBERO et QUÉZEL 1990).

L'un des aspects nouveaux de cette démarche est le scénario présenté par les généticiens et paléo-écologues (BREWER *et al.*, CHEDDADI *et al.* 2004) avec un replis sur les péninsules espagnole, italienne et balkanique, des principales essences forestières lors des périodes glaciaires et une nouvelle colonisation de l'Europe après la dernière glaciation. Ce scénario n'explique pas clairement cependant, la diversification au sein du monde méditerranéen d'un certain nombre d'essences forestières comme les pins noirs, les cèdres, les sapins méditerranéens par exemple ? C'est dire l'ampleur du chemin à parcourir encore, pour répondre à toutes nos interrogations. Les collaborations entre paléo-écologues et généticiens contribueront, sans doute, à faire avancer les choses. Ces questions qui paraissent très fondamentales et relevant de la connaissance pure peuvent cependant avoir un intérêt très appliqué pour ce qui concerne les choix futurs d'essences de reboisement et pour mieux évaluer les évolutions des paysages forestiers du prochain siècle.

### ***La question de l'étagement bioclimatique et de celui des groupements forestiers***

La question de l'étagement bioclimatique et de l'étagement des groupements forestiers dans le schéma général de l'étagement altitudinal de la végétation a été posée dès la fin des années 60. L'ouvrage de QUÉZEL et MÉDAIL donne les dernières interprétations et équivalences entre les travaux de QUÉZEL, RIVAS-MARTINEZ et OZENDA. A quelques détails d'interprétation près, on retiendra l'existence d'une proposition commune, mais on notera aussi qu'il s'agit d'une vision à un moment donné (fin du XX<sup>e</sup> siècle). La limite supérieure des forêts a été fortement abaissée au cours des siècles précédents en région méditerranéenne du fait de la transhumance estivale (THINON 1992 ; TALON *et al.* 1998). Les conditions actuelles du changement global modifient la situation. D'ailleurs, les

observations très récentes que nous avons pu faire confortent cette argumentation puisque l'on note aujourd'hui, la tendance inverse avec une progression forestière évidente en altitude, depuis trente ans, liée, sans aucun doute, à la forte diminution du pâturage en altitude (et peut-être aussi au changement climatique dont l'effet sur l'étagement de la végétation va se faire sentir si ce n'est pas déjà en cours).

Les forêts caducifoliées et plus particulièrement les chênaies représentent en région méditerranéenne le plus large éventail de diversité forestière (QUÉZEL et BONIN 1980). Ces forêts qui définissent essentiellement l'étage supraméditerranéen (et en partie mésoméditerranéen) sont en voie d'extension dans l'étage méditerranéen mais aussi dans l'étage montagnard (tels qu'ils furent définis par OZENDA 1975). On voit donc que les étages de végétation tels qu'ils ont été décrits, devront peut-être subir de nouvelles investigations et définitions. L'étagement de la végétation a été établi dans un contexte climatique et humain différent du contexte actuel. La déprise agricole importante et les actions humaines concomitantes (PECH *et al.* 1994) tout comme le changement climatique actuel ne vont-ils pas amener rapidement une redistribution de la répartition altitudinale des différents types de forêts en région méditerranéenne ?

### ***La dynamique de la végétation et la dynamique forestière***

C'est l'américain CLEMENTS (1916) qui développa la théorie des successions végétales, imaginant la suite des stades de végétation qui se succèdent en un endroit donné, dans le temps, pour aboutir à un stade en équilibre ou "climax" qui correspond bien souvent à des formations forestières (LEPART *et al.* 1983). Cette théorie voit son application concrétisée par la description des « séries » de végétation des Alpes (OZENDA 1966) où, pour chaque étage de végétation, sont identifiées plusieurs séries aboutissant à des stades forestiers en équilibre avec le milieu environnant. Dans le même esprit, par la suite, seront décrites de nombreuses séries dans des travaux (souvent des thèses) articulant séries de végétation, étages de végétation et étages bioclimatiques. L'un des aspects majeurs de cette théorie est la recon-

naissance des potentialités écologiques des territoires et leur utilisation pour l'aménagement en général et l'aménagement forestier en particulier. Il est courant de lire depuis quelques années des textes sur la fermeture des habitats « ouverts » dans les régions du nord de la méditerranée suite à une exploitation pastorale insuffisante ou un abandon des territoires agricoles (TATONI 1994) ou des analyses sur la maturation sylvicole. Tous ces travaux s'appuient sur les concepts des dynamiques successionales et en particulier des dynamiques secondaires. En reprenant les trente années de la revue *Forêt Méditerranéenne* on peut retrouver des exemples de l'utilisation pratique des descriptions des successions secondaires. Par exemple, G. D'HANENS (1998), traitant des peuplements mixtes de pin d'Alep et de chênes en Provence, s'interroge sur la pérennisation du mélange des essences. Il donne alors une dimension finalisée aux travaux écologiques sur la dynamique des peuplements de Pin d'Alep (ABBAS H. *et al* 1984, ACHERAR *et al* 1984, BROCHIERO F. 1997...). BELLOT 2004 et MAESTRE 2003, à propos des régions semi-arides du sud-est de l'Espagne, se posent la question de savoir si en replantant des pins d'Alep dans des garrigues dégradées, on va favoriser la dynamique forestière et aider au développement de la couverture arbustive. D'ailleurs, l'expérimentation qui a été faite montre que dans un contexte climatiquement difficile, la réponse n'est pas évidente. Mais MONTES *et al* 2008, montrent que l'on a, dans cette dynamique, des éléments de compétition ou de synergie dépendant des espèces en présence et/ou des conditions environnementales. Si l'exemple du pin d'Alep est abondamment illustré, le cas du pin sylvestre l'est presque autant. J. LE PART *et al* en 2001, suit la progression du pin sylvestre sur le Causse Méjan. Ces espèces fortement expansionnistes, colonisatrices, sont des clés de voute de la dynamique forestière dans des contextes bioclimatiques différents. Leur pouvoir de dissémination des graines est l'un des éléments de cette dynamique populationnelle. On peut évoquer ainsi un très grand nombre de références bibliographiques concernant la régénération d'autres essences forestières méditerranéennes (chênaies, cédrailles et autres...). La théorie de Clements a donc trouvé des champs d'application de plus en plus importants dans le cadre de la dynamique populationnelle des essences

forestières et de la dynamique de la végétation forestière en général, mais aussi dans le cadre de l'analyse de l'évolution des paysages et de l'aménagement forestier. Quand BARITEAU *et al* (1993) pose la question : *Faut-il boiser en région méditerranéenne ?* il pose la question de savoir si la dynamique naturelle n'est pas la meilleure solution pour la réussite de l'installation des groupements forestiers. Cependant, il convient, là encore, d'émettre des réserves pour l'avenir car les impacts du changement global contribueront sans doute à modifier les données de cette dynamique.

