

L'histoire de la forêt méditerranéenne : dynamiques évolutives et écologiques

par Jacques BLONDEL et Gilles BONIN

Les forêts méditerranéennes sont l'héritage d'une longue histoire commencée il y a 100 millions d'années. Cet article fait le point sur les dynamiques évolutives et écologiques de ces forêts, dont l'étude est essentielle afin de mieux connaître les réponses observées et attendues aux dérèglements climatiques.

La forêt méditerranéenne, une longue histoire naturelle et humaine

Un patrimoine biologique remarquable caractérise l'aire méditerranéenne, tant sur le plan de la richesse en espèces que sur l'unicité et la spécificité des espèces et assemblages d'espèces qu'on y trouve et ce, pour tous les groupes végétaux et animaux (BLONDEL & *al.* 2010). A ce titre, le bassin méditerranéen est reconnu comme l'un des 34 « points chauds » de biodiversité mondiale (MYERS *et al.*, 2000), notamment en certains points particulièrement riches en espèces, tels que les îles et péninsules (MÉDAIL & QUÉZEL, 1999). Les forêts dont il sera question ici sont des ensembles composites d'espèces liés à la paléo-histoire mouvementée de cette région puis plus ou moins profondément remaniés par les humains. Située à la charnière entre les mondes tropicaux et boréaux dans un espace dont l'architecture a toujours été particulièrement agitée et mouvante, la région circumméditerranéenne a été peuplée à partir de ces deux mondes. Nous verrons que son fonds floristique se compose essentiellement d'éléments de souche tropicale, principalement d'affinité asiatique, mais aussi d'éléments extra-tropicaux d'origine boréale ou autochtone. Les événements fondateurs de cette histoire ont commencé au Crétacé, il y a quelque 100 millions d'années (Ma) puis se sont déroulés durant le Néogène (23,8 à 1,81 Ma). Plus récemment, les vicissitudes climatiques du Quaternaire, commencées il y a 2,6 Ma, ont maintes fois remodelé une flore qui s'est stabilisée dans son état actuel au cours de l'Holocène, période à partir de laquelle l'impact humain fut grandissant et décisif pour modeler les paysages forestiers actuels.

Parler de « la forêt méditerranéenne », c'est utiliser une expression générique qui désigne une multitude de situations forestières déterminées par l'histoire des peuplements et la diversité des reliefs et des climats qui s'y déploient, véritable camaïeu d'espaces boisés dont il n'existe aucun équivalent sur l'ensemble du vaste domaine Paléarctique. Pour bien comprendre l'originalité et la spécificité de ces forêts, il faut se référer à leur histoire et à la dynamique de leur mise en place, ce qui nécessite de balayer les échelles de temps et d'espace.

Dans la première partie de cet article, nous situons la forêt méditerranéenne sur la flèche d'un temps qui l'a lentement construite pour l'offrir à des humains qui l'ont aménagée et modifiée pour leurs besoins de développement, ce qu'ils ont fait pour le meilleur de leurs intérêts mais aussi, parfois hélas, pour le pire, tant les activités humaines qui se font sentir depuis une dizaine de millénaires en Méditerranée orientale et au moins cinq millénaires en Méditerranée occidentale les ont transformées, pillées, voire détruites (THIRGOOD 1981, PETERKEN 1996).

Plusieurs ouvrages ont traité de cet immense sujet que sont la définition et la compréhension des forêts méditerranéennes, notamment SEIGUE (1985), fondateur de notre association, et, plus récemment et de manière plus détaillée QUÉZEL & MÉDAIL (2003). S'appuyant sur ces textes fondateurs et quelques autres, y compris certains articles publiés dans la revue *Forêt Méditerranéenne* au cours de ses 40 ans

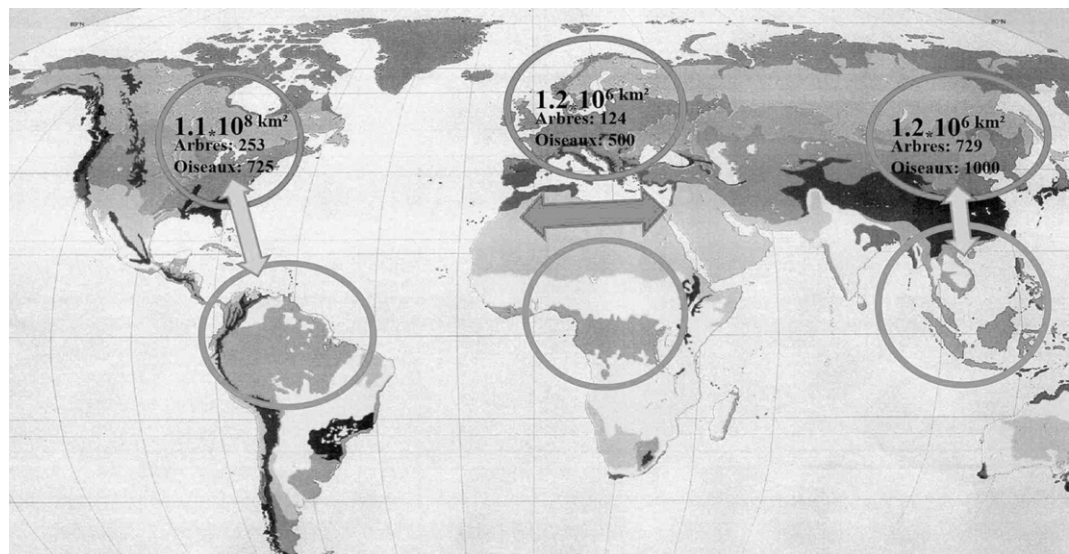
d'existence, nous nous efforcerons de faire un « point d'actualité » sur l'histoire, la mise en place et la dynamique de cette forêt tant il est vrai qu'il est toujours bon de savoir d'où viennent les écosystèmes dont on tire ce qu'il est convenu aujourd'hui d'appeler « services écosystémiques », que ces services soient d'ordre économique, culturel ou scientifique.

Connaître le passé pour comprendre le présent

Selon la théorie écologique, deux grandes constantes, l'une d'ordre écophysiological, la seconde de nature écologique permettent de prédire et d'expliquer les variations de diversité biologique d'un système. La première constante, dite de « diversité-énergie » (CURRIE & PAQUIN 1987) montre que la diversité d'un système dépend étroitement de l'énergie dont il dispose, laquelle peut être mesurée par l'évapotranspiration qui dépend des températures et des précipitations. On devrait donc pouvoir prédire la richesse spécifique d'un système à partir de cette métrique simple (LATHAM & RICKLEFS 1993). La seconde grande constante, démontrée dès le début du siècle dernier par le suédois Arrhénius, est la relation qui existe entre la richesse d'un système et la quantité d'espace sur lequel il se déploie, cette richesse doublant, en moyenne, quand la surface du système décuple. Comment tester les hypothèses que génèrent ces lois s'agissant de la forêt méditerranéenne et quels enseigne-

Fig. 1 :

Cette représentation des trois grands blocs forestiers tropicaux et des trois grands blocs forestiers boréaux illustre les connexions passées entre tropiques et régions tempérées pour l'Amérique du Nord et l'Asie et l'absence de connexions entre Afrotropiques et Europe. Celle-ci s'explique par les barrières naturelles que sont le Sahara, la mer, les montagnes.. et qui sont à l'origine des différences dans les nombres d'arbres et d'oiseaux entre les trois régions.



ments peut-on en tirer ? On peut le faire en mettant en perspective l'aire méditerranéenne dans le contexte macrogéographique des grands biomes forestiers de l'Hémisphère Nord, celui d'Europe englobant la région méditerranéenne.

Tout comme les régions tropicales comportent trois énormes blocs forestiers, l'un en Amérique du Sud, l'autre en Afrique tropicale et le troisième en Asie de l'Est-Australasie, l'hémisphère boréal comprenait également, avant leur déforestation massive par les humains, trois blocs forestiers qui en étaient le pendant : le bloc européen ($1,2 \cdot 10^6$ km²), le bloc est-Asiatique ($1,2 \cdot 10^6$ km²) et le bloc du nord-est de l'Amérique du Nord ($1,8 \cdot 10^6$ km²) (WALTER 1979). Or, ces trois blocs connurent la même histoire évolutive avant que les continents de l'ancienne Laurasie se séparent, il y a 70 millions d'années, sous l'effet de la tectonique des plaques, ce qui explique les ressemblances de leurs flores puisqu'elles sont issues des mêmes souches qui étaient largement distribuées sur ce supercontinent d'origine. En raison de cette histoire commune partagée sous des bioclimats semblables et sur des superficies du même ordre de grandeur (les deux constantes évoquées plus haut), les flores forestières devraient être à peu près aussi diversifiées sur les trois blocs forestiers de l'hémisphère Nord. Or c'est loin d'être le cas, les forêts d'Europe étant considérablement appauvries par rapport à celles des deux autres blocs puisqu'on ne compte que 124 espèces d'arbres en Europe contre 729 espèces dans les forêts d'Asie de l'Est et 253 dans celles d'Amérique du Nord-Est (LATHAM & RICKLEFS 1993, Cf. Tab. I et II).

Le fait que le même phénomène d'appauvrissement se retrouve dans d'autres groupes comme les oiseaux, avec 500 espèces en Europe contre 1000 en Asie de l'Est et 725 en Amérique du Nord-Est (BLONDEL 2018), suggère que les mêmes causes sont à l'origine des mêmes anomalies concernant deux groupes indépendants d'organismes. De plus, si l'effet surface était déterminant, c'est le bloc américain et non le bloc asiatique qui aurait la richesse en espèces la plus élevée puisque c'est lui le plus vaste (18 millions de km² contre 12 millions pour l'autre). Comment expliquer ces anomalies ? Deux hypothèses non exclusives ont été proposées (voir BLONDEL 2018) : la première dispose que les grandes péjorations climatiques du Néogène (23 derniers millions d'années) ont

Niveau taxinomique	Europe	Asie de l'est	Nord-est de l'Amérique du Nord	Hémisphère Nord
Superficies (km ²)	$1,2 \cdot 10^6$	$1,2 \cdot 10^6$	$1,8 \cdot 10^6$	
Ordres	16	37	26	39
Familles	21	67	46	74
Espèces	124	729	253	1 166

frappé plus sévèrement les flores européennes et leurs faunes associées que celles d'Asie de l'Est et d'Amérique du Nord parce que les grandes barrières à la dispersion (chaînes de montagne, mer, désert du Sahara) sont orientées d'est en ouest dans l'Ancien Monde, s'opposant donc aux migrations nord-sud des ceintures forestières lors de grandes crises climatiques, alors qu'elles le sont du nord au sud (Amérique du Nord) ou qu'elles sont absentes (Asie de l'Est) dans les deux autres régions. Les continuités territoriales permettaient donc aux biomes forestiers des régions tempérées d'Amérique du Nord et d'Asie de l'Est de se réfugier dans les régions tropicales à chaque péjoration climatique, ce qu'elles ont fait des dizaines de fois au cours du Néogène, alors que les grandes barrières qui isolent les régions tempérées des zones tropicales de l'Ancien Monde ont entraîné de nombreuses extinctions.

