

VIS-À-VIS DE L'EFFICACITÉ DU FONCTIONNEMENT

Il s'agit d'un critère de premier plan qui peut être quantifié (biomasse, productivité, nécromasse livrée aux décomposeurs...).

La valeur des éléments abiotiques au sein des compartiments stationnels :

Les éléments climatiques et édaphiques influent, bien sûr, sur beaucoup de critères (diversité, rareté, fonctionnement, complexité des structures et de la dynamique cyclique...). Si on apprécie la valeur écologique par l'efficacité du fonctionnement, certaines propriétés fondamentales des compartiments stationnels sont à prendre en compte : les facteurs énergétiques, photiques (intensité, durée), thermiques (moyennes, extrêmes, stabilité), avec leurs incidences sur la durée de la période de végétation ; les précipitations (intensité, répartition annuelle, stabilité interannuelle, avec des gradients latitudinaux, altitudinaux, de continentalité (de l'océan vers l'intérieur des continents) ; profondeur de la couche utile exploitable par la rhizosphère, réserves en eau du sol (importance, permanence au long de l'année) ; richesse trophique (en bases et en éléments azotés) ; aération du sol ; bilan hydrique au sein des stations (importance, stabilité annuelle et interannuelle)...

Les types de stations peuvent présenter des caractères à l'origine de facteurs limitant le fonctionnement : engorgement plus ou moins permanent des sols, compaction de certains horizons, forte pierrosité, forte acidité, toxicité aluminique, contrastes hydriques au cours de l'année (imbibition - dessiccation...).

Un bon fonctionnement de l'écosystème entraîne généralement une forte diversité biologique et favorise la complexité des structures et des relations.

L'existence de facteurs limitants, parfois en synergie (sol superficiel, exposition thermophile...) contrarie l'efficacité du fonctionnement, mais en contrepartie ces facteurs sont à l'origi-

DÉFINITION ET ÉVALUATION DE LA QUALITÉ D'UN ÉCOSYSTÈME FORESTIER

(Part 2)

Évaluation biologique et écologique : comparaison de divers types d'écosystèmes

VIS-À-VIS DE LA VALEUR PATRIMONIALE

Rareté d'un élément, d'un type d'écosystème :

ne de types d'écosystèmes plus ou moins marginaux (avec des effets sur la diversité écologique) ; ils favorisent donc la rareté, la spécialisation au niveau spécifique et écosystémique.

Liens entre structure et fonctionnement

Nous insisterons ici sur l'alimentation minérale. La productivité de l'écosystème dépend en partie de la disponibilité en cations, liée à la capacité de recyclage plus ou moins rapide opéré par les décomposeurs (cycles bio-géochimiques).

L'activité biologique est corrélée aux propriétés physico-chimiques du sol (pH, humidité...). Les humus de type *mull eutrophe* offrent la plus grande richesse minérale à l'écosystème grâce à la qualité de l'humification, œuvre des vers de terre et à la rapidité de la minéralisation assurée par les bactéries.

La mobilisation biologique qui existe dans ces types d'écosystème entraîne une concentration en certains éléments dans les horizons de surface. Il en découle une alimentation optimale pour les végétaux d'où une valeur écologique par l'efficacité du fonctionnement.

L'étude actuelle du fonctionnement de forêts primaires guyanaises révèle des différences très sensibles selon la nutrition minérale :

- ◆ dans la fertilité (hauteur dominante),
- ◆ dans le nombre de tiges à l'hectare, dans les structures diamétriques,
- ◆ dans l'organisation verticale (diverses strates rapprochées sur sols riches, très étagées sur sols pauvres,
- ◆ dans la diversité en essences...

La rareté s'apprécie non seulement par la faible fréquence, mais aussi par l'extension spatiale réduite de l'élément considéré : elle est appréhendée à différentes échelles (locale, régionale, nationale...). La cartographie chorologique est l'outil le plus approprié pour la traduction objective de ce critère.