### **Les approches concernant les cycles de matière et des nutriments**

Elles ont été abordées à l'échelle globale dans le cadre d'études sur les cycles biogéochimiques et à plus petite échelle dans les milieux forestiers bien avant les trente dernières années. Les forêts médio-européennes (forêt ardennaise en particulier) ont été le cadre de suivis des principaux éléments entre le sol, les arbres et la litière. RAPP 1967 ; LOSSAINT et RAPP 1978 ont adapté cette démarche à certaines formations méditerranéennes dans la région de Montpellier, permettant ainsi d'obtenir les premiers chiffages conséquents concernant la chênaie verte et la pinède de pins pignons. Cet aspect du fonctionnement des écosystèmes forestiers s'est développé en relation avec les évaluations de production de biomasse et les évaluations de productivité. Cet aspect des choses revêt un intérêt, autant pour le forestier soucieux de connaître la productivité et la production d'une forêt pour des raisons économiques, que pour l'écologue qui pourra utiliser ces données pour l'étude des cycles biogéochimiques, pour la fixation du CO<sub>2</sub> en relation avec le climat et enfin pour l'étude des litières et de leur décomposition. On a donc là un système complexe dont tous les compartiments intéressent la recherche fondamentale ou appliquée.

Les cycles de nutriments ont fait l'objet de nombreux travaux au cours des années 90 avec le suivi des principaux nutriments dans des peuplements forestiers méditerranéens différents : chênaie à *Quercus suber* des Maures (ORGEAS 1996), chênaies à *Quercus canariensis* de Tunisie (HASNAOUI 1996),

comparaisons entre zones témoins et zones débroussaillées dans différents groupements forestiers de Provence (LOISEL 1992). L'effet des débroussailllements a été étudié et l'on a pu constater un retour à la situation antérieure dans l'économie des nutriments, au bout de quelques années après reconstitution du couvert arborescent dans les différents peuplements étudiés. Les mêmes groupements forestiers ont été étudiés dans des conditions environnementales différentes avec des densités de couvert différents ou bien avec des sols de nature différente. Il y a sur ce sujet un éventail large d'études, thèses, publications et rapports divers. Il faut souligner que la diversité des réponses est très grande durant l'année, mais s'estompe pendant la période estivale quand le stress hydrique s'impose à tous les végétaux.

Les effets sur la litière et l'humus ont aussi préoccupé les chercheurs (ORMENO E., 2006) d'une part pour comprendre les effets de la chimie des feuilles sur la litière et sur son évolution et sa dégradation, d'autre part, pour évaluer les possibilités d'amélioration du compartiment sol et de son évolution pour une meilleure fertilité. Ces aspects très finalisés ont entraîné des expérimentations *in situ* (par exemple sur le plateau de l'Arbois).

La dégradation des litières a mobilisé des spécialistes de la faune et microfaune du sol, des microbiologistes. La décomposition des litières par les micro-organismes est un processus essentiel de l'intégration de la matière organique à l'humus donc aux cycles biogéochimiques (GARCIA C. 1994, CRIQUET, 2000, 2002, LARCHEVEQUE *et al* 2005). C'est un processus complexe que l'on peut aborder à différents niveaux : des processus enzymatiques à la dynamique populationnelle des micro-organismes. L'ensemble des études actuelles montrent que c'est surtout l'eau qui régit l'activité de dégradation de la litière. Durant la période sèche estivale (ou pendant tout autre période sèche dans l'année), on a un palier dans le phénomène de dégradation, palier qui correspond à un arrêt de l'activité des micro-organismes de la litière (communication orale V. BALDY). Si la période de sécheresse estivale s'allonge, la dégradation de la litière sera raccourcie d'autant.

Si la production du CO<sub>2</sub> atmosphérique (liée au changement climatique) a peu d'effet sur la production de biomasse, elle stimule l'activité biologique du sol. Cette activité biologique entraîne une mobilisation plus

importante de l'azote inactif du sol (DHILLION 1996). Les végétaux modifient la répartition de leur azote dans les organes actifs et les litières racinaires ce qui induit une modification de l'activité microbienne du sol favorisant la biodégradation des composés azotés stables. Les incidences de l'augmentation de la température sur le réservoir de carbone des sols sont potentiellement importantes, puisque les sols contiennent deux à trois fois plus de carbone que l'atmosphère et que l'activité microbienne y est nettement plus thermosensible que les mécanismes de la production primaire. Le stress hydrique estival provoque durant l'été l'atténuation des différences fonctionnelles entre les sols des divers peuplements.

Le cycle du carbone est approché à différents niveaux du contrôle de la photosynthèse (contrainte hydrique, relations avec le CO<sub>2</sub> atmosphérique, production primaire) de la feuille à la plante entière et au groupe-ment végétal.

Il faut donc noter qu'en trente ans, cet axe de recherche s'est considérablement élargi, allant du global à l'infiniment petit (biochimie de la litière), des mesures de terrain en forêt à des modélisations reliant la produc-tion primaire et le taux de CO<sub>2</sub> atmosphé-rique. Ce réseau d'investigations s'élargira encore, avec les développements relatifs à la relation forêt-atmosphère.

La production d'espèces méditerranéennes, en grande partie liée aux cycles biogéochimiques, aux données climatiques et aux contraintes environnementales, a fait l'objet de diverses publications. Il y a une trentaine d'années, l'approche était essentiellement focalisée sur la production et la productivité dans différents contextes environnementaux. Depuis les années 50 (DUVIGNAUD dans les Ardennes), le soucis de relier production ou productivité aux compositions floristiques des groupements forestiers s'est étendu très largement aux forêts méditerranéennes. Je retiendrai surtout les travaux illustrant l'hétérogénéité de la production en relation avec les conditions environnementales comme l'article d'AKRIMI 1986 à propos du pin d'Alep en Tunisie, VILA 2001, à propos du pin sylvestre, RATHBERGER 1999 à propos du chêne pubescent qui illustrent la complexité des réponses concernant la croissance.

On voit apparaître la volonté de relier production forestière, contraintes environnementales et biodiversité au cours des dernières

décennies, avec un questionnement : la biodiversité affecte-t-elle la grandeur et la répartition des flux de matière et d'énergie ?

## Les grandes thématiques des trente dernières années et leurs développements en relation avec la forêt méditerranéenne

### *La biodiversité*

Ce concept phare des années 80, constitue sans doute la préoccupation dominante des sciences écologiques fondamentales et appliquées actuellement. Il a entraîné une multitude de programmes de recherche dont certains concernent les forêts méditerranéennes. La biodiversité peut être abordée sous différents aspects :

- la biodiversité des forêts méditerranéennes, vue du niveau génétique au niveau de la diversité des taxons (pour faire court) ;
- la relation entre biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes forestiers méditerranéens (en quoi le fonctionnement des écosystèmes forestiers intervient-il sur la biodiversité et réciproquement) ;
- la biodiversité et la gestion forestière (quelle gestion forestière pour avoir une stratégie conservatoire de la biodiversité).