La seconde hypothèse veut que les continuités géographiques tropicales-zones tempérées entre l'Asie de l'Est et l'Asie tempérée, de même qu'entre les zones néotropicales et les zones tempérées d'Amérique du Nord, aient favorisé les échanges sud-nord d'espèces d'origine tropicale, ce que les barrières à la dispersion entre zones tempérées d'Europe et régions afro-tropicales ont empêché de faire. Selon ce scénario qu'on retrouve chez d'autres groupes comme les oiseaux,

Tab. I

Nombre, par niveau taxinomique, des arbres forestiers dans les blocs forestiers tempérés de l'Hémisphère Nord. D'après LATHAM & RICKLEFS 1993.

Tab. II :

Exemples de nombres d'espèces arborées par genre dans les trois grands blocs forestiers de l'Hémisphère Nord. D'après LATHAM & RICKLEFS 1993.

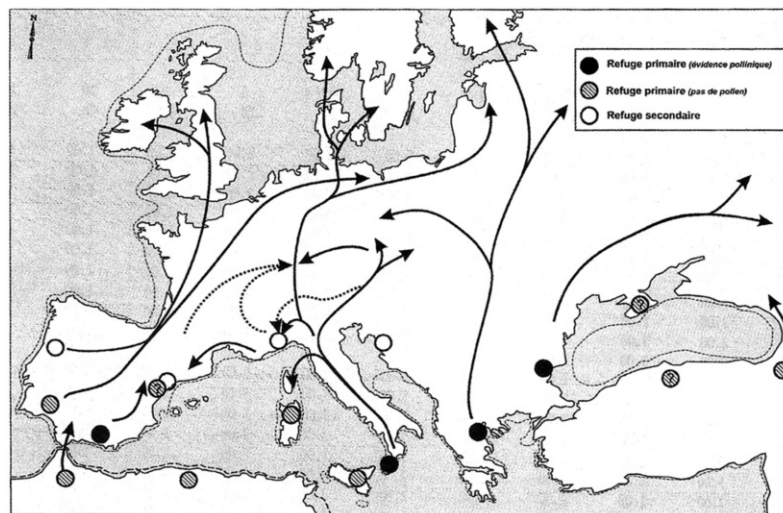
Genre	Nord-est de l'Amérique du Nord	Europe	Asie de l'Est
<i>Acer</i>	10	9	66
<i>Alnus</i>	4	4	14
<i>Betula</i>	6	4	36
<i>Ulmus</i>	3	3	30
<i>Magnolia</i>	8	0	50
<i>Quercus</i>	32	11	21
<i>Tilia</i>	4	3	20

Genre	Nord-est de l'Amérique du Nord	Europe	Asie de l'Est
<i>Ailanthus</i>		+	oui
<i>Catalpa</i>	oui	+	oui
<i>Chamaecyparis</i>	oui	+	oui
<i>Ginkgo</i>		+	oui
<i>Liquidambar</i>		+	oui
<i>Magnolia</i>	oui	+	oui
<i>Metasequoia</i>		+	oui
<i>Paulownia</i>		+	oui
<i>Pseudotsuga</i>		+	oui
<i>Thuja</i>	oui	+	oui

Tab. III :
Exemples de genres présents en Europe à l'Oligocène (+) mais éteints aujourd'hui et présents dans l'un et/ou l'autre des autres blocs forestiers de l'Hémisphère Nord.
D'après LATHAM & RICKLEFS 1993.

beaucoup de taxons d'origine tropicale se sont différenciés dans les régions tempérées après qu'ils se soient dispersés à partir des tropiques. Or ces processus biogéographiques de dispersion dans les régions tempérées à partir des tropiques soulèvent la question cruciale de la barrière du gel dès lors que les changements de climat introduisent cette limite. Il s'agit là d'un caractère clé pour la survie des taxons tropicaux dont la plupart se différencient dès le Crétacé supérieur mais surtout au Paléogène, à des époques où la plus grande partie de la planète était exempte de gel. La mise en place du climat méditerranéen actuel, qui se caractérise par le renforcement du contraste des saisons, une accentuation de la sécheresse estivale et surtout l'abaissement des températures hivernales en-dessous du point de congélation, se fait entre 3,5 et 2,4 Millions d'années, au cours du Pliocène, condamnant de nombreux groupes et espèces d'origine tropicale à se replier sous les tropiques ou à dis-

Fig. 2 :
Reconstitution des refuges et des routes de recolonisation postglaciaire des chênes caducifoliés européens et méditerranéens.
D'après Petit et al. 2002.



paraître. De fait, HERRERA (1992) estime que quelque 45 genres de végétaux ligneux présents au Néogène (début du Pliocène) durent quitter définitivement la région, ce que firent également des dizaines de familles d'oiseaux qu'on ne trouve aujourd'hui que sous les tropiques alors qu'ils étaient largement répandus en Europe jusqu'à la fin du Miocène (BLONDEL & MOURER-CHAUVIRÉ 1998). Le développement des forêts a donc nécessité le franchissement de cette barrière physiologique majeure qu'est la tolérance au gel qui implique l'acquisition de mécanismes biochimiques coûteux pour protéger du gel les tiges et les bourgeons dormants. Une fois acquise, cette tolérance permit la dispersion de taxons ayant évolué dans les régions situées en deçà de la frontière du gel (LATHAM & RICKLEFS 1993). Bon nombre d'éléments méditerranéens d'origine asiatique prirent ainsi la place des flores tropicales qui dominaient les paysages avant que le climat méditerranéen se mette en place.

Ces deux hypothèses sont largement validées par deux séries d'arguments, les uns empruntés aux registres fossiles, les seconds aux méthodes de systématique modernes qui permettent d'identifier le mode et le tempo de différenciation des clades et des espèces (phylogénies moléculaires). S'agissant des premiers, les flores fossiles révèlent qu'effectivement, les forêts européennes, notamment les forêts méditerranéennes, étaient beaucoup plus diversifiées qu'aujourd'hui au cours du Tertiaire, au moins jusqu'à la fin du Pliocène, confirmant ainsi l'hypothèse d'extinctions différentielles au cours de la période Néogène de refroidissement. De fait, la plupart, sinon tous les genres perdus d'Europe depuis la fin du Tertiaire existent encore aujourd'hui en Asie de l'Est et/ou en Amérique du Nord (Cf. Tab. III) ce qui fait remonter l'origine des anomalies de diversité entre ces trois grands blocs à des périodes beaucoup plus anciennes que les vicissitudes climatiques du Quaternaire qui ont débuté beaucoup plus tard, il y a 1,8 million d'années. Des trois grandes régions forestières tempérées de l'Hémisphère Nord, c'est celle d'Asie de l'Est qui partage la plus longue histoire avec les forêts humides subtropicales et tropicales parce qu'aucune barrière à la dispersion ne s'est jamais opposée aux échanges de taxons. De fait, cette région émerge de façon spectaculaire comme centre majeur de différenciation et de dispersion des arbres tempérés pour l'ensemble de l'Hémisphère

boréal, ce qu'ont bien reconnu et souligné QUÉZEL & MÉDAIL (2003) pour les forêts méditerranéennes. Le fait que toutes les familles d'arbres de l'Hémisphère Nord sauf quatre soient représentées en Asie tempérée indique clairement l'origine asiatique de la plus grande partie de la flore arborée de l'Hémisphère Nord. Seul le genre *Quercus* qui compte 32 espèces en Amérique du Nord, 21 en Asie de l'est, mais 11 seulement en Europe fait exception à cette règle (Cf. Tab. II).

Un héritage forestier issu des glaciations puis modelé par les humains

L'histoire des origines des flores forestières méditerranéennes étant ainsi brièvement campée, faisons un bond d'une dizaine de millions d'années plus tard pour aborder une période cruciale dans l'histoire des forêts d'Europe, celle des grandes glaciations du Quaternaire. L'organisation de la végétation forestière actuelle telle qu'elle se présente aux premiers grands défricheurs du Néolithique, il y a quelque 7 000 ans en Méditerranée occidentale, est en effet déterminée par l'alternance de phases glaciaires et de phases interglaciaires qui se succédèrent au rythme d'un cycle tous les 100 000 ans depuis le début du pléistocène (1,8 Ma). Ces forçages climatiques provoquèrent un va-et-vient des grandes ceintures de végétation et de leurs faunes associées entre l'Europe moyenne et boréale et l'espace méditerranéen. Alors que la plus grande partie de l'Europe et de l'Amérique du Nord devenaient impropres à la survie de ces ceintures pendant les phases glaciaires, l'ensemble du pourtour méditerranéen conserva des bioclimats suffisamment tempérés pour leur servir de refuges. Les trois principaux refuges (refuges primaires) sont les trois grandes péninsules, ibérique, italienne et balkanique, mais aussi les bords de la mer Noire, certains secteurs d'Afrique du Nord, sans compter les îles et de nombreux micro-refuges qu'offrait l'hétérogénéité topographique et climatique de la région. La glaciation du Würm, la plus sévère de toutes et la mieux connue, entraîna une réduction extrême des végétations forestières méditerranéennes. PONS (1984) parle à propos du

Würm final (20 000 – 18 000 BP, Before Present) de l'épisode climatique le plus drastique qu'ait connu la Terre, évoquant un « état zéro durant lequel la végétation a été ramenée, du moins aux moyennes latitudes, à un état minimal qui a en quelque sorte effacé les végétations antérieures ». C'est donc après ces événements climatiques que se sont progressivement mises en place les ceintures actuelles de végétation que trouvèrent les civilisations humaines néolithiques de pasteurs et de cultivateurs. La forêt d'origine fut à ce point modifiée que, selon PONS & QUÉZEL (1998), « le bilan des impacts humains des derniers millénaires en région méditerranéenne se solde aujourd'hui par une végétation qui n'exprime pas fidèlement le potentiel réel du climat et des substrats ».