Si on prend l'exemple de la flore forestière française, on constate qu'il existe peu d'espèces rares strictement forestières. Il s'agit de taxons en *marginalité chorologique* (en limite d'aire comme *Erica herbacea* dans certaines régions des Alpes) ou en *marginalité écologique* (espèces propres aux « climax stationnels » peu fréquentes, peu étendues comme *Thelypteris palustris* en aulnaie marécageuse).

Les *endémiques forestières* sont exceptionnelles sur le « continent métropolitain » (exemple : *Androsace chaixii* des forêts montagnardes des Alpes du Sud). Par contre, elles sont nombreuses dans les forêts corses et surtout de certaines régions d'Outre Mer comme la Réunion (taux d'endémisme de 30 % dont beaucoup de ligneux).

Deux notions viennent enrichir ce critère de rareté :

- ◆ le caractère *relictuel* de certaines espèces apparues dans un contexte climatique donné et s'étant maintenu, après changement du climat, dans des conditions stationnelles marginales (exemple : le buis dans le nord-est de la France) ou par une

adaptation aux conditions stationnelles ;

- ◆ les *stations primaires* : une espèce peut être localisée, à l'état naturel, dans des conditions marginales (exemple : *Juniperus thurifera* dans les Alpes du Sud, les Pyrénées et la Corse où il est installé sur des crêtes rocheuses) et ensuite profiter de la déprise pastorale pour s'implanter sur d'autres espaces. Les stations primaires possèdent une valeur écologique supérieure (stabilité à long terme, isolats...).

La valeur biologique qui dérive de la rareté dépend de l'échelle de l'analyse. Nous soulignerons le grand intérêt patrimonial :

- ◆ des endémiques (éléments majeurs du patrimoine mondial),
- ◆ des espèces relictives en voie de disparition,
- ◆ des espèces spécialisées, adaptées à certaines conditions marginales, occupant une niche écologique très particulière,
- ◆ des stations primaires, prioritaires pour une stratégie patrimoniale.

La rareté d'un type d'écosystème est mise en évidence par l'analyse de l'ensemble des milieux forestiers, d'une région naturelle, d'un pays, de l'Europe (cf. Directive Habitats) et objectivée par la cartographie synchorologique.

Au sein d'une région, on distingue communément les milieux en équilibre avec le climat général, installés dans des conditions moyennes de sol (sans facteurs limitants) : les « *climax* »* *climatiques*, largement répandus, des habitats qui s'individualisent dans des conditions particulières et limitantes (sol ou/et climat local) : les « *climax* » *stationnels*, rares, peu étendus.

Le contexte écologique marginal, très spécialisé, entraîne des blocages (au niveau de la maturation sylvigénétique par exemple) ; l'extension de ces milieux est limitée et leur fréquence faible.

exemples :

gley superficiel → aulnaie marécageuse,
éboulis grossier → forêts de ravins à érables, tilleuls
sols restant gelés en permanence → pessières, pineraies de pin à crochets naines
vent, neige → krummholz d'altitude déformés par le vent et la neige

* « *climax* » : ici au sens commun, au sens large, composition dendrologique de la phase sylvigénétique de maturation.

** Les objectifs de ces réserves intégrales sont multiples :
- d'ordre éthique : montrer comment fonctionne une forêt sans intervention humaine,
- d'ordre scientifique et technique : laboratoire permettant d'étudier le fonctionnement des écosystèmes forestiers hors de toute exploitation ligneuse, la dynamique des peuplements, la biodiversité...

Les types d'écosystèmes, surtout les plus spécialisés, représentent fréquemment, à l'échelle d'un territoire, des espaces où sont réfugiées des espèces rares remarquables sur le plan phytogéographique. Le fonctionnement qui offre des particularités liées aux conditions écologiques, entraîne parfois l'adaptation de certaines populations et donc l'apparition d'*écotypes*.