Il est évident que si les deux premiers points relèvent essentiellement d'une investigation de recherche fondamentale, le troisième relève d'une recherche finalisée souvent influencée par la pression publique. Car, la nouveauté de ces dernières années est la prise en compte du concept de biodiversité par le grand public, souvent de manière confuse avec une pression sociale qui se porte sur les gestionnaires. C'est pourquoi, (comme le dit FADY — communication orale), « *on est passé de la question : quels génotypes pour quels milieux ? à la question : comment peut-on conserver efficacement et durablement les ressources génétiques autochtones et introduites dans les milieux naturels ?* » Question à laquelle il faut ajouter : quels aménagements et quels traitements sylvicoles faire pour conserver les paysages et la biodiversité spécifique végétale et animale ? La littérature scientifique actuelle est très riche de références sur le sujet y compris de références concernant la forêt

méditerranéenne (TERRADAS *et al* 2004 pour les espèces végétales dans les forêts de Catalogne, GIL TENA *et al* 2007 pour les oiseaux en relation avec les caractéristiques des peuplements forestiers, TORRAS *et al* 2008 pour l'évaluation des effets des traitements sylvicoles sur la biodiversité, ZAVALA 1995...). Ces quelques références sont révélatrices d'une prise de conscience et d'une évolution des mentalités au cours des dernières décennies. En mai 2000, le programme Biogefor 2000 faisait un appel d'offre intitulé : Biodiversité et gestion forestière soulignant que les relations entre biodiversité et gestion forestière étaient mal connues. Cependant, des travaux avaient déjà été menés voici une quinzaine d'années au sein de l'IMEP<sup>2</sup> concernant l'effet des débroussaillements (MÉDAIL *et al* pour la diversité floristique, BIGOT pour la diversité des insectes, LIVRELLI *et al* pour les variations au niveau des cycles de nutriments in LOISEL 1992, ROBLES *et al* 2000). Ces travaux avaient montré l'influence immédiate des interventions de débroussaillement sur la biodiversité au niveau spécifique comme au niveau fonctionnel avec un retour à l'état initial après reconstitution du couvert forestier.

L'influence de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers (et réciproquement) a fait l'objet, aussi, de différents programmes de recherche, mais à ce jour on trouve peu de références concernant l'issue de ces travaux. On reste sur l'hypothèse que chaque espèce apporte une contribution unique aux processus fonctionnels des écosystèmes et que la biodiversité contribue à la stabilité et à la durabilité des flux de matière et d'énergie face à des perturbations.

### *Les trente dernières années en écophysiologie*

*Informations apportées en grande partie par Rolland HUC (INRA)*

Les travaux en écophysiologie, sur les arbres méditerranéens, sont en grande partie orientés sur le comportement vis-à-vis de la sécheresse en relation avec la contrainte du stress hydrique estival du bioclimat méditerranéen. La capacité de résistance aux déficits hydriques prolongés dépend de traits physiologiques variés tels que le contrôle des échanges gazeux, l'ajustement osmotique, mais également de traits morphologiques tels que l'équilibre entre les surfaces transpirantes

2 - IMEP : Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie.

et absorbantes. Les trente dernières années ont permis de renforcer les connaissances sur les seuils d'activité physiologique des espèces au cours de la sécheresse, notamment à partir de l'évolution du potentiel de sève (AUSSENAC et VALETTE 1982). Dans le même temps, les recherches sur les échanges gazeux à l'échelle de la feuille se sont étendues à nombre d'espèces, grâce à la portabilité des chambres à assimilation — on reviendra plus loin sur cet aspect des choses et son application dans l'étude de l'émission de COV.

Toutefois, les valeurs d'assimilation photosynthétiques en conditions optimales, considérées seules, traduisent difficilement les effets de l'environnement sur les arbres, sur la production forestière à l'échelle de parcelles ou de massifs. Parallèlement, différents autres paramètres ont été pris en compte tels que la fluorescence de la chlorophylle, permettant d'évaluer les performances de l'appareil photosynthétique d'espèces telles que le chêne vert, le pin d'Alep, le pin noir, le cèdre de l'Atlas en situation de températures élevées (METHY *et al* 1997, FROUX *et al* 2004, LLORENS *et al* 2003). La prise en compte de la conductance stomatique simultanément à la fixation de carbone, a permis de mettre en évidence des différences de comportement entre espèces méditerranéennes dans l'efficience d'utilisation de l'eau qui représente la quantité de carbone fixée par la photosynthèse par rapport à la quantité d'eau transpirée. Ainsi, l'analyse de ce paramètre sur de longues périodes, rendue possible par l'approche isotopique appliquée à des échantillons de bois, a fait apparaître un couplage de ce paramètre avec l'eau disponible et permis de distinguer des espèces très sensibles à la réduction des précipitations comme le pin d'Alep et d'autres moins sensibles comme le chêne vert. Ces différences de comportement rejoignent les écarts de seuils de fermeture stomatique observées au cours de la sécheresse. Des dysfonctionnements liés à la sécheresse peuvent entraîner des phénomènes d'embolie dans des conditions variables selon les espèces (NARDINI *et al* 1998, MARTINEZ-VILALTA *et al* 2002).

La prise en compte du fonctionnement racinaire ne concerne que peu d'espèces (LOPEZ 2001, DAVI *et al* 2008) malgré l'importance du rôle joué par ces organes dans l'accumulation de biomasse et dans la respiration de l'écosystème.

Simultanément, de nombreuses avancées ont été faites grâce à la mesure des flux au dessus des couverts forestiers permettant l'évaluation des bilans eau et carbone par des mesures microclimatiques fines (REICHSTEIN 2002).

Ces connaissances ont permis l'utilisation et le développement de modèles basés sur les processus écophysioliques — MAIDEN, SIERRA (MISSON *et al* 2004 et MOUILLOT 2001). Le développement de ces modèles basés sur les processus comme Forest-BGC (HOFF *et al* 2002) ou GOTILWA+ (SABATE *et al* 2002) s'appuient sur la connaissance approfondie des traits écophysioliques des espèces et des conditions stationnelles des sites forestiers.

Parallèlement, le stress hydrique estival contribue à la production plus ou moins importante de métabolites secondaires par de nombreux taxons, métabolites qui sont soit émis dans l'atmosphère sous forme de composés organiques volatils, soit diffusés dans l'écosystème forestier par les racines ou par les feuilles (eaux de ruissellement et chute de feuilles). Ces métabolites jouent des rôles variés dans le fonctionnement des écosystèmes. Les COV (composés organiques volatils) peuvent se retrouver en concentration importante et favoriser la propagation d'incendies (ROBLES 2003) mais ils peuvent avoir d'autres rôles fonctionnels dans les écosystèmes forestiers (ORMENO 2007). Ces métabolites secondaires jouent aussi un rôle important dans la dynamique successionnelle par le biais de processus allélopathiques (FERNANDEZ 2006), processus qui vont inhiber ou faciliter le développement de certaines espèces au profit d'autres. Ces métabolites interviendront aussi dans la dégradation des litières en bloquant dans certains cas cette dégradation (sous les pinèdes par exemple). Si leur composition moléculaire est déterminée génétiquement, leur production est fortement influencée par l'état hydrique des végétaux évoqué plus haut d'où la relation entre métabolisme de l'eau et métabolisme secondaire.