Le cas des chênes permet d'illustrer les modalités de ces mouvements de grande amplitude (BREWER & al. 2002, PETIT & al. 1997). Chaque fois que les conditions climatiques s'amélioraient après un épisode glaciaire, les espèces regagnaient le terrain qu'elles avaient perdu, sans disparaître de leurs refuges méditerranéens et ces migrations eurent d'importants effets sur leur diversité génétique. En comparant les données polliniques fossiles et les données de l'ADN cytoplasmique, BREWER & al. (2002) et PETIT & al. (2002) ont reconstitué l'évolution de la différenciation génétique et le cheminement géographique (phylogéographie) des différentes espèces de chênes à l'échelle du continent européen (Cf. Fig. 2).

À l'échelle du Sud-Est français, BONIN et ROMANE (1996) ont reconstitué l'histoire des chênes blancs *Quercus pubescens* et des chênes verts *Quercus ilex* (TRIAT-LAVAL 1979, DE BEAULIEU 1984, NICHOLS-PICHARD 1987) au cours des derniers millénaires, à partir des pollens stratifiés dans les tourbes et sédiments de la région. Les grains de pollen à feuillage caduc apparaissent dès 13 000 ans BP de façon discontinue dans les Alpes Maritimes. Vers 1200 BP, les taux de pollen deviennent constants, indiquant l'existence d'un véritable étage collinéen ou supra-méditerranéen selon la terminologie actuelle. Le chêne blanc semble atteindre son extension maximale au Boréal (9250 BP) et à l'Atlantique (6800 BP). Mais durant cette période apparaissent dans les Alpes Maritimes et les Pyrénées Orientales des pollens de chêne vert qui constitue à cette époque des populations de moyenne montagne. Le développement en Provence de

cette espèce ne se fera que vers 8200 BP avec la disparition de *Juniperus* et *Ephedra* et quelques autres espèces. Puis les progressions du chêne vert se feront à la faveur du déclin puis de l'effacement du chêne pubescent. BONIN et ROMANE (1996) confirment ce mécanisme de complémentarité des réponses entre les deux essences. Malgré la pression humaine importante dès la fin du XIX^e siècle et au début du XX^e siècle, à aucun moment, le chêne vert ne supplante vraiment le chêne pubescent.

Les mêmes processus ayant opéré pour les différents taxons, le bassin méditerranéen est devenu un « hot spot » d'espèces forestières et une matrice de diversité génétique, avec 290 espèces forestières en Méditerranée contre 135 seulement pour les régions non méditerranéennes (voir aussi FADY & MEDAIL 2004). Les influences climatiques post-wurmienne ont été déterminantes pour expliquer l'originalité des forêts méditerranéennes (HEWITT 1999). Leur localisation constitue l'une des clefs de la composition et de la répartition des grandes structures forestières actuelles (PONS 1984).

La forêt méditerranéenne aujourd'hui

Quelle qu'ait été l'importance de l'impact humain qu'elle subit, la forêt méditerranéenne n'a pas d'équivalent ailleurs dans l'Hémisphère boréal sauf en Californie. Comparés aux assemblages forestiers beaucoup plus homogènes qu'on trouve dans la

Photo 1 :
Chênaie de PIRIO
en Corse.
Photo J. Blondel.



zone némorale d'Europe, les forêts méditerranéennes restent taxinomiquement bien plus diversifiées avec de nombreuses espèces de chênes, de cèdres, de pins et de sapins. Pour ne parler que de la France méditerranéenne, les trois grands ensembles de groupements forestiers qui se sont progressivement mis en place et qui sont aujourd'hui valorisés pour les services écosystémiques qu'ils rendent sont :

– **les forêts sclérophylles** dominantes à l'étage méso-méditerranéen avec, comme espèces majeures, les chênes vert, liège et kermès. Ces forêts, dont la couverture était très discrète à l'aube de l'Holocène, doivent leur extension à l'intensification de l'action humaine plus qu'à des modifications climatiques. Après plus d'un demi-siècle de non-usage, ces forêts sclérophylles se modifient peu à peu par une implantation progressive d'essences caducifoliées. Il sera intéressant d'observer si la dynamique actuelle sera ralentie, voire renversée par le changement climatique en cours ;

– **les forêts caducifoliées** sont classiquement considérées comme définissant un étage supra-méditerranéen où elles sont essentiellement constituées par diverses espèces de chênes, puis par le hêtre dans l'étage méditerranéen montagnard. En dehors de l'étage supra-méditerranéen ces formations sont peu développées, notamment en raison d'une exploitation précoce dès le Néolithique. L'intense déprise rurale actuelle favorise leur réinstallation aux dépens de la forêt sclérophylle ;

– **les forêts à conifères montagnards** sont présentes à l'étage montagnard-méditerranéen, au-dessus de 1200-1600 m avec, comme essences dominantes, le pin noir (*Pinus nigra*), le cèdre (*Cedrus atlantica*), réintroduit en France après son éradication d'origine climatique lors de l'interglaciaire Riss – Würm et le pin à crochets (*Pinus uncinata*).

Histoire de quelques espèces forestières emblématiques

Les forêts méditerranéennes ont été profondément modifiées depuis le Néolithique par le caractère méditerranéen du climat et par la pression anthropique (NAVEH & LIEBERMAN 1984). C'est à cette époque qu'ap-

paraît le premier impact majeur de l'Homme sur la végétation — la révolution néolithique — comparable à la révolution industrielle de la fin du XIX^e siècle (LE HOUEROU 1980). Dans ce contexte, il n'est pas inutile de rappeler l'histoire de quelques taxons méditerranéens qui ont fait l'objet d'articles dans *Forêt Méditerranéenne* et de suivre l'évolution des connaissances sur l'écologie de ces forêts. Ce sont les paléobotanistes et paléo-écologues qui ont apporté les informations les plus solides concernant les espèces caractéristiques du paysage méditerranéen remettant parfois en cause des idées reçues.

Le pin d'Alep

Selon PONS (1992), le pin d'Alep a eu un ancêtre (*Pinus coquandii*) identifié dans le stampien de la région d'Aix-en-Provence voici 25 millions d'années. VERNET (1980) trouve le pin d'Alep dans le Var de 11000 à 8000 BP, puis à différents niveaux dans la chaîne de la Nerthe (PONS & THINON 1987). On trouve aussi à la fin du pléniglaciaire des stations où le pin d'Alep, le chêne vert et le chêne pubescent apparaissent ensemble. Le pin d'Alep est donc indigène. Si l'on s'en tient aux témoignages apportés par les sédiments : « *il a connu des périodes de prospérité alternant avec des phases de discrétion* » (PONS 1992) certainement dues à des variations climatiques.

Les cèdres

La présence d'un cèdre européen, très proche des espèces actuelles, est attestée au Pleistocène ancien, entre 700 000 et 500 000 BP (PONS 1998). Au cours des 120 derniers millénaires, *Cedrus libani* et *Cedrus atlantica* montrent un développement appréciable avec des potentialités importantes dans l'étagement altitudinal de la végétation (SUC 1989). L'optimum du cèdre se situe alors entre le maximum de *Tsuga* et celui d'*Abies*. COMBOURIEU-NEBOUT *et al.* (2000) signalent la présence du cèdre dans les périodes interglaciaires, dans l'Apennin lucano-calabrais. BEN TIBA et REILLE (1982) notent sa présence dès 37 700 BP avec un optimum au tardiglaciaire, en Kroumirie. Il n'aurait migré qu'ultérieurement vers le Moyen Atlas. Il est aussi très présent durant la même période en Turquie (BOTEMA 1986 in QUÉZEL & MÉDAIL 2003). Sa disparition de la partie



Photo 2 :
Le pin d'Alep,
une espèce indigène
de la région
méditerranéenne
française.
Photo D.A.

nord-occidentale du bassin méditerranéen est certainement due à une période aride peu propice à cette espèce.

Le pin noir

Il constitue l'un des taxons les plus représentatifs du couvert forestier méditerranéen. Sous ce nom générique, on trouve au moins six espèces ou sous-espèces de pins selon les auteurs : *Pinus nigra nigra (austriaca)*, *Pinus pallasiana*, *Pinus laricio*, *Pinus dalmatica*, *Pinus mauretanica*, *Pinus salzmanni*. Il y a donc un complexe taxonomique incontestable accentué par une grande variabilité biochimique (QUÉZEL &

Photo 3 :
Cédraie du Ventoux.
Photo J.B.





Photo 4 :
Zeenaie de Kroumirie
dégradée par les actions
anthropiques.
Photo G. Bonin.

MÉDAIL 2003, FADY *et al* 2010). La répartition géographique de la super-espèce pin noir au sens large couvre toute la rive Nord de la Méditerranée et le Maghreb et s'étend jusqu'à la Crimée. Cette aire très fragmentée soulève un certain nombre d'interrogations quant à son histoire. Selon FADY *et al* 2010, les premiers fossiles d'un pin noir ont été identifiés dès le Miocène (soit 20 MA). Des cônes fossiles ont été trouvés dans les sédiments pliocènes de l'Hérault (ROMAN-AMAT 1984). Ce sont les variations climatiques du Quaternaire qui seraient à l'origine de l'aire discontinue actuelle. Les différentes sous-espèces sont interfertiles ce qui peut être considéré comme l'argument justifiant l'existence d'une seule espèce initiale. La position

Photo 5 :
La forêt de pin laricio de
l'Ospedale en Corse.
Photo D.A.



au niveau des étages de végétation va dans le même sens (étages supra-méditerranéen et montagnard) de sorte que tous les pins noirs ont le même profil bioclimatique sur l'ensemble de l'aire initiale. Mais ils n'ont pas les mêmes exigences édaphiques selon les sous-espèces. Il faut remarquer aussi que les différentes sous-espèces s'intègrent à des entités biogéographiques bien identifiées. Ainsi, le pin laricio (de Corse comme celui de Calabre) appartient à une entité biogéographique centro-méditerranéenne. Le *Pinus dalmatica* du massif du Pollino en Basilicate (sous-espèce très localisée dans ce massif donc souvent ignorée, voir PENNACHINI & BONIN 1975) s'intègre, avec son homologue de Croatie et zones limitrophes, à une entité italo-balkanique caractérisée par un même cortège floristique de part et d'autre de l'Adriatique. Par ailleurs, l'importance des reboisements de *Pinus austriaca* a amené bien des confusions au niveau des échantillonnages sur le terrain en de nombreux endroits. Il est parfois difficile de repérer les stations de pin noir naturel (exemple pour le pin de Villetta-Barrea dans les Abruzzes) des pins noirs de reboisements.