Parmi ces milieux, s'observent des ensembles *résiduels* dont la raréfaction est liée aux activités anthropiques (exemples : les forêts riveraines, la hêtraie de la Sainte Baume et son sous-bois préservé à if et houx) ou *relictuels* (thuriferaies, vestiges de formations substeppiques installés dans les Alpes du Sud dès le départ des glaciers, pineraies de pin sylvestre xérophiles ou tourbeuses des Vosges, du Jura..., vestiges des premières phases de la reconquête forestière postwürmienne, les tillaies à noisetier des éboulis d'adrets en Bourgogne, relictives du Boréal, chênaies pubescentes bourguignonnes installées à l'Atlantique...).

Nous avons eu l'occasion d'étudier, au Chili, un exemple exceptionnel de forêt relictuelle : la forêt sempervirente valdivienne, dominée par des Magnoliacées, des Myrtacées... relictive d'une antique forêt tropicale tertiaire, s'étant adaptée au climat tempéré hyperocéanique de la cordillère pacifique. Ce type d'écosystème est doté d'une valeur exceptionnelle (patrimoine mondial unique).

Les stratégies conservatoires doivent privilégier ces types d'écosystème résiduels, relictuels, marginaux sur le plan écologique, du fait de leur faible fréquence et extension, de l'originalité de leurs éléments, de leur structure et de leur fonctionnement, de la spécialisation et de l'adaptation de certaines populations, de leur fragilité écologique...

Représentativité

Par représentativité, nous entendons, parmi les ensembles d'unités écosysté-

miques occupant un certain territoire biogéographique, les « *climax* » climatiques de fort recouvrement qui révèlent parfaitement les conditions écologiques moyennes de la région considérée.

Ces types représentatifs sont importants, par exemple pour la constitution d'un réseau national ou européen de réserves forestières intégrales** (avec, comme critère complémentaire de sélection de sites, le degré de naturalité le plus élevé).

Diversité biologique

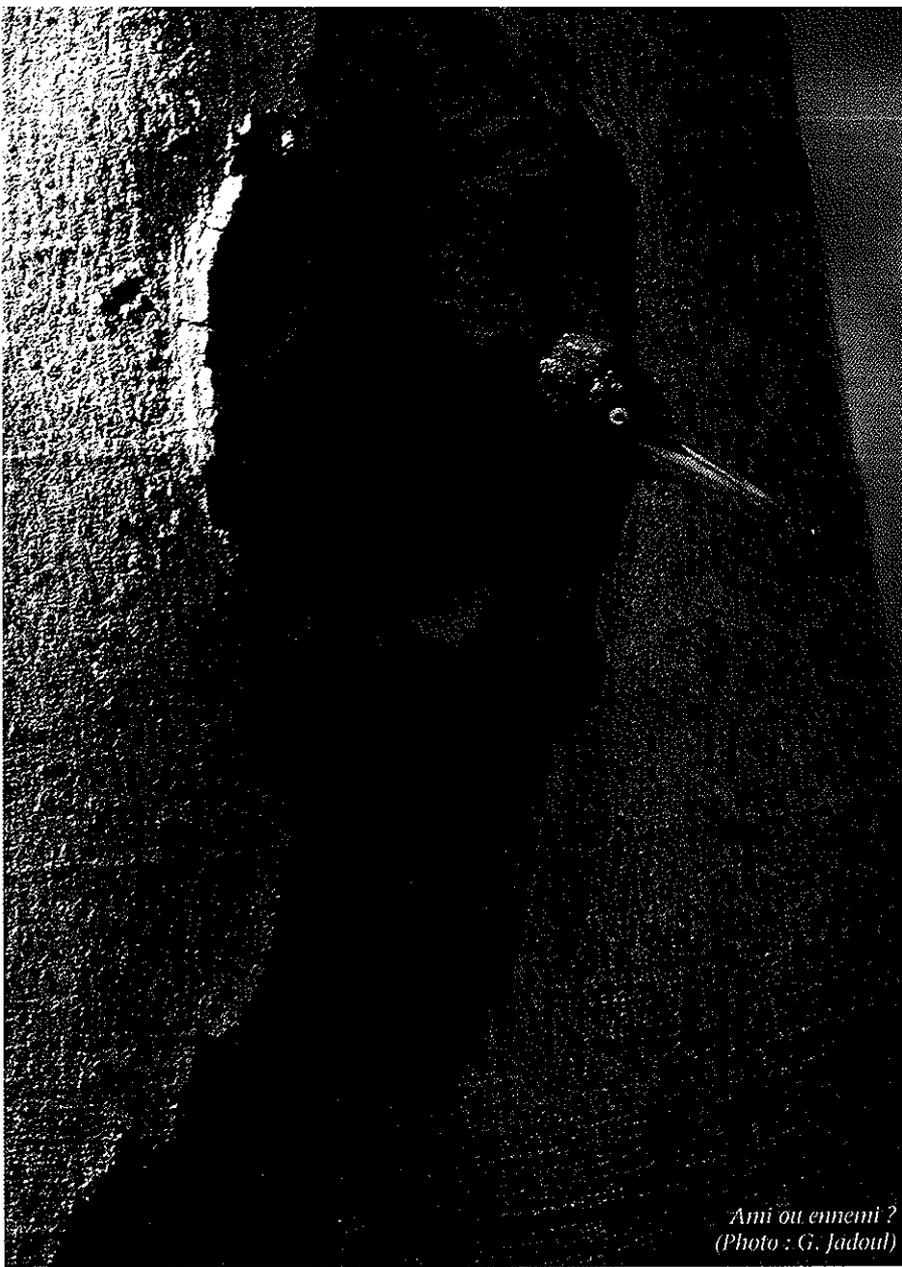
Elle peut s'analyser à ses trois niveaux d'organisation : diversité infraspécifique (variabilité génétique et phénotypique), diversité spécifique (espèces), diversité fonctionnelle (nombre de groupes fonctionnels, richesse spécifique de chacun, relations entre ces groupes).