On peut rapprocher de ces informations les données concernant le cycle des nutriments et les quantités de nutriments circulant dans la feuille au cours des saisons car la période de sécheresse estivale est marquée par la neutralisation des flux de nutriments.

L'ensemble de ces informations écophysioliques a donc des conséquences fonction-

nelles importantes sur les écosystèmes forestiers méditerranéens. Et comme le bilan hydrique estival reste la clé de voute de tout le système, on mesure l'importance de l'évolution des bilans hydriques estivaux avec le changement climatique.

### **La perspective du changement climatique**

La question du changement climatique interpelle à tous les niveaux de notre société et, bien sûr, les acteurs soucieux du devenir de la forêt méditerranéenne. En 2007, notre association a consacré un colloque entier sur les conséquences du changement climatique sur les forêts méditerranéennes ainsi qu'un numéro de la revue *Forêt Méditerranéenne*. C'est pourquoi, a priori, il n'est peut-être pas utile de s'attarder sur ce sujet capital.

En revenant sur ce qui a été écrit plus haut, on peut mesurer combien le scénario du changement climatique va modifier les rapports et les paramètres des écosystèmes forestiers méditerranéens. Si la transformation climatique est aussi rapide qu'on nous l'annonce (ANDRÉ 2004), il n'y aura pas d'adaptation progressive des écosystèmes. Les informations écophysiologiques concernant le pin d'Alep, par exemple, nous amène à imaginer le pire concernant cette essence, bien que les informations acquises paraissent contradictoires et que du point de vue du profil écologique, cette essence peut être considérée comme l'espèce clé du climat semi-aride. En effet, du point de vue écophysiologique *Pinus halepensis* paraît vulnérable à la sécheresse et devrait subir difficilement la fin du XXI<sup>e</sup> siècle. Mais par ailleurs, cette essence est largement dominante dans le semi-aride en Afrique du Nord et les observations actuelles sur sa productivité (VILA et VENNETIER 2007) montrent un accroissement de productivité. On pourrait faire des observations du même ordre sur d'autres essences. Toutes ces informations sont récentes et méritent un peu de recul. Ne passe-t-on pas par un optimum favorable à chaque espèce avant une situation de crise lorsque sera passé un certain seuil climatique ?

Les données génétiques concernant les cèdres et les observations de terrain à l'arboretum de l'INRA à Puéchabon laissent penser que des variétés sélectionnées pourront se maintenir. On peut s'interroger aussi

sur la progression du hêtre en Calabre, progression en altitude et progression vers le bas. L'explication de la seule déprise du pâturage ne suffit pas à justifier tout cela.

C'est donc un chantier très complexe qui nous est offert pour tenter de construire les paysages forestiers des années futures dans le contexte méditerranéen. L'hétérogénéité actuelle des biotopes et des paysages est à la fois le résultat de l'influence de paramètres naturels et de causes d'ordre sociétal. On peut donc se poser ces questions : le caractère méditerranéen marqué par la sécheresse estivale sera-t-il compensé pour partie par la déprise de l'action humaine déjà fortement évidente au nord de la méditerranée ? Dans le contexte d'hétérogénéité constatée,

**Photo 1 (ci-dessous) :**  
Zénaïde de Kroumirie (Tegma) très abimée par des tailles sauvages des branches pour donner des feuilles à pâtureur au bétail.

**Photo 2 (en bas) :**  
Paysage agricole du centre de la Tunisie qui était, voici trente ans, une pinède de pins d'Alep où on allait chasser le sanglier !

Photos G.B.



© G. Bonin

© G. Bonin

comment se feront les évolutions du tapis végétal à partir d'un patchwork de végétations ?

## **Les données humaines**

La relation Homme-Forêt peut-être abordée aujourd'hui, sous différents angles. Historiquement, les écologues des forêts méditerranéennes ont toujours considéré l'Homme à travers ses activités surtout rurales comme l'un des éléments perturbateurs ou destructeurs de la forêt. Le spectacle donné actuellement au sud de la Méditerranée confirme ce jugement et a permis des études fines des facteurs de dégradation. AUCLAIR (2002), par exemple, a présenté dans *Forêt Méditerranéenne* les modes de pratique du charbonnage dans trois régions tunisiennes subhumide, semi-aride et aride. Dans ce même cadre géographique (BONIN 1995 – 1997) les indicateurs d'impact de l'action humaine ont été suivis, à des distances variées autour des villages (Cf. Photos).

Il y a une recherche d'équilibre entre milieu naturel et activités anthropiques avec parfois intervention des forestiers. Le cas de la Montagne de Lure est exemplaire à travers les longues reconstitutions faites par PECH et SIMON (1994 – 1999, 2007) qui ont suivi les activités humaines et l'environnement forestier et agricole du XIX<sup>e</sup> siècle à nos jours, en soulignant l'antagonisme entre développements agricoles et forestiers et montrant comment cette balance est étroitement liée aux aléas socio-économiques. C'est un véritable roman où l'on voit évoluer les paysages et les sociétés humaines avec en arrière-plan, l'évolution des paysages forestiers.

A coté de cette vision des choses, on peut aborder l'aspect le plus néfaste lié à la production de CO<sub>2</sub> et à l'effet de serre dû à l'Homme. Comme le souligne DEQUÉ 2004, si le climat n'a pas besoin de l'Homme pour évoluer dans les échelles supérieures au millénaire, les observations faites au cours du siècle écoulé et les projections pour le siècle qui commence, montrent que les comportements des sociétés humaines sont bien la cause des déboires climatiques annoncés.

La dynamique forestière lors des successions secondaires est bien appréhendée depuis quelques années en Languedoc comme en Provence. Les nombreux travaux

de LEPART, MARTY *et al* (entre autres 1991, 2000, 2001) permettent d'illustrer les raisons de la reprise du pin sylvestre sur les grands Causses et en particulier sur le Causse Méjan. En Provence, des travaux du même ordre, ont permis de suivre la recolonisation des terrasses de culture abandonnées ou des friches (MAGNIN, TATONI 1995) et de préciser les modalités et la nature de ces recolonisations (TATONI *et al* 1994).

Mais dans tous ces exemples, l'élément sous-jacent reste la situation socio-économique. Dans le massif du Bargou en Tunisie (voir AUCLAIR) l'abandon du charbonnage par suite de l'introduction des bouteilles de gaz butane a entraîné la régénération de pins d'Alep dans des zones où la fréquentation humaine et le prélèvement de bois avaient cessé.

Ces mécanismes de déprise et d'emprise humaine pourraient être très largement illustrés par de nombreux autres exemples. Ces scénarios se sont déjà bien étoffés au cours des dernières décennies.

Une autre facette de l'activité humaine est la relation ville-campagne et ville-forêt avec la progression considérable du mitage des espaces agricoles (DUMAS 2008) et, surtout forestiers, par des habitations. Ce processus assez récent induit de nombreux problèmes au niveau forestier (biodiversité, problème d'aménagements, problèmes de sécurité incendie...).