Les chênes

Les chênes ont été cantonnés dans les refuges que nous avons évoqués plus haut, lors des glaciations. Dans ce scénario, « *ce sont les représentants du genre Quercus qui jouent le rôle majeur mais non unique* » (QUÉZEL & MÉDAIL 2003). Selon QUÉZEL et BONIN (1980), il y aurait approximativement 25 espèces de chênes caducifoliés que l'on peut regrouper en quelques ensembles en fonction de leur répartition géographique : un ensemble ibéro-maghrébin, un autre, septentrional subméditerranéen, un troisième centro-méditerranéen et, enfin, un ensemble est-méditerranéen. Cette situation montre la complexité de la dynamique de colonisation de ces chênes. Il reste aussi beaucoup à dire sur les justifications de la présence de *Quercus ilex* et de *Quercus pubescens* dans les mêmes groupements. En effet, ils cohabitent souvent dans certaines de nos forêts. Les palynologues ont constaté, en Corse, l'alternance de phases à chêne vert et de phases à chêne pubescent sur le même site. MONNIER *et al* (2012) montrent qu'ils n'ont pas les mêmes exigences environnementales et les mêmes traits de vie. Ce qui peut conforter les observations des palynologues.

Les espèces forestières et le bioclimat méditerranéen

Ces taxons (et d'autres) confirment par leur histoire, leur lien étroit avec le bioclimat méditerranéen. Celui-ci a fait l'objet d'une littérature abondante. On peut évoquer à ce sujet les travaux D'EMBERGER (1930, 1955), de BAGNOULS et GAUSSEN (1953- 1957) mais aussi de GIACCOBE (1959), de DAGET (1977) et de bien d'autres.

Le régime pluviométrique autant que la saison sèche estivale, caractérisent le bioclimat méditerranéen. Dans un contexte où les pluies de printemps et d'automne sont souvent très abondantes, s'en tenir aujourd'hui, à ne parler que de la saison sèche estivale comme élément déterminant de la méditerranéité, est sans doute un peu restrictif. C'est, peut-être, un des sujets à propos desquels on peut discerner une évolution sensible depuis plus d'un demi-siècle (dans la revue *Forêt Méditerranéenne* et ailleurs). Trente années de données météorologiques en région lucano-calabraise montrent (BONIN 1978) qu'à tous les étages de végétation, du méditerranéen inférieur au montagnard - méditerranéen, il existe une saison sèche estivale, plus ou moins longue certes et plus ou moins prononcée. Mais on peut constater aussi que ce sont les apports de pluies d'automne et de printemps qui discriminent le mieux les étages de végétation. On peut remarquer aussi que les aléas pluviométriques fréquents (voir TABEAUD *et al* 2003) contribuent à accentuer l'hétérogénéité du couvert forestier. La saison sèche estivale est donc un élément essentiel, mais le bilan hydrique des saisons précédentes l'est aussi. En dendroclimatologie, F. SERRE-BACHET (1982) avait montré que la croissance optimale du pin d'Alep était liée aux quantités de pluie de l'année précédente. Cependant, le changement climatique avéré est susceptible de modifier cette interprétation des données bioclimatiques.

Le problème essentiel concernant la région méditerranéenne aujourd'hui, est la remise en cause de nos considérations sur le bioclimat. JACQ a montré (dans *Forêt Méditerranéenne* en 2008) que le changement climatique amènera un réchauffement des températures annuelles mais surtout un réchauffement maximal en été. Cette situation sera accompagnée d'une diminution très sensible des précipitations ce qui entraînera

des sécheresses plus importantes avec un assèchement important des sols, scénario déjà annoncé par GIBELIN et DECQUE (2003). Les conséquences de ce scénario avaient été annoncées par BARBERO et QUÉZEL en 1995 et depuis confirmées par d'autres phytoécologues. Cette situation pose le problème de la gestion du couvert forestier afin de mieux résister à la sécheresse. JOFFRE et RAMBAL (1993) abordaient la question en s'appuyant sur l'exemple des *dehesas*.

La dendroécologie a permis de reconstituer les conditions climatiques à partir des données de cernes et la mise en place de longues séries de cernes issues de matériel fossile. Dans *Forêt Méditerranéenne*, SERRE-BACHET (1992) pouvait rendre compte de la variabilité naturelle des climats et des systèmes écologiques en s'appuyant sur ces reconstitutions. Ces travaux initialement développés sur le pin d'Alep, se sont étendus ensuite, sur les chênes et sur d'autres espèces (TESSIER *et al* 1991) plus longévives. Plusieurs reconstitutions des températures ont permis de préciser l'originalité du climat de la Méditerranée occidentale vis-à-vis du reste du bassin méditerranéen.

Dynamique et fonctionnement des écosystèmes forestiers méditerranéens

Le caractère particulier des forêts méditerranéennes ne peut se comprendre qu'à partir de leur histoire. Mais il ne faut pas oublier les travaux de BRAUN-BLANQUET dont l'essentiel de l'œuvre a porté sur la description des groupements végétaux du Sud-Est français. Il fut relayé ensuite, par une cohorte de phytosociologues et de phytogéographes qui ont travaillé tout autour du bassin méditerranéen, mettant en évidence la grande diversité des groupements forestiers, leur originalité et leur richesse par comparaison aux formations médio-européennes. C'est donc, à partir de la connaissance des principales essences forestières et des groupements végétaux qui les accompagnent que s'est édifée la notion de succession. Le processus successional est principalement étudié au plan des modifications de la composition spécifique (BONIN *et al* 1983a, BARBERO *et al*, 1987, DEBUSSCHE *et al* 1999). Cette prise en compte de la dynamique du couvert végétal a

permis de prendre conscience des modalités des processus d'évolution de la végétation.

La dynamique du couvert forestier méditerranéen a été abordée, au cours des décennies écoulées à deux échelles.

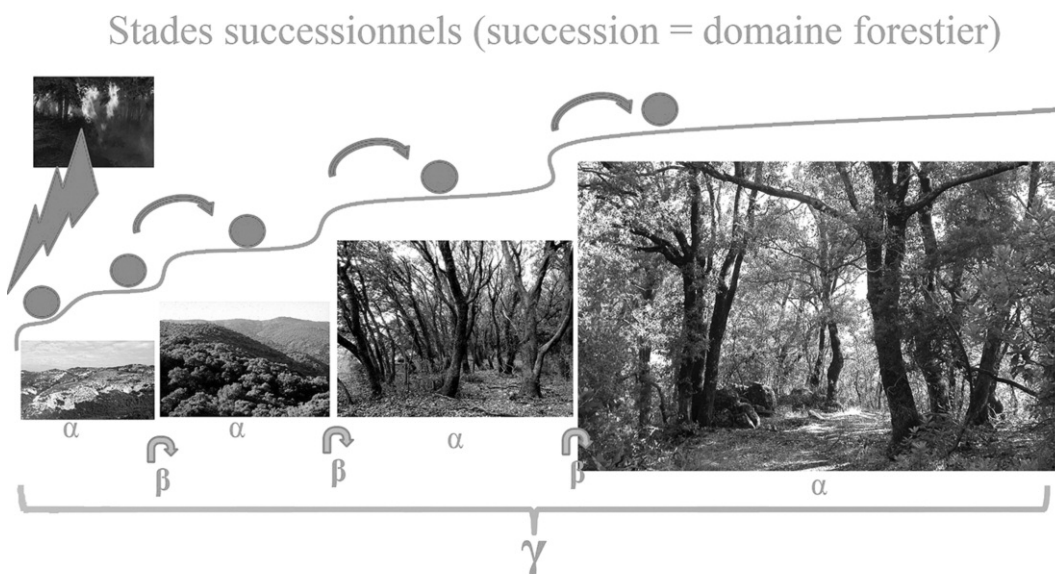
A l'échelle des territoires

Dans un contexte climatique « stable », la couverture végétale suit une évolution dynamique progressive qui aboutit à un groupement forestier en équilibre (ou supposé tel). Cette évolution peut être régressive sous la pression de perturbations diverses. Les successions sont toujours qualifiées de secondaires en région méditerranéenne puisqu'elles ont été impactées par l'homme dans la quasi-totalité des cas. Les successions conduisent l'écosystème à une complexité de plus en plus grande, bien que la disparition des stades transitoires puisse réduire cette complexité. Ceux-ci ont été plus ou moins bien identifiés, analysés et modélisés à de nombreuses reprises dans la littérature écologique (LEPART et ESCARRE, 1983, DELCOURT *et al.* 1983 entre autres). La végétation méditerranéenne constitue un ensemble hétérogène où se superposent des écosystèmes plus ou moins différenciés en fonction de la date de leur structuration, et de l'intensité de l'action de l'Homme. Celui-ci a joué un rôle déterminant dans les processus dynamiques en favorisant ou en freinant l'évolution de la couverture végétale à certains niveaux ou en modifiant les trajectoires (ce qui fut observé dans le maquis corse et

dans les Maures). Les incendies répétés ont été des perturbateurs de la dynamique (arguments abordés par ailleurs par PONS & THINON 1987). Cette mécanique n'est donc pas parfaitement « huilée » et offre encore des sources de réflexion d'autant que le changement climatique peut provoquer des dérives importantes des trajectoires dynamiques dans l'avenir (Cf. Fig. 3).