L'échelle de l'écosystème n'est pas appropriée pour appréhender la diversité génétique (passage aux échelles de l'éco-complexe, des territoires biogéographiques...).

Un type d'écosystème peut cependant héberger un *écotype* rare (ensemble de populations d'une espèce, adaptées à certaines conditions écologiques et différenciées sur le plan du métabolisme au moins, parfois au niveau morphologique), comme par exemple le Pin noir de Salzman des Causses, le Pin noir laricio de Corse, les races vosgiennes du Pin sylvestre, l'écotype vosgien autochtone de l'Épicéa, les populations xérocaltaricoles de *Frangula alnus*, *Pteridium aquilinum*... L'identification de populations génétiquement différenciées et peu fréquentes pour certaines espèces confère une valeur biologique supplémentaire aux unités écosystémiques qui les hébergent.

La diversité spécifique s'analyse par le nombre moyen d'espèces susceptibles de se rencontrer au sein d'un individu d'écosystème.

En ce qui concerne les éléments floristiques, elle s'évalue de manière relative, par exemple en comparant avec les tableaux floristiques synthétiques propres à chaque unité.



Ami ou ennemi ?
(Photo : G. Jadoul)

Cette diversité varie en fonction de divers paramètres, dont :

- ◆ *la qualité du fonctionnement* : elle est plus élevée sur les compartiments eutrophes, neutrophiles (riches en bases et en azote) et hygroclines (alimentation en eau abondante, régulière et sans excès) ; les milieux acides, pauvres chimiquement, ou les milieux hydromorphes ont une diversité végétale plus faible ;
- ◆ *la fréquence des perturbations* (exemple : les écosystèmes riverains avec des cours d'eau dynamiques, les écosystèmes boréaux : action du feu, ou tropicaux : chablis fréquents), entraîne l'abondance des espèces, liée aux diverses phases des successions végétales ;
- ◆ *l'histoire des migrations quaternaires* et les conditions géographiques qui ont offert ou non des refuges efficaces aux espèces (les écosystèmes boréaux et tempérés forestiers nord-américains sont restés plus riches

en taxons ligneux que leurs vicariants européens ;

- ◆ à la fois *l'histoire des flores, les conditions écologiques* (thermiques, d'alimentation en eau et surtout la stabilité climatique) avec les écosystèmes équatoriaux qui offrent la plus grande diversité biologique actuelle ; plus généralement, on observe un gradient latitudinal d'enrichissement, des écosystèmes boréaux vers les écosystèmes équatoriaux ;
- ◆ *le pouvoir dynamogénétique* de certaines espèces qui, par leurs stratégies de compétition, peut contribuer à la pauvreté spécifique.