L'élément le plus nouveau dans le cadre de l'action de l'Homme est la sensibilisation des populations à la conservation du patrimoine forestier méditerranéen. Il convient de se pencher un peu sur cette situation assez ambiguë. Deux enquêtes indépendantes illustrent cette ambiguïté. Dans le cadre d'un programme de l'Institut français de la biodiversité, Chantal ASPE a interrogé un échantillon de personnes sur le concept de biodiversité et sur la perception de celle-ci (communication faite lors des travaux de la Zone atelier arrière-pays méditerranéen). Les réponses ont été floues. Parallèlement, notre association avait fait faire une enquête sur la notion de « forêt méditerranéenne ». Là encore, les réponses étaient équivoques. Les personnes interrogées ne savaient pas très bien ce qu'était la forêt méditerranéenne, mais étaient soucieuses de la protection de la biodiversité, des espaces naturels et de la forêt. Une autre enquête faite pour Le Collectif du bois et de la forêt en 2000, au

niveau national, permet à C. ASPE de conclure que 91 % des français aiment la forêt mais seulement 48 % la fréquentent souvent. La forêt est pour eux source de ressourcement donc elle n'a pas simplement un rôle utilitaire mais aussi un rôle psychologique (ASPE 2002). Selon C. ASPE les personnes interrogées pensent que notre territoire est moins forestier qu'au XIX<sup>e</sup> siècle, donc toute l'information sur la réalité de la forêt méditerranéenne n'est pas acquise du grand public. Il en est de ce domaine comme de beaucoup d'autres !

Une dernière question mérite d'être évoquée : les chasseurs sont-ils des protecteurs des espaces naturels et de la forêt en région méditerranéenne ? Certes, ils le sont pour partie dans la mesure où ils veulent maintenir leur terrain de chasse mais ils sont bien souvent en conflit avec les autres usagers de cet espace, voire avec les organismes qui gèrent cet espace.

## Conclusion

La recherche a pour mission première d'apporter, dans tous les domaines, des connaissances utilisables à différents niveaux, du fondamental à l'appliqué. L'évolution de la recherche au cours des trente dernières années, a mis la forêt méditerranéenne au cœur des problèmes écologiques actuels en utilisant ses particularismes liés à son histoire depuis le Miocène, à ses contraintes bioclimatiques, à son hétérogénéité spatiale, à sa très grande biodiversité... Les progrès de cette recherche donnent une valeur accrue à l'espace forestier méditerranéen parce qu'ils le mettent en avant comme territoire expérimental, ou comme un immense écotron.

« *La forêt n'est plus traitée à part, mais en lien direct avec d'autres espaces et l'ensemble n'est plus traité globalement, mais sous tel ou tel aspect ou en se centrant sur telle ou telle espèce. Double mouvement de généralisation d'une part, de spécialisation de l'autre* » selon Jacques LE PART.

Le bref panorama présenté ici, illustre les nombreuses relations interdisciplinaires dans le domaine de la forêt méditerranéenne. A tout moment, on perçoit les relations entre les concepts anciens et ceux d'aujourd'hui, entre biodiversité, fonctionnement des écosystèmes forestiers, aménage-

ments forestiers et changements climatiques, action humaine... Cette interdisciplinarité fait-elle avancer les choses pour le gestionnaire forestier en région méditerranéenne ? Seuls les forestiers pourront répondre à cette question. Si la connaissance s'est grandement développée sur la forêt méditerranéenne, on ne peut pas affirmer qu'elle soit vraiment fructueuse pour les gestionnaires et les propriétaires. Mais il en est ainsi dans beaucoup de sciences qu'elles soient humaines ou sciences dures.

Si l'on ne peut assurer des retombées intéressantes pour la bonification économique du milieu forestier, on peut tout de même envisager des retombées positives dans le domaine du réaménagement forestier pour une meilleure durabilité de ces écosystèmes méditerranéens.

## G.B.

## Bibliographie

- ABBAS H., BARBERO M., LOISEL R. -1984- Réflexion sur le dynamisme actuel de la régénération naturelle du Pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) dans les pinèdes incendiées en Provence calcaire (1973-1979). *Ecologia Mediterranea*, X(3-4), 85-104.
- ACHERAR M., LE PART J., DEBUSSCHE M. - 1984- La colonisation des friches par le pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) en Languedoc méditerranéen. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, 5(19), 179-189.
- AKRIMI N., 1986- Production ligneuse des peuplements de pin d'Alep de la forêt de Sakiet Sidi Youssef. *Ecologia Mediterranea*, 12 (1/2) :237-253
- ASENSIO D., PENUELAS J., LLUSIA J., OGAYE R., FILELLA I. 2007- Interannual and Interseasonal soil CO<sub>2</sub> efflux and VOC exchange rates in a Mediterranean holm oak forest in response to experimental drought. *Soil Biology and Biochemistry*: 39:2471-2484
- ASPE C., 2003 – Usages sociaux de la ripisylve ou quand la marge rejoint la norme. *Forêt Médit.* 24 (3)
- AUSSENAC G. and VALETTE J.C., 1982- Comportement hydrique estival de *Cedrus atlantica* Manetti, *Quercus ilex* et *Quercus pubescens* Willd et de divers pins du Mont Ventoux. *Ann. Sci. For.* 39 (1982) 41–62.
- AUCLAIR L., SAIDI M., 2002 - Charbonnage en Tunisie. Les filières informelles en Tunisie révélatrices de la crise du monde rural. *Forêt Médit.* 23(2) :133-147.
- BARBERO M., BONIN G., LOISEL R., QUEZEL P., 1990 – Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of the mediterranean basins. *Vegetatio*, 87:151-173
- BARBERO M., QUEZEL P., 1995- Desertification, desertisation, aridification in the Mediterranean region and “global changes”. *Functioning and dynamics of natural and perturbed ecosystems*- Bellan D., Bonin G., Emig C., eds Lavoisier p 549-569.

**Remerciements :**  
Je remercie Chantal ASPE, Virginie BALDY, Bruno FADY, Rolland HUC, Jacques LE PART et Nicolas MONTES qui ont bien voulu répondre à mon appel et ont fourni des informations précieuses pour la réalisation de ces quelques pages.