A l'échelle du territoire, l'approche ne peut se faire qu'à partir de l'analyse du paysage. Le paysage est le résultat, à un moment donné, de multiples processus, d'interactions, d'ajustements toujours recommencés entre les pratiques de sociétés et les processus écologiques (MARTY *et al.* 2004). L'écologie du paysage née en 1939, a véritablement pris son essor au cours des années 1980. Sans reprendre l'historique de ce courant de l'écologie et de ses différentes tendances, rappelons les ouvrages de FORMAN & GODRON (1981) et BUREL & BAUDRY (2000) qui en résument les concepts et méthodes avec quelques différences de conception. Les milieux « naturels » et les espaces ruraux ont subi des changements profonds au cours des deux derniers siècles et le territoire méditerranéen tout particulièrement (voir travaux de SIMON & PECH 2003 à la Montagne de Lure, DEBUSSCHE *et al.* 1999). Ces transformations ont considérablement modifié la physionomie paysagère et la diversité biologique (BARBERO, QUÉZEL 1990, LEPART *et al.* 1994) Les éléments qui amènent la transformation des paysages sur les rives nord de la Méditerranée ont été évoqués par VIGNERON

Fig. 3 : Après une perturbation, par exemple un incendie, la forêt passe par une série de stades (1 à 4) qui, tous ensemble, constituent le « domaine forestier ». Chaque stade est caractérisé par une diversité alpha (α) ; le changement de diversité qu'implique le passage d'un stade à l'autre est quantifié par la diversité beta (β) et la diversité d'ensemble du domaine forestier est la diversité gamma (γ), qui est « l'héritage » de biodiversité légué par l'histoire.



(1994). Ils ont fait par ailleurs, l'objet d'un programme de recherche du CNRS intitulé « Zone atelier arrière-pays méditerranéens » (2002-2006). Cette évolution des paysages méditerranéens a plusieurs causes : l'abandon d'une partie des terres agricoles laissant une mosaïque d'habitats aux dynamiques initiales souvent liées à l'histoire des parcelles et à la nature des cultures qui ont précédé l'abandon. TATONI *et al* (1994) ont suivi la recolonisation des terrasses de culture abandonnées dans la région provençale, soulignant la diversité des réponses dans les années qui suivent l'abandon. Il faut associer à cela la restructuration foncière des exploitations agricoles associée à une déprise spectaculaire, surtout dans les arrière-pays. Ces éléments laissent un territoire dont l'hétérogénéité amène la mise en place d'un patchwork d'écosystèmes. Cette hétérogénéité a été prise en compte par différentes méthodes (LACAZE *et al* 1984) On peut assimiler cette situation paysagère à l'écocomplexe de BLANDIN et LAMOTTE (1985-1988) correspondant aux paysages anthropiques ou au métaclimax de BLONDEL (1986) qui est l'ensemble des taches d'habitats qui se succèdent le long d'une succession écologique initiée par une perturbation naturelle. Cette hétérogénéité est due à une diversité de situations liées aux activités humaines, à la nature du sol, à son bilan hydrique et à la nature des cultures qui ont précédé l'abandon. Avec le temps, celle-ci s'estompe avec l'installation en premier lieu, d'un couvert forestier expansionniste entraînant la fermeture des paysages, puis d'un couvert correspondant à un modèle de résistance (forêts sclérophylles) ou de stabilisation (espèces caducifoliées).

Au sud de la Méditerranée, la situation est différente compte tenu des conditions socio-économiques des populations rurales et des conditions climatiques plus défavorables. Les causes se résument en un triptyque largement explicité : défrichage sauvage pour gagner des surfaces cultivables, prélèvement excessif de bois de chauffage, et sylvo-pastoralisme intensif et anarchique. Les articles concernant les formations forestières du Maghreb soumis à la revue *Forêt Méditerranéenne* témoignent tous d'une situation dramatique où parfois les seuils de résilience sont définitivement dépassés. L'article de BARBERO & QUÉZEL (1995) déjà cité, donne une prédiction inquiétante du futur de la couverture végétale au Maghreb. ELHAMROUNI A., en 1992, avait fait une ana-



lyse approfondie de la dynamique régressive des végétations préforestières et forestières de la Tunisie. Il soulignait le rôle majeur du surpâturage, élément déterminant de la dégradation, en prenant en compte le niveau de production des formations arborées, leur capacité de charge comparée à la charge réelle.

La dynamique à l'échelle locale

A cette échelle, la succession conduit l'écosystème à une complexité de plus en plus grande dans laquelle les mécanismes fonctionnels sont animés par de nombreux éléments qui interagissent. Du point de vue des bilans énergétiques, des flux de nutriments, des caractéristiques biologiques et de la structure des communautés, on observe une très grande variabilité entre les stades de la succession. « L'effet de chaîne », joue un rôle important. Le processus successional est principalement étudié au plan des modifications de la composition spécifique (DEBUSCQUE *et al* 1999). En région méditerranéenne, les études qui ont tenté d'appréhender les processus fonctionnels accompagnant le remplacement progressif des espèces pionnières par des espèces de stades plus tardifs ne se sont développées qu'au cours des trente dernières années. Toute augmentation dans le niveau des ressources minérales conduit à l'installation d'espèces nouvelles (AERTS & BERENDSE 1988) qui à leur tour, modifient les teneurs relatives en

Photo 6 :
Rejets de chêne vert à
Aureille dans les Alpilles.
Photo J.B.



Photo 7 :
Installation
dans la chênaie verte.
sur le site expérimental
de Puéchabon (Hérault).
Photo D.A.

éléments minéraux du sol (BONIN *et al* 1983b). De nombreux travaux ont apporté des informations sur tel ou tel aspect de ces processus. Les étapes « préforestières » de cette dynamique (fruticées, maquis et garrigues) jouent un rôle déterminant en facilitant les semis d'arbres dans les habitats ouverts (GAVINET *et al* 2016). L'élément initial relève de la compétition entre espèces, étroitement lié, en premier lieu, aux potentialités de dissémination de celles-ci mais aussi aux transformations des ressources minérales.

Les flux de nutriments, les caractéristiques biologiques et la structure des communautés, sont caractérisés par une grande variabilité entre les différents stades de la succession. Diverses recherches sur des espèces méditerranéennes l'ont montré. Ainsi, en Provence, BALLINI & BONIN (1994-1995) décrivent la régénération, la structure, la productivité et la dynamique des bioéléments dans les formations à *Ulex parviflorus* illustrant les évolutions des relations sol-plante en fonction de la dynamique. ROBLES (1998) analyse quelques aspects du passage des cistaies au stade plus évolué dominé par la bruyère arborescente dans les Maures. Des suivis sur le bilan en nutriments chez le chêne vert, dans des environnements différents, montrent des variations importantes des concentrations en minéraux dans la feuille. En termes d'allocation de ressources,

un rapport est établi entre production foliaire et production en bois en fonction de différentes situations écologiques. La connaissance des indices foliaires permet d'affiner les estimations de biomasse. Ces travaux montrent que *Quercus ilex* peut s'adapter à des environnements différents et fait preuve d'une certaine plasticité. C'est aussi le cas pour d'autres essences forestières méditerranéennes, mais pas pour toutes.

Le compartiment litière est une interface essentielle entre la végétation et le sol sous toutes les latitudes. Dans les forêts méditerranéennes, cette interface joue un rôle capital. Elle a fait l'objet de nombreuses recherches au cours des dernières décennies. La diversité des formations végétales sur des substrats différents, avec des couverts variés (pins, espèces sclérophylles et caducifoliées) entraîne des évolutions différentes dans les processus de dégradation. Ce compartiment joue un rôle important dans la dynamique des bioéléments. Il est très sensible aux conditions extérieures, en particulier à la sécheresse estivale qui provoque un arrêt de la fragmentation des feuilles par les microarthropodes du sol (POINSOT-BALAGUER 1976 - 1985) qui interfère sur leur décomposition en influençant les processus enzymatiques dus à des bactéries et des champignons (PERISSOL 1992, 1994, CRIQUET S. *et al* 2000). Le changement climatique devrait encore aggraver le blocage estival de la décomposition en particulier pour les litières d'espèces sclérophylles (chêne vert et chêne-liège) dont la dégradation sera alors plus difficile.

Une autre cause de la variabilité des phénomènes de succession est l'intervention des processus allélopathiques. A la fin du XX^e siècle, les études sur les composés organiques volatils (COV) se sont développées au sein des formations préforestières et forestières méditerranéennes. Les végétaux produisent un grand nombre de métabolites secondaires qui, s'ils n'ont pas de fonctions essentielles pour le développement, jouent un rôle primordial dans les relations entre la plante et son environnement. Certains de ces métabolites, une fois libérés dans le milieu, vont pouvoir exercer une action positive ou négative sur les plantes voisines (BONIN *et al* 2007, FERNANDEZ *et al* 2013). Ils participent donc aux mécanismes de compétition entre espèces constituant ainsi, l'un des rouages de la dynamique. Depuis les années 1990, s'est développée une évaluation des potentialités

allélochimiques de nombreuses espèces méditerranéennes. Les conditions du bioclimat méditerranéen contribuent à amplifier ces processus. Les cistes et le pin d'Alep ont été les espèces privilégiées de ces études (ROBLES *et al* 1999). Les composés organiques volatils peuvent impacter la décomposition de la litière (CHOMEL *et al* 2014). De nombreuses interactions entre production de métabolites secondaires et nutrition minérale, entraînent aussi des modifications des potentialités allélochimiques donc des modifications dans les relations interspécifiques. Tous ces constats montrent la complexité des rouages qui animent le fonctionnement des écosystèmes préforestiers et forestiers méditerranéens.