Prenons l'exemple de deux types d'écosystèmes forestiers du nord-est de la France qui présentent la plus grande diversité. Les chênaies pédonculées de fonds de combes calcaires reposent sur des sols épais, riches en bases et en azote, à réserves en eau constantes, dans des conditions de bilan hydrique

optimales. Les chênaies-ormaies rhénanes sont installées sur des substrats alluviaux carbonatés offrant les mêmes propriétés. Les crues périodiques estivales apportent des éléments nutritifs supplémentaires et des diaspores issues des montagnes ; les crues exceptionnelles « rajeunissent » les peuplements à l'origine de mosaïques essences à bois tendres – essences à bois durs.

Dans ces deux cas, une succession de phénophases se développe au cours de l'année, véritable stratification temporelle des espèces (chaque phase profitant de la précédente) expliquant la diversité remarquable.

La diversité spécifique s'apprécie aisément pour les divers groupes de Vertébrés. Mais, pour ces animaux qui possèdent souvent de grands territoires, l'évaluation ne peut se réaliser valablement qu'à l'échelle des écosystèmes complexes.

Par contre, l'estimation de la diversité des Invertébrés (plus inféodés à une espèce végétale ou à un écosystème) est plus délicate à mener compte tenu du grand nombre d'espèces et des problèmes qui en découlent pour leur détermination. Les protocoles utilisés pour pallier ces difficultés font appel à des groupes d'espèces : *guildes* (ensemble d'espèces taxonomiquement proches qui exploitent une même ressource dans l'écosystème), *groupes fonctionnels* (ensemble d'espèces présentant les mêmes stratégies adaptatives, ayant des mêmes niches écologiques assez semblables).

Quelle est l'importance de la diversité spécifique pour la qualité biologique d'une unité écosystémique ?

Si son incidence sur le fonctionnement des écosystèmes n'est pas vraiment toujours démontrée pour l'instant, elle devrait jouer un rôle, d'une part dans leur capacité d'adaptation à long terme (sans doute cette capacité est d'autant plus grande que la diversité biologique est importante avec en particulier le rôle de la redondance fonctionnelle d'ensembles d'espèces) et d'autre part la diversité en essences permet un retour plus rapide au stade initial après une perturbation.

Elle est par ailleurs un critère important pour orienter une politique patrimoniale.

Évolution dynamique et complexité des sylvigénèses

L'évolution dynamique recouvre deux modèles de succession : une forêt constituée se perpétue par les cycles sylvigénétiques, plus ou moins longs, selon la taille des trouées s'ouvrant dans la canopée (dynamique cyclique) ; l'écosystème forestier peut se reconstituer progressivement sur un compartiment stationnel jusque là utilisé par des activités agropastorales (dynamique linéaire).

La valeur écologique est liée d'une part à la complexité des sylvigénèses et d'autre part avec l'adaptation aux perturbations (homéostasie ou résilience de la structure).

La sylvigénèse est l'ensemble des processus régissant le développement et l'organisation de la mosaïque successionnelle. Elle concerne aussi bien la dynamique cyclique que la dynamique linéaire ligneuse (qui se déroule selon des processus assez similaires). Ces modalités sont bien sûr différentes selon les types d'écosystèmes (propriétés stationnelles), selon les groupes fonctionnels présents et leurs compositions en essences et selon le potentiel de semences pouvant intervenir au moment de la perturbation (en cyclique) ou de la levée de blocage (en linéaire).

Un groupe fonctionnel d'essences rassemble des espèces possédant des stratégies adaptatives semblables (type de dissémination, participation au même potentiel de semences, taille des graines, précocité de la reproduction, quantité de semences, mode de germination, durée de survie des semences, type de dormance, développement des semis, survie, vitesse de croissance-exigences ou tolérances photiques, vitesse de croissance, taux de recrutement et de mortalité, longévité, type d'architecture, hauteur, densité du bois...).