**Gilles BONIN**  
Professeur émérite  
ex-Directeur  
de l'IMEP  
Mél : bonin.gilles@wanadoo.fr

- BARITEAU M., 2003- Les ressources génétiques forestières dans le bassin méditerranéen *Forêt Méditerranéenne*, XXIV,2, 148- 158.
- BARITEAU M., COURBET F., DREYFUS P., DUCREY M., du MERLE P., FADY B., OSWALD H., TEISSIER du CROS E., 1993. Faut-il boiser en région méditerranéenne ? *Forêt Entreprise*, 93(6-7), 23-45.
- BENABID A., 1985- Etude phytoécologique des peuplements forestiers et préforestiers du Rif centro-occidental (Maroc). *Tv. Inst. Sc. Série Botanique* N° 34 64p Rabat
- BELLOT J., MAESTRE F.T., CHIRINO E., HERNANDEZ N., de URBINA J., 2004 – Afforestation with *Pinus halepensis* reduces native shrub performance in a Mediterranean semiarid area. *Acta Oecologica*, 25:7-15
- BENGSSON J., NILSSON G., FRANC A., MENOZZI P., 2000 - Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of european forests. *Forest Ecology and management*, 132,39-50.
- BONIN G., AUBERT G., BARBERO M., GAMISANS J., GRUBER M., LOISEL R., QUEZEL P., SANDOZ H., THINON M., 1983 – Mise en évidence de la dynamique de quelques écosystèmes forestiers et préforestiers provençaux aux étages méditerranéens s.l. à l'aide de taxons indicateurs. *Vegetatio* 54, 79-96.
- BONIN G., BARBERO M., LOISEL R.,QUEZEL P., 1991 – Successions and regenerations after clear-cutting in French Mediterranean forests In RAVERA O. ed " Terrestrial and aquatic ecosystems: perturbation and recovery" E. Horwood New-York. : 237-245.
- BONIN G., LOISEL R. – 1997 – Anthropisation et analyse écologique en milieu méditerranéen. *Ecologie Humaine – Impact de l'Homme sur les milieux naturels – Perceptions et Mesures*. Ed Du Berger, 44 – 53 .
- BONIN G., LOISEL R., - 1995- Effect of human impact on forest environment : the Tunisian case. *Functioning and Dynamics of perturbed Ecosystems* Bellan D., Bonin G., Emig C. Eds, Lavoisier –609-623.
- BREWER S.,CHEDDADI R., BEAULIEU de J.L., REILLE M., 2002- Data contributors,2002. The spread of deciduous *Quercus* throughout Europe since the last glacial period. *Forest Ecol. Manag.* 156, 27-48.
- BROCHIERO F., 1997- Ecologie et croissance du pin d'Alep en Provence calcaire. Aix-en-Provence-CEMAGREF, Nancy FIF ENGREF, 69p.
- CLEMENTS F.E., 1916 – *Plant succession : an analysis of the development of vegetation* Carnegie Inst Washington Publ. 242: 1-512
- COLLIN E., FADY B., BOUILLOU P., 2006. Conservation et valorisation des ressources génétiques des arbres forestiers et champêtres. Premières Rencontres Nationales de la Haie Champêtre, 5-7 octobre 2006, Auch, France.
- CHEDDADI R., VENDRAMIN G., LITT T., BEAULIEU de J.L. – 2004- Impact des environnements de la dernière période glaciaire sur la diversité génétique actuelle de *Pinus sylvestris* : approche multidisciplinaire.-2004- Conférence Biodiversité et changement global, dynamique des interactions. Pages 21-23
- COHEN M., HOTYAT M., 1995- *Embroisaillements et boisements sur le Causse Méjan entre 1965 et 1992 : une approche par photo-interprétation diachronique*. In Bonniol J.L. et Saussol A., p 207-218.
- CRIQUET S., FARNET A.M., TAGGER S., LE PETIT J., 2000 – Annual variations of phenoloxidase activities in an evergreen oak litter. Influence of certain biotic and abiotic factors. *Soil Biol. Biochem.* 32, 1505-1513.
- CRIQUET S., TAGGER S., VOGT G., LE PETIT J., 2002- Endoglucanase and B-glycosidase activities in an evergreen oak litter ; annual variation and regulating factors. *Soil Biology and Biochemistry*, 34:1111-1120.
- DAMESIN C., et RAMBAL S., 1995, Field studies on leaf photosynthetic performance by a méditerranéan deciduous oak (*Quercus pubescens*) during severe summer drought. 1995, *New Phytol*, 131, 159-167.
- DAMESIN C., RAMBAL S., JOFFRE R., 1998 – Seasonal and annual changes in leaf C13 in two co occurring Mediterranean oaks: relations to leaf growth and drought progression. *Functional Ecology*, 12: 778-785.
- DAGET 1977 – Le bioclimat méditerranéen. Caractères généraux, mode de caractérisation. *Vegetatio* 34 : 1-20
- DAGET P., 1983- Introduction à une théorie générale de la méditerranéité. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 131 :31-36
- DHILLION S., ROY J., ABRAM M., 1996 – Assessing the impact of elevated CO<sub>2</sub> on soil microbial activity in a Mediterranean model ecosystem. *Plant and Soil*, 87:333-342
- DEBUSSCHE M., LE PART J., DERVIEUX A., 1999- Mediterranean landscape changes : evidence from old postcards. *Global Ecology and Biogeography*. 8: 3-15.
- DEQUE M., 2004 – Impact des activités humaines sur le climat. Biodiversité et changement global. Dynamique des interactions. Actes des deuxièmes journées de l'Institut Français de la biodiversité p12-14
- DREYFUS Ph., 1999 – Diversité des approches fonctionnelles de la dynamique et de la production des peuplements: intérêts pour la gestion sylvicole. *Revue Forest. Française* : « Fonctionnement des arbres et écosystèmes forestiers- Avancées récentes et conséquences sylvicoles. » : 281-297.
- DUCREY M., HUC R., LADJAL and GUEHL J-M., 2008- Variability in growth, carbon isotop composition, leaf gas exchange and hydraulic traits in the eastern Mediterranean cedars *Cedrus libani* and *Cedrus brevifolia*. 28:689-701.
- DUMAS E., JAPPIOT M., TATONI T., 2008 – Mediterranean urban forest interface classification (MUFIC): a quantitative method combining SPOT5 imagery and landscape ecology indices. *Landscape and Urban planning*, 84(3-4) 183-190.
- EMBERGER L., 1955 – Une classification biogéographique des climates. *Rev. Trav. Lab. Bot. Fac. Sci. Montpellier*, 7: 3-43.
- FADY B., LEFEVRE F., 2004. Exotiques et hybridation : les risques liés à la pollution génétique. *RenDez-Vous techniques*, Hors Série n°1, « Diversité génétique des arbres forestiers : un enjeu de gestion ordinaire », 24-32.
- FADY B., BARITEAU M., 1999. Les apports de la recherche scientifique : si l'on a décidé de planter, que planter ? *Forêt Médit.*, 20(4), 169-172.
- FADY B., THEVENET J., 2006. Les arboretums : un outil de recherche et d'éducation sur la biodiversité forestière. Le cas de l'arboretum du Ruscas (Var). *Forêt méditerranéenne*, 27(3), 235-246.
- FADY B., 2006. Biodiversity at gene level in Mediterranean conifers: where is conservation most urgently needed ? Conference «Biodiversity