Apports des sites d'étude privilégiés

L'analyse de ces processus fonctionnels a bénéficié de situations favorables dans le cadre d'études sur les débroussailllements (Défense des forêts contre l'incendie). Les « tranchées pare-feu » situées dans des situations écologiques variées sur toute la Provence calcaire et siliceuse, offraient une abondante quantité de sites dont on connaissait l'histoire, sites qui avaient l'avantage d'avoir, en arrière-plan, un témoin. Le débroussaillage a un effet sur l'augmentation de la biodiversité floristique en zone perturbée (végétaux supérieurs et mousses [HEBRARD *et al.* 1991]). Il a des effets spécifiques immédiats et différés sur le peuplement des arthropodes frondicoles (BIGOT *et al* 1987-1988). L'impact au niveau de la faune de la litière (POINSOT-BALAGUER *et al* 1995) est notable. Ces effets peuvent être, parfois, très importants. Les caractéristiques édaphiques (BONIN *et al* 1991, ROBLES *et al* 2000) sont modifiées diversement selon la nature du sol et la couverture végétale. Cette diversité fonctionnelle entraîne une diversité floristique. Ces situations ont permis de prendre la mesure des effets d'une perturbation brutale et sévère dans le cadre de groupements végétaux très différents mais aussi de suivre la dynamique fonctionnelle permettant le retour à la situation initiale. La répétition de ce type de perturbation a entraîné une dégradation progressive de la biodiversité floristique en favorisant la dominance de certaines espèces.

Par ailleurs, la création du site expérimental de Puéchabon dans l'Hérault, a ouvert la



voie à une nouvelle forme de lieux d'observations pérennes concernant les forêts méditerranéennes (RAMBAL 2008). Dédié au chêne vert, ce site a amené quelques années plus tard la création du site de Fontblanche (Bouches-du-Rhône) concernant le pin d'Alep puis celui de Saint-Michel-l'Observatoire (O3HP) dédié au chêne pubescent dans les Alpes-de-Haute-Provence (GAUQUELIN *et al* 2011). Ces trois sites sont le cadre d'expérimentations multiples. L'étude des effets du changement climatique constitue un de leurs sujets majeurs. Des installations importantes permettent de suivre le cycle du carbone dans les trois types de formations étudiées mais aussi l'effet de la sécheresse estivale, plus ou moins prononcée, sur les espèces végétales en place. Le pin d'Alep reste encore le support privilégié en matière d'informations sur le climat et les effets du changement climatique sur le site de Fontblanche (VENNETIER *et al* 2011).

Des recherches en cours

En dendroclimatologie, une collaboration a été établie avec des généticiens (INRA-Avignon) sur le groupe des pins noirs, fondée sur la comparaison de nombreuses sous-espèces et provenances. Installés dans des plantations comparatives qui ont permis d'évaluer la diversité fonctionnelle et évolutive, ces pins offrent une alternative au dépérissement du pin sylvestre et du sapin, lié au réchauffement. Par ailleurs, la collaboration avec les écophysiologistes a été poursuivie

Photo 8 : Système d'exclusion d'eau de pluie dans un peuplement de pin d'Alep sur le site expérimental de Fontblanche (Bouches-du-Rhône).
Photo D.A.

sur les observatoires de recherche en environnement de Fontblanche, Puéchabon et Saint-Michel-l'Observatoire. Un résultat probant est la démonstration d'un gain de plus de quatre semaines de la durée d'activité cambiale du pin d'Alep au cours des 40 dernières années (GUIBAL, communication personnelle 2018). Les travaux en cours sur le cycle du carbone dans ces trois sites sont intégrés dans des programmes internationaux qui regroupent les données d'un grand nombre de stations pour un traitement global.

Conclusion

Le caractère spécifique des forêts méditerranéennes a été mis en évidence depuis plus d'un demi-siècle. On ne peut pas comprendre la situation actuelle de ces forêts sans en retracer leur histoire complexe et sans souligner leurs caractéristiques actuelles. Depuis SEIGUE, PONS et QUÉZEL (et quelques autres), le profil de ces formations a été bien précisé. La biogéographie des groupements, la répartition des essences forestières dans le bassin méditerranéen soulèvent encore aujourd'hui des questionnements auxquels tentent de répondre les écologues avec des méthodes et des techniques nouvelles (par exemple GIOVANNELLI 2017) à propos de « l'histoire évolutive et de la diversité du pin noir à l'échelle de son aire de répartition ». Les transformations des approches en écologie sont concomitantes à l'émergence de grands problèmes d'environnement (changement climatique et perte de diversité biologique). Le monde méditerranéen est particulièrement concerné. Dans ce contexte, il convient de poser un certain nombre de questions relatives à l'évolution des démarches en écologie méditerranéenne. Quel est l'impact de la biodiversité sur le fonctionnement et la productivité des écosystèmes méditerranéens ? Comment la biodiversité est-elle liée au fonctionnement des écosystèmes dans différentes zones biogéographiques (voir projet FUN-BIOME information MEDAIL 2018) ? Un certain nombre d'expériences sont venues étayer l'hypothèse selon laquelle la biodiversité exerce un effet positif sur le fonctionnement des écosystèmes. La plupart des observations ont été faites sur des formations herbacées (TILMAN *et al* 1996). Quelques unes l'ont été sur des groupements forestiers

méditerranéens (PREVOSTO & RIPERT 2011). Les études actuelles tentent de tenir compte des contraintes énergétiques, d'interactions et de dynamiques loin de l'équilibre, modifiant ainsi les conclusions antérieures sur la stabilité des systèmes écologiques complexes. L'évolution progressive ou régressive des couverts forestiers méditerranéens entre dans ce contexte. L'analyse des traits démographiques des espèces et en particulier de ceux concernant la dispersion et la variabilité du recrutement dans l'espace et dans le temps, est un moyen efficace pour aborder les processus de coexistence, de remplacement et de diffusion des espèces dans des paysages subissant des perturbations naturelles (LAVOREL & CHESSON 1995). Les observations générales sont-elles applicables au contexte méditerranéen ? Les prédictions annoncent une extension de la saison sèche. Ceci impactera les cycles de matière et de nutriments et particulièrement les interactions bactéries-mycorhizes dans les litières gérant la disponibilité des éléments minéraux dans les transferts sol-plante (SANTONJA *et al* 2015). Quel sera le bilan du cycle du carbone au sein des différents types de forêts méditerranéennes ? Ces forêts sont-elles émettrices ou puits de carbone ? La question se pose particulièrement pour les formations sclérophylles (ZRIBI *et al* 2017) Peut-on répondre globalement oui, compte tenu de l'hétérogénéité des formations forestières méditerranéennes ?

Seules les longues séries d'observations permettent de décrire les évolutions naturelles et perturbées des écosystèmes. Cela justifie la création de stations d'études comme Puéchabon ou l'O3HP, mais aussi des investigations suivies sur les formations préforestières plus diversifiées dans le contexte méditerranéen, plus faciles à suivre. Mais ceci implique aussi que l'on enchaîne les connaissances relatives à un même sujet. Un très grand nombre d'entre elles, ont été accumulées puis parfois oubliées injustement depuis plusieurs dizaines d'années. Ce texte montre que l'on peut relier des travaux écologiques de différentes périodes. Les évolutions techniques actuelles permettent d'aller plus loin dans la connaissance de l'écologie des forêts méditerranéennes sans pour autant faire table rase des acquis du passé.

J.B., G.B.

Jacques BLONDEL
Directeur de recherche
émérite
CEFE-CNRS,
Montpellier
Forêt
Méditerranéenne
Mél : jac.blondel@
wanadoo.fr

Gilles BONIN
Professeur émérite
de l'Université
de Provence
Forêt
Méditerranéenne
Mél : bonin.gilles@
wanadoo.fr