- Conservation – From Genes to Habitats», 23-24 novembre 2006 Davos, Suisse.
- FADY B., LEFEVRE F., 2006. Conservation of genetic resources and climate change: do current strategies provide the right answers ? IUFRO division 2 joint conference « Low input breeding and genetic conservation of forest tree species », 9-13 octobre 2006, Antalya, Turquie.
- FADY B., MEDAIL F., 2006. *Peut-on préserver la biodiversité ?* Les Petites Pommes du Savoir n°80, Editions le Pommier, Paris.
- FERNANDEZ C., LELONG B., VILA B., MEVY J.-P., ROBLES C., GREFF S., DUPOUYET S., et BOUSQUET-MELOU A., 2006-Potential allelopathic effect of *Pinus halepensis* in the secondary succession : experimental approach. *Chemoecology*, 16(2):97-105
- FORMAN R.T.T., and GODRON M., 1986 – Landscape ecology. John Wiley & Sons. New York
- FROUX F., DUCREY M., EPRON D., and DREYER E., 2004.-Seasonal variations and acclimation potential of the thermostability of photochemistry in four Mediterranean conifers. *Annals of Forest Science*. 61:235-241.
- GAUSSSEN H., 1954 – Théorie et Classification des climats et microclimats. C.R. VIII Congrès International de Botanique sect 27. p 125-130.
- GARCIA C., HERNANDEZ T., COSTA F., -1994- Microbial activity in soils under Mediterranean environmental conditions. *Soil Biology and Biochemistry* 26,1185-1191.
- GIL TENA Á., SAURA S., BROTONS L., 2007- Effects of forest composition and structure on bird species richness in a mediterranean context : implications for forest ecosystem management. *Forest Ecology and Management*, 242(2-3):470-476
- GOSSELIN M., FADY B., LEFEVRE F., 2004. La biodiversité : définitions, enjeux et débats scientifiques. In : « Gestion forestière et biodiversité : connaître pour préserver », Gosselin M., Larroussinie O. eds. Cemagref Editions, Anthony, France, 15-39.
- HANENS d' G., - 1998- Les peuplements mixtes de pin d'Alep et chênes en Provence. Comment pérenniser le mélange d'essences ? *Forêt Méditerranéenne*, XIX (3), 261-266.
- HASNAOUI B., BONIN G., GARZINO S. -1996- Variation annuelle des taux des principaux nutriments dans les feuilles de *Quercus canariensis* et influence des différentes situations éco-logiques. *Ann.Sc.Forest.* 53,899-913.
- HOFF C., RAMBAL S., 2003- An examination of the interaction between climate, soil, and leaf area index in a *Quercus ilex* ecosystem. *Ann. Sc. Forest* : 60:153-161.
- JOFFRE R., RAMBAL S., ROMANE F., 1996 – Local variations of ecosystem functions in a Mediterranean evergreen oaks. *Annales des Sciences Forestières* 53:547-560.
- LARCHEVEQUE M., BALDY V., KORBOU-LAWSKY N., ORMENO E., FERNANDEZ C., 2005 - Compost effect on bacterial and fungal colonization of kermes oak leaf litter in a terrestrial Mediterranean ecosystem. *Applied Soil Ecology*, 30: 79-89.
- LEPART J., ESCARRE J., 1983 – La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique. *Bull. Ecol.*,14 :133-178.
- LEPART J., DEBUSSCHE M., 1991 – Invasions processes as related to succession and disturbance. *Biogeography of Mediterranean invasions.* R.H. Groves et F Di Castri eds Cambridge University Press :159-177.
- LEPART J., MARTY P., ROUSSET O., 2000- Pelouses ou Forêts ? L'évolution des conceptions du paysage des grands Causses. *Nature, Sciences et Sociétés* : 8(4) : 16-25.
- LEPART J., MARTIN A., MARTY P., DEBAIN S. 2001- La progression des pins sur les Causses- L'exemple du Causse Méjan. *Forêt Méditerranéenne*, XXII (1), 23-28.
- LLORENS L., J. PENUELAS J.,and I. FILELLA I., 2003- Diurnal and seasonal variations in the photosynthetic performance and water relations of two co-occurring Mediterranean shrubs, *Erica multiflora* and *Globularia alypum*. *Physiologia Plantarum*. 118:84-95.
- LOISEL R., 1992 -Incidences des différentes techniques de débroussaillage sur les écosystèmes forestiers et préforestiers méditerranéens. Commission des Communautés Européennes. Contrat EV-4V-0087-F Marseille 94p
- LOPEZ, B., SABATE S., and C.A. GRACIA C.A., 2001- Vertical distribution of fine root density, length density, area index and mean diameter in a *Quercus ilex* forest. *Tree Physiology*. 21:556-560.
- LOSSAINT P., RAPP, M., 1978- La forêt méditerranéenne de chêne vert (*Quercus ilex* L.) In Lamotte, M., Bourlière F. (eds) Problèmes d'Ecologie : Ecosystèmes terrestres. Masson p:129-185.
- MARCHAND H., 1990- Les forêts méditerranéennes, Enjeux et perspectives. *Les fascicules du Plan Bleu*, 2 Economica Paris 108 p.
- MARTINEZ-VILALTA, J., PRAT E., OLIVERAS I. and PINOL J.. 2002- Xylem hydraulic properties of roots and stems of nine Mediterranean woody species. *Oecologia* 133:19–29.
- MASSEI G., HARTLEY S.E., BACON P., 2000 – Chemical and morphological variation of Mediterranean woody evergreen species. Do plants respond to ungulate browsing ? *J. Veg.Sci.* 11,18
- MAESTRE F.T., CORTINA J., BAUTISTA S., BELLOT J., 2003- Does *Pinus halepensis* facilitate the establishment of shrubs under semi-arid climate ? *For. Ecol. Manage*, 176:147-160
- METHY M., GILLON F., HOUSSARD C., 1997 – Temperature-induced changed of photosystems II activity in *Quercus ilex* and *Pinus halepensis*. *Canadian Journal of Forest Research*. 27:31-38..
- MISSION L., RATHEGEBER C., and GUIOT J. 2004- Dendroecological analysis of climatic effects on *Quercus petraea* and *Pinus halepensis* radial growth using the process-based MAIDEN model. *Canadian journal of Forest Research*: 34: 888-898.
- MONTGOLFIER de, J., 2002- Les espaces boisés méditerranéens, situation et perspectives. *Les fascicules du Plan Bleu* 12. Economica Paris 192 p.
- MONTES N., MAESTRE F-T., BALLINI C., BALDY V., GAUQUELIN T., PLANQUETTE M., GREFF S., DUPOUYET S., PERRET J-B., 2008- On the relative importance of sampling and complementarity effects as drivers of diversity productivity relationships in mediterranean shrublands. *Oikos*, 117:1345-1350
- MOUILLOT F., RAMBAL S., LAVOREL S. – 2001 – A generic process-based Stimulator for mediterranean landscapes (SIERRA): design and validation exercises. *Forest Ecology and Management*. 147: 75-97.
- NARDINI A., LO GULLO M.A., and SALLEO S., 1998- Seasonal changes of root hydraulic conductance (K-RL) in four forest trees: an ecological interpretation. *Plant Ecology*, 139:81-90
- ORGEAS J. BONIN G., -1996- Variabilité des