Bibliographie

- Aerts R., Berendse F., 1988. The effect of increased nutrient availability on vegetation dynamics in wet heathlands. *Vegetatio*, 76 : 63-69.
- Bagnouls F., Gaussen H., 1953. Saison sèche et indice xérothermique. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 88, 193-259.
- Bagnouls F., Gaussen H., 1957. Les climats biologiques et leur classification. *Ann. Geogr.* 66, 193-220.
- Ballini C., Bonin G., 1994. Nutrients cycling on *Ulex parviflorus* Pourr. Scrubs in Provence (Southeastern France). I Nutrients supplies to the soil through litter and pluvioleachates. *European J. Soil Biol.*, 30,3:107-118.
- Ballini C., Bonin G., 1995. I Nutrients cycling on *Ulex parviflorus* Pourr. Scrubs in Provence (southeastern France). II Nutrient release from decomposing. *European J. Soil Biol.* 31,4,143-151.
- 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., 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 , pp. 549-569.
- Barbero M., Bonin G., Loisel R., Miglioretti F., Quézel P., 1987. Incidence of exogenous factors on the regeneration of *Pinus halepensis* after fires. *Ecol. Medit.* 13,39-50.
- Beaulieu (de) J.L., Andrieu-Ponel V., 2008. Forêt méditerranéenne et changement climatique. *Forêt Méditerranéenne*, XXIX, 2, 139-144.
- Beaulieu (de) J L., Couteaux M., Pons A., Reille M., Triat-Laval H., 1984. Première approche d'une histoire post-wurmienne de quelques taxons arboréens dans le sud-est de la France. *Rev. Paleobiologie* vol sp. p.11-24.
- Ben Tiba B., Reille M., 1982. Recherches pollénoanalytiques dans les montagnes de Kroumirie (Tunisie). Premiers résultats. *Ecol. Medit.* 8, 75-86.
- Bigot L., Kabakiki M., Loisel R., 1987. Effet spécifique immédiat du débroussaillage sur le peuplement des arthropodes frondicoles d'une chênaie liège des Maures (Var). *Ecol. Medit.* 13,1-2,23-28.
- Bigot L., Kabakiki M., Loisel R., 1988. Effets différés du débroussaillage sur le peuplement frondicole des arthropodes du chêne-liège des Maures (Var). *Ecol. Medit.*, 14, 1-2, 33-39.
- Blandin P., Lamotte M., 1988. Recherche d'une entité écologique correspondant à l'étude des paysages : la notion d'écocomplexe. *Bull. Ecol.*, 19,4.
- Blondel J., 1986. *Biogéographie évolutive*. Masson ed. 232 pages.
- Blondel, J., 2018. Origins and Dynamics of Forest Birds of the Northern Hemisphere. Pages 11-50 in Mikusinski, G., Roberge, J.-M. & Fuller, R.J. (eds.), *Ecology and Conservation of Forest Birds*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Blondel, J., Aronson, J., Bodiou, J.-Y. & Boeuf, G. 2010. *The Mediterranean Region: Biodiversity in Space and Time*. Oxford, Oxford University Press.
- Blondel, J. & Mourer-Chauviré, C. 1998. Evolution and History of the western Palaearctic avifauna. *Trends Ecol. Evol.* 13, 488-492.
- Bonin G., 1978. Contribution à la connaissance de la végétation des montagnes de l'Apennin méridional. Thèse doc. d'État Aix-Marseille III. 318p. + annexes.
- Bonin G., Aubert G., Barbero M., Gamisans J., Gruber M., Loisel R., Quézel P., Sandoz H., Thion M., Vedrenne G. 1983a. Mise en évidence de la dynamique de quelques écosystèmes forestiers et préforestiers méditerranéens aux étages méditerranéens s.l. à l'aide de taxons indicateurs. *Végétatio* 54, 79-96.
- Bonin G., Sandoz H., Thion M., Vedrenne G., 1983b. Relation entre la dynamique de la végétation (chênaie-hétraie) et les caractéristiques édaphiques dans le massif de la Sainte Baume. *Ecol. Medit.*, 9,3-4, 194-210.
- Bonin G., Bousquet-Melou A., Lelong B., Voiriot S., Nozay S., Fernandez C., 2007. Expansion du Pin d'Alep. Rôle des processus allélopathiques dans la dynamique successionnelle. *Forêt Méditerranéenne*, XXVIII, 3, 211-218.
- Bonin G., Barbero M., Loisel R., et Quézel P., 1991. Successions and regenerating after clear-cutting in French Mediterranean forest. *Terrestrial and Aquatic ecosystems, perturbation and recovery*. Ravera, Ellis Horwood ed, 237-247.
- Bonin G., Romane F., 1996. Chêne vert et chêne pubescent : histoire, principaux groupements, situation *Forêt Méditerranéenne*, XVII, 3, 119-128.
- Brewer S., Cheddadi R., Beaulieu de J.L., Reille M., 2002. Data The spread of deciduous *Quercus* throughout Europe since the last glacial period. *Forest Ecol. Manag.*, 156, 27-48.
- Burel F., Baudry J., 2000. *Ecologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*. Tec et Doc ed. 350p.
- Currie, D.J. & Paquin, V., 1987. Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature* 329, 326-327.
- Chomel M., Fernandez C., Bousquet-Melou A., Gers C., Monnier Y., Santonja M., Gauquelin T., Gros R., Lecareux C., Baldy V. 2014. Secondary metabolites of *Pinus halepensis* alter decomposer organisms and litter decomposition during afforestation of abandoned agricultural zones. *Journal of ecology*, 102, 411-424.
- Combourieu-Nebout N., Fauquette S., Quézel P., 2000. What was the late Pliocene Mediterranean climate like: a preliminary quantification from vegetation. *Bull. Soc. Geol. Fr.* 171, 271-277.
- Criquet S., Farnet A.-M., Tagger S., Le Petit J., 2000. Annual variations of phenoloxydase activities in an evergreen oak litter. Influence of certain biotic and abiotic factors. *Soil Biology and Biochemistry* ; 00, 1-9.
- Daget Ph. 1977. Le bioclimat méditerranéen. Caractères généraux. Mode de caractérisation. *Vegetatio*, 34, 1-20.
- Debussche M., Lepart J., Dervieux A., 1999. Mediterranean lanscape changes : evidence from old postcards. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 8, 3-15.
- Delcourt, H. R., Delcourt, P. A. and Webb, T., 1983. Dynamic plant ecology: the spectrum of vegetational change in space and time. *Quat. Sci. Rev.* 1, 153-175.

- Emberger L., 1930. Sur une formule climacique applicable en géographie botanique. *CR. Ac. Sc.*, 191, 389-390.
- Emberger L., 1955. Une classification biogéographique des climats. *Rev. Trav. Lab. Bot. Fac. Sci. Montpellier*. 7,3-43.
- Elhamrouni A., 1992. Végétation forestière et préforestière de la Tunisie : typologie et éléments pour la gestion. Thèse es sciences Univ. Aix-Marseille III 250p.
- Fady B., Medail F., 2004. Regional Forest types. Mediterranean forest ecosystems. p. 1403-1414. *Encyclopedia of forest science*. Elsevier ed.
- Fady B., Brahic P., Cambon D., Gily O., Rei F., Roig A., Royer J., Thevenet J., Turion N., 2010. Valoriser et conserver le pin de Salzmann en France. *Forêt Méditerranéenne*, XXXI, 1, 3-14.
- Fernandez C., Santonja M., Gros R., Monnier Y., Chomel M., Baldy V., Bousquet-Melou A., 2013. Allelochemicals of *Pinus halepensis* as Drivers of Biodiversity in mediterranean open mosaic habitats during the colonisation stage of secondary succession. *J. Chem. Ecol.*, 39, 298 – 311.
- Forman R.T.T., Godron M., 1986. Landscape ecology – London- Wiley and Sons. 619 p.
- Gavinet J., Prevosto B., Fernandez C., 2016. Do shrubs facilitate oak seedling establishment in Mediterranean pine forest understory? *Forest Ecology and Management*, 381, 289-296.
- Gauquelin T., Boer M., Baldy V., Fernandez C., Montes N., Santonja M., Orst J.P., Reiter I., 2011. L'O3HP (Oak Observatory at OHP) : un site expérimental pour l'étude du fonctionnement et de la diversité de la chênaie pubescente face aux changements climatiques. *Forêt Méditerranéenne*, XXXII, 2, 127-132.
- Giacobbe A., 1959. Nouvelles recherches écologiques sur l'aridité dans les pays de la Méditerranée occidentale. *Naturalia Monspelliensia*. Montpellier, serie Bot., 2,7-27.
- Gibelin A.L., Decque M., 2003. Anthropogenic climate change over the Mediterranean region simulated by a global variable resolution model. *Climate Dynamics*, 20, 327 – 339.
- Giovannelli G., 2017. Histoire évolutive et diversité adaptative du pin noir *Pinus nigra* Arn. à l'échelle de son aire de répartition. Thèse de l'Univ. Aix-Marseille. 318 p.
- Hebrard J.P., Loisel R., 1991. Contribution à l'étude de l'effet du débroussaillage sur le peuplement muscinal au niveau de quelques formations arborescentes et arbustives dans les Bouches-du-Rhône. *Cryptog. Bryol. Lichenol.* 12, 1, 1-29.
- 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-colonisation of European biota. *Biol. J. Linn. Soc.*, 68, 87 - 112.
- Jacq V., 2008. Les modèles de prévision météorologique en région méditerranéenne. *Forêt Méditerranéenne*, XXIX, 2, 107-112.
- Joffre R., Rambal S., 1993. How tree cover influences the water balance of mediterranean rangelands. *Ecology*, 74 (2), 570-582.
- Lacaze B., Debussche G., Jardel J. 1984. Analyse de l'hétérogénéité spatiale d'un taillis de chêne vert (*Quercus ilex* L.) à l'aide de techniques visuelles, photographiques et radiométriques. II^e colloque Signatures spectrales d'objets en télédétection. (colloque de l'INRA n° 23).
- Latham, R. E. et Ricklefs, R. E., 1993. Global patterns of tree species richness in moist forests: energy-diversity theory does not account for variation in species richness. *Oikos* 67, 325-333.
- Lavorel S., Chesson P., 1995. How species with different regeneration niches coexist in patchy habitats with local disturbances. *Oikos*, 74, 103-114.
- Le Houérou, H.-N., 1980. L'impact de l'homme et de ses animaux sur la forêt méditerranéenne. *Forêt Méditerranéenne* II, 155-174.
- Lepart J., Escarré J., 1983. La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique. *Bull. Ecol.*, 14, 133-178.
- Lepart J., Dervieux A., Debussche M., 2003. Dynamique des paysages méditerranéens. Un siècle de réinstallation naturelle de la forêt dans le bassin versant de l'Hérault. *Forêt Méditerranéenne*, XV, 3, 259 - 260.
- Marty P., Lepart J., Kunstler G., 2004. Le paysage culturel rattrapé par sa dynamique : l'exemple des grands Causses. In Robin P., Aeschlimann J.-P., Feller Ch (ed.), *Histoire et Agronomie : entre rupture et durée*. 415-438.
- Médail, F. & Quézel, P., 1999. Biodiversity hotspots in the Mediterranean Basin: setting global conservation priorities. *Conserv. Biol.* 13, 1510-1513.
- Monnier Y., Prevosto B., Ripert C., Aude C Corbani, Fernandez C., 2012. Forest microhabitats differentially influence seedling phenology of two co-existing mediterranean oak species. *Journal of vegetation science*, 23, 260-270.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B. & Kents, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-858.
- Naveh, Z. and Lieberman, A. S. 1984. Landscape Ecology. Theory and Application. New York, Berlin, Heidelberg, Tokyo, Springer Verlag.
- Nichols-Pichard, 1987. Analyse pollinique d'une séquence tardi- et postglaciaire. *Ecol. Médit.* 13 (1/2), 29-42.
- Pennachini V., Bonin G., 1975. *Pinus leucodermis* Ant. et *Pinus nigra* Arn. en Calabre septentrionale. *Ecol. Médit.* 1, 35-61.
- Perissol C., 1987. Dynamique des communautés bactériennes de la phyllosphère et de la litière de chêne vert (*Quercus ilex* L.). Approche des interrelations champignons-bactéries. Thèse Univ. Aix-Marseille III.
- Perissol C., Roux M., Le Petit J., 1994. Succession of bacteria attached to evergreen oak leaf surfaces *Eur. J., Soil Biol.*, 29,3-4, 167-178.
- Peterken, G. F., 1996. Natural woodland: Ecology and conservation in northern temperate regions. Cambridge, Cambridge Univ. Press.
- Petit, R. J., Pineau, E., Demesure, B., Bacilieri, R., Ducouso, A. and Kremer, A., 1997. Chloroplast DNA footprints of postglacial recolonization by oaks. *Proc Nat Acad Sci USA* 94, 9996-10001.
- Petit R.J., Brewer S., Bordacs S., et 25 autres contributeurs, 2002. Identification of refugia and post glacial colonisation routes of european white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *Forest Ecol. Manag.*, 156, 49 – 74.