- nutriments foliaires de *Quercus suber* dans différentes situations écologiques dans le Massif des Maures et relation avec la production de liège. *Ann.-Sc.-Forest*, 53(2-3),615,-624.
- ORMENO E., BALDY V., BALLINI C., LART-CHEVEQUE M., PERISSOL C., FERNANDEZ C., 2006- Effects of environmental factors and leaf chemistry on leaf litter colonization by fungi in a mediterranean shrubland. *Pedobiologia*, 50:1-10.
- ORMENO E., FERNANDEZ C., BOUSQUET-MELOU A., GREFF S., MORIN E., ROBLES C., VILA B., BONIN G., 2007. Monoterpene and sesquiterpene emissions of four typical Mediterranean species, through calcareous and siliceous soils in south of France. *Atmospheric Environment*, 41 (3) :629-639.
- OZENDA P., 1966 – Perspectives nouvelles pour l'étude phytogéographique des Alpes du Sud. *Carte Veg. Alpes*, 4p1-198.
- OZENDA P., 1975- Sur les étages de végétation dans les montagnes du bassin méditerranéen. *Doc. Cart. Ecol.*, 16 :1-32.
- PECH P., VEYRET Y., 1994- Relation élevage-couvert végétal-érosion ; de l'animal « destructeur » à l'animal « protecteur » : deux visions à un siècle de distance. *Réseau Erosion*, ORSTOM, bulletin n° 14, 399-409.
- 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.
- PONS A., 1998 – L'histoire du genre *Cedrus* d'après les données paléobotaniques disponibles. *Forêt Méditerranéenne*, XIX (3) : 236-242
- QUEZEL P., 1974 – Les forêts du pourtour méditerranéen in Forêts et maquis méditerranéens : Ecologie, Conservation et Aménagement. Note technique MAB2, UNESCO Paris, 9-33.
- QUEZEL P., 1998, - Cèdres et cèdraires du pourtour méditerranéen : signification bioclimatique et phytogéographique. *Forêt Méditerranéenne*, XIX (3) : 243- 260.
- QUEZEL P., 1989 – Mise en place des structures de vegetation circum-méditerranéennes actuelles. In W.J.CLAWSOON « Landscape Ecology » Man and Biosphère Symposium Nice : 16-32
- QUEZEL P., BONIN G., 1980- Les forêts feuillues du pourtour méditerranéen ; constitution,écologie, situation actuelle,perspectives. *Revue Forestière Française*, 32,253- 268.
- QUEZEL P., MEDAIL F., 2003- *Ecologie et Biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, collection Environnement 570 pages
- QUEZEL P., BARBERO M., 1990- Les forêts méditerranéennes. Problèmes posés par leur signification historique, écologique et leur conservation. *Acta Botanica Malacitana*, 15 : 145-178.
- RAPP M., 1967- Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux et d'azote dans un bois de pin d'Alep. *Acta Oecol. Oecol. Plant.*, 2, 325- 338.
- RATHGEBER C., GUIOT J., ROCHE P., TESSIER L., 1999 – Augmentation de productivité du chêne pubescent en région méditerranéenne française. *Ann. Sci. For.*, 56,211-219.
- REICHSTEIN M., TENHUNEN J.D., ROUPSARD O., OURCIVAL J.M., RAMBAL S., MIGLIETTA F., PERESSOTTI A., PECHIARI M., TIRONE G., and VALENTINI R., 2002- Severe drought effects on ecosystem CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O fluxes at three Mediterranean evergreen sites : revision of current hypotheses ? *Global Change Biology*, 8:999-1017
- ROBLES Ch., BALLINI C., GARZINO S., BONIN G. –2000- Réactions fonctionnelles des écosystèmes sclérophyllés méditerranéens à l'impact du débroussaillement. *Ann. Sci. Forest* 57 :267 – 276
- ROBLES C.,PICARD C., GARZINO S., GIROUD F., KORBOULEWSKY N., RAFFALI N., BONIN G., 2003- Inflammabilité et émission de composés organiques volatils par des formations végétales méditerranéennes: implications dans les incendies de forêt *Forêt Medit.*, 24 (4) : 419-426
- SABATE S., GRACIA C.A. , SANCHEZ A., 2002- Likely effect of climate change on growth of *Quercus ilex*, *Pinus halepensis*, *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris*, and *Fagus sylvatica* forests in the mediterranean region. *Forest. Ecology and Management*: 162:23-37
- SEIGUE A. 1985- *La forêt circum-méditerranéenne et ses problèmes*. Maisonneuve et Larose Paris 501 p.
- SIMON L., CLEMENT V. and PECH P.,2007- Forestry disputes in provincial France during the nineteenth century: the case of the Montagne de Lure. *Journal of historical geography*, 33:335-351
- SIMON L., ARNOUL P. MARTY P.,1999- Forêts, paysages, environnement: deux siècles de mise en valeur et de reconquête forestière en France : 1800-2000. 9° congresso de Historia Agraria Bilbao- sept 1999- Departamento de Historiae e Instituciones economicas UPV/EHU, 557-574.
- SIMON L.,1999- Potentialités forestières et production de bois : de l'analyse écologique à l'approche géographique *Annales de géographie*, 609-610, 635-647.
- TALON B., CARCAILLET C., THINON M., 1998 – Etudes pédoanthracologiques des variations de la limite supérieure des arbres au cours de l'Holocène dans les Alpes françaises. *Geogr. Phys. Quaternaire*, 52, 195-208.
- TATONI T., MAGNIN F., BONIN G., VAUDOUR J., 1994 – Secondary successions on abandoned cultivation terraces in calcareous Provence. I- Vegetation and Soil. *Acta Oecol.*, 15 :431-447.
- TERRADAS J., SALVADOR R., VAYREDA J., LIORET F., 2004- Maximal species richness: an empirical approach for evaluating woody plant forest biodiversity. *Forest Ecology and Management*, 189 (1-3):241-249.
- THINON M., 1992 – L'analyse pédoanthracologique: aspects méthodologiques et applications. Thèse Doct. D'Etat Univ. Aix-Marseille III 317 p.
- TORRAS O., SAURA, S., 2008 – Effects of silvicultural treatments on forest biodiversity indicators in the mediterranean. *Forest Ecology and Management* (sous presse)
- VILA B., NICHAULT A., VENNETIER M., 2001 – Influence de la densité des peuplements sur la croissance en hauteur et radiale de *Pinus sylvestris* L. en région méditerranéenne. *Forêt Médit.*, 22(1) :65-74
- VILA B., VENNETIER M., 2007- Les changements globaux ont-ils déjà induits des changements de croissance en forêt méditerranéenne ? Le cas du pin d'Alep et du pin sylvestre à la Ste Baume. *Forêt Médit.* 29(2) : 161 – 166
- ZAVALA M., ORIA J.A., 1995 – Preserving biological diversity in managed forests: a meeting point for ecology and forestry. *Landscape and Urban Planning*, 31(1-3):363-378.