- Poinsot-Balaguer N., 1976. Dynamique des communautés de collemboles en milieu xérique méditerranéen. *Pedobiologia* 16,1, 1-17.
- Poinsot-Balaguer N., Tabone E., 1984. Etude d'un écosystème forestier méditerranéen. Composition et structure des peuplements microarthropodiens du sol d'une forêt mixte (*Quercus ilex* – *Quercus pubescens*) de la région provençale. *Bull. Ecol.* 16, 2, 149-160.
- Poinsot-Balaguer N., Livrelli J.N., 1995. Effects of forest undergrowth clearing on the decomposition of leaf litter and on the nutrient evolution in the leaves of evergreen oak in a Mediterranean forest ecosystem (Porquerolles island- Provence-France). *Functioning and dynamics of natural and perturbed ecosystems*. D. Bellan, G. Bonin, C. Emig, Eds. Lavoisier, 117-136.
- Pons A., 1992. Les enseignements des données historiques concernant le pin d'Alep. *Forêt Méditerranéenne*, XIII, 3, 155-157.
- 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, 427-439.
- Pons A., 1998. L'histoire du genre *Cedrus* d'après les données paléobotaniques disponibles. *Forêt Méditerranéenne*, XIX, 3, 236-242.
- Pons A. & Quézel P., 1998. A propos de la mise en place du climat méditerranéen. *C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la terre et des planètes* 327, 755-760.
- Pons A., Thion M., 1987. The role of fire from paleological data. *Ecol. Medit.* 13,4, 3-11.
- Prevosto B., Ripert C., 2011. Les forêts mélangées en région méditerranéenne. Quels bénéfices et comment créer le mélange ? *Forêt Méditerranéenne*, XXXII, 2, 187-196.
- Quézel P., 1979. La région méditerranéenne française et ses essences forestières, signification écologique dans le contact circum-méditerranéen. *Forêt Méditerranéenne*, I, 1, 7-18.
- Quézel P., Bonin G., 1980. Les forêts feuillues du pourtour méditerranéen : constitution, écologie, situation actuelle, perspectives. *Rev. For. Fr.*, 32, 253 – 268.
- Quézel P., 1976. *Forêts et maquis méditerranéens ; écologie, conservation et aménagement*. Note technique MAB, n°2, 9-33.
- Quézel P. & Médail F., 2003. *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Paris, Elsevier.
- Rambal S., 2008. Vulnérabilité des arbres, des écosystèmes et des paysages méditerranéens au changement climatique. Résumé. *Forêt Méditerranéenne*, XXIX, 2, 137-138.
- Robles C., Bonin G., Garzino S., 1999. Potentialités autotoxiques et allélopathiques de *Cistus albidus* *C.R. Acad. Sciences*. 322, 677-685.
- Robles C., Ballini C., Garzino S., Bonin G., 2000. Réactions fonctionnelles des écosystèmes sclérophylles méditerranéens à l'impact du débroussaillage. *Ann. For. Sci.* 57, 267-276.
- Robles C., 1998. Fonctionnement des cistaies à *Cistus albidus* L. et *Cistus monspelliensis* L. en Provence et siliceuse à travers la mesure des réactions écophysiologiques. Thèse de l'Université d'Aix-Marseille I, 416 p.
- Roman-Amat B., 1984. Contribution à l'exploration et à la valorisation de la variabilité intraspécifique et individuelle du pin laricio de Corse, *Pinus nigra* ssp *laricio* var *corsicana* Loud. Thèse de docteur-ingénieur, Univ. Paris Sud Orsay.
- Santonja M., Fernandez C., Gauquelin T., Baldy V., 2015. Climate change effects on litter decomposition : intensive drought leads to a strong decrease of litter mixture interactions. *Plant and Soil*, 389 (1-2).
- Seigue, A. 1985. *La forêt circumméditerranéenne et ses problèmes*. Maisonneuve et Larose. Paris.
- Serre-Bachet F., 1992. Les enseignements écologiques de la variation de l'épaisseur du cerne chez le Pin d'Alep. *Forêt Méditerranéenne*, XIII, 3, 171-176.
- Serre-Bachet F., 1982. Analyse dendroclimatologique comparée de quatre espèces de pins et de chêne pubescent dans la région de la Gardiole près de Rians (Var). *Ecol. Medit.*, 8, 3, 167-183.
- Simon L., Pech P., 2003. Les paysages forestiers de Lure : le fruit d'une histoire écologique et sociale. *Forêt Méditerranéenne*, XXIV, 1, 6-10.
- Suc J.P., 1989. Distribution latitudinale et étagement des associations du Cénozoïque supérieur dans l'aire Ouest Méditerranéenne. *Bull. Soc. Geol. France*, 8, 3, 541-550.
- Tabeaud M., Pech P., Simon L., 2003. Weather hazards, vulnerabilities and risks in the Mediterranean hinterlands since the 19th century: the Lure Mountain (France). *Dynamique des paysages végétaux et marqueurs écologiques / Vegetal Landscapes and Ecological Indicators*. Elsevier (ed), 143-149.
- Tatoni T., Magnin F., Bonin G., Vaudour J., 1994. Secondary succession on undervalued cultivation terraces in calcareous Provence. I- Vegetation and soil. *J. Veget. Sc.*, 5, 295-302.
- Tessier L., Serre-Bachet F., 1991. Chênes caducifoliés en région méditerranéenne : relations cerne-climat. Volume Jubilaire dédié au Professeur P. Quézel. *Ecol. Medit.* 16, 209-221.
- Thirgood, J. V., 1981. *Man and the Mediterranean Forest. A History of Resource Depletion*. New York, Academic Press.
- Triat-Laval H., 1979. Histoire de la forêt provençale depuis 15000 ans d'après l'analyse pollinique. *Forêt Méditerranéenne*, I,1, 19-24.
- Tilman D., Wedin D., Knops J., 1996. Productivity and sustainability influence by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 367, 363-365.
- Vennetier M., Girard F., Didier C., Ouarmin S., Ripert C., Misson L., Estève L., Martin W., Ndyaye A., 2011. Adaptation du pin d'Alep au changement climatique. *Forêt Méditerranéenne*, XXXII, 2, 151-166.
- Vernet J.L., 1980. Premières données sur l'histoire de la végétation post-glaciaire de la Provence centrale d'après l'analyse anthracologique. *C.R. Acad. Sc.* 291, série D., 853-855.
- Vignerot C., 1994. Les moteurs d'évolution des paysages méditerranéen. *Forêt Méditerranéenne*, XV, 3, 321 - 324.
- Walter, H., 1979. *Vegetation of the earth*. New York, Springer Verlag.
- Zribi L., Gharbi F., Mouillot F., 2017. La suberaie de Bellif (Tunisie) est-elle un puit ou une source de carbone ? *Forêt Méditerranéenne*, XXXVIII, 4, 479-486.

Résumé

Ensembles composites d'espèces aux origines biogéographiques variées, les forêts méditerranéennes sont l'héritage d'une longue histoire commencée dès le Crétacé, il y a 100 millions d'années, et marquée par de multiples accidents tectoniques et climatiques. Les phases glaciaires et interglaciaires qui caractérisèrent le Pléistocène eurent une influence décisive sur la biodiversité actuelle de ces forêts et expliquent à la fois leur grande diversité génétique et leur niveau d'endémisme élevé. Trois grands ensembles forestiers se partagent l'espace en fonction de l'étagement bioclimatique, les forêts sclérophylles des étages méditerranéen et méso-méditerranéen dominées par des chênes à feuillage persistant, les forêts caducifoliées de l'étage supra-méditerranéen et les ensembles à conifères dominants (pins, sapins et cèdre) de l'étage montagnard-méditerranéen. Après avoir rappelé l'histoire de certaines essences dominantes, comme le pin d'Alep, le pin noir, les chênes et le cèdre de l'Atlas, et leur lien avec les bioclimats méditerranéens, une brève analyse est faite de la dynamique et du fonctionnement des écosystèmes forestiers méditerranéens à l'échelle des territoires et à l'échelle locale. L'analyse souligne l'importance des successions écologiques et des mécanismes fonctionnels qui président à cette dynamique entre un stade initial déclenché par une perturbation (ou une coupe) et les stades mûrs de reconstitution de la forêt. Les recherches actuellement menées sur des sites d'étude privilégiés, tant en Occitanie que dans la Région Sud, contribuent à mieux connaître les dynamiques internes à ces forêts, avec une attention toute particulière portée sur la réponse observée et attendue de ces forêts à différentes composantes des dérèglements climatiques, notamment les risques de sécheresse prolongée et l'élévation des températures.

Summary

The history of Mediterranean forests: dynamics of their evolution and ecology

Mediterranean forests are complex assemblages of species whose origins stem from various biogeographical contexts which occurred at many scales of time and space. They are a legacy of a long history that started as far back as the Cretaceous (100 million years) and which has been repeatedly modified by innumerable tectonic and climatic upheavals. The alternation of long glacial with shorter interglacial episodes during the Pleistocene shaped the existing biodiversity of these forests and their associated fauna and flora. These episodes explain both the exceptionally wide genetic diversity of taxa and the high rate of endemism in these forests. Overall, three main forest complexes define the Mediterranean forested areas, depending on the bioclimatic mountain zones, namely: i) sclerophyllous evergreen forests of the Mediterranean and meso-Mediterranean zones, made up of evergreen oaks; ii) deciduous broadleaved forests of the supra-Mediterranean zone; and iii) coniferous assemblages which include pines, firs and cedars, of the montane-Mediterranean zone. The paper gives a brief history of the main species, such as the Aleppo and Austrian pines, several species of oak, the Atlas cedar, and an account of their close links to Mediterranean bioclimates. Then follows a multi-scale analysis, at both regional and local habitat levels, of the dynamics and functioning of Mediterranean-type ecosystems. This analysis emphasizes the paramount importance of ecological successions as well as the functional mechanisms that govern the dynamics between a forest's initial stage triggered by a disturbance event (fire, storm, felling etc.) and the final stages of mature forest. Current research programmes, at dedicated study sites in both the Occitanie Region (S.-Central France) and Provence (S.-E. France), contribute to a better understanding of the internal dynamics of these forests. Particular attention is being given to predicted and observed responses of the forests and their associated communities to the various components of global climate change, notably prolonged droughts and warmer temperatures.