En fonction de ces stratégies, ces groupes d'espèces interviennent à différents moments de la sylvigénèse. On distingue ainsi des pionnières à courte durée de vie, héliophiles (phase pionnière), des postpionnières à vie longue, plus ou moins héliophiles (des phases pionnières, transitoires, subsistant parfois dans la phase de matura-

tion), les dryades tolérantes à l'ombre, au moins au stade juvénile (structurant la phase de maturation), pouvant occuper les strates inférieures et moyennes, la strate supérieure ou être émergentes, dominant la canopée. Ces groupes peuvent se succéder dans une sylvigénèse longue (vaste trouée) ou en dynamique linéaire :

pionnières → postpionnières → dryades assurant l'ontogénèse de la phase de maturation.

Cette ontogénèse reproduit la phylogénèse postwürnienne de nos types forestiers européens :



Cette phylogénèse se traduit par une complexification progressive de la sylvigénèse (participation de groupes fonctionnels de plus en plus nombreux et enrichissement en espèces, avec le temps, de chacun de ces groupes).

Cette complexification de la sylvigénèse s'accompagne d'un accroissement de la diversité biologique, de la complexité structurale et des relations entre les éléments. Il y a **évolution sylvigénétique** conduisant généralement à des forêts plus complexes.

Le degré de maturation sylvigénétique est donc un excellent critère d'estimation de la valeur biologique d'un type d'écosystème.

À l'échelle d'une région, les climax climatiques offrent le degré de maturation le plus élevé ; les blocages d'ordre édaphique et/ou mésoclimatique entraînent des sylvigénèses « inachevées » :

sous climax climatiques de hêtraie-chênaie sessiliflore → (dryade + postpionnières) :
climax stationnels aulnaie-frênaie, saulaie (pionnière + postpionnières)
chênaies pédonculées ou pubescentes, érabraies, tillaies...
(dominance de postpionnières)

À l'échelle du continent, les climax climatiques sont d'autant plus évolués qu'ils possèdent un plus grand nombre de dryades.

La sapinière-hêtraie à épicéa représente donc le degré d'évolution maximal qu'une forêt peut atteindre en Europe sur le plan sylvigénétique. Les trois grandes dryades à haut pouvoir dynamogénétique y sont dominantes, ce

qui confère une très grande homéostasie à ces forêts. En effet, quelle que soit la perturbation qui touche la forêt, l'une des dryades peut assurer la cicatrization (sans qu'il y ait besoin de pionnières ou de postpionnières) :

- ♦ grande trouée : l'épicéa, espèce dryade et nomade, peut reconstituer une phase pionnière,

- ♦ trouée de taille moyenne : le hêtre peut cicatrizer la trouée,
- ♦ petite ouverture : le sapin s'y régénère.

À l'échelle mondiale, le degré d'évolution maximal est atteint sous climat équatorial, avec la présence d'un stock considérable d'espèces dryades dans les cortèges dendrologiques de ces biomes, dryades diversifiées en sous-groupes étagés, à l'origine de la complexité extrême des phases de maturation.

En l'absence de facteurs limitants pouvant créer des blocages, le degré d'évolution sylvigénétique, entre divers territoires climatiques, est directement corrélé au bilan hydrique :

- ♦ sylvigénèses très peu évoluées en climat méditerranéen (espèces héliophiles, pionnières ou postpionnières),
- ♦ degré de maturation plus élevé à l'étage collinéen tempéré (hêtraies-chênaies),

- ♦ complexité maximale en montagne océanique pour l'Europe et en forêt équatoriale à l'échelle mondiale.

Au niveau des complexes stationnels riverains, il est possible d'illustrer un exemple de complexification progressive des sylvigénèses, au long du profil longitudinal d'un cours d'eau, de l'amont vers l'aval.

La diversification des groupes pionniers et postpionniers et surtout leur enrichissement en espèces entraînent une complexification des sylvigèneses observées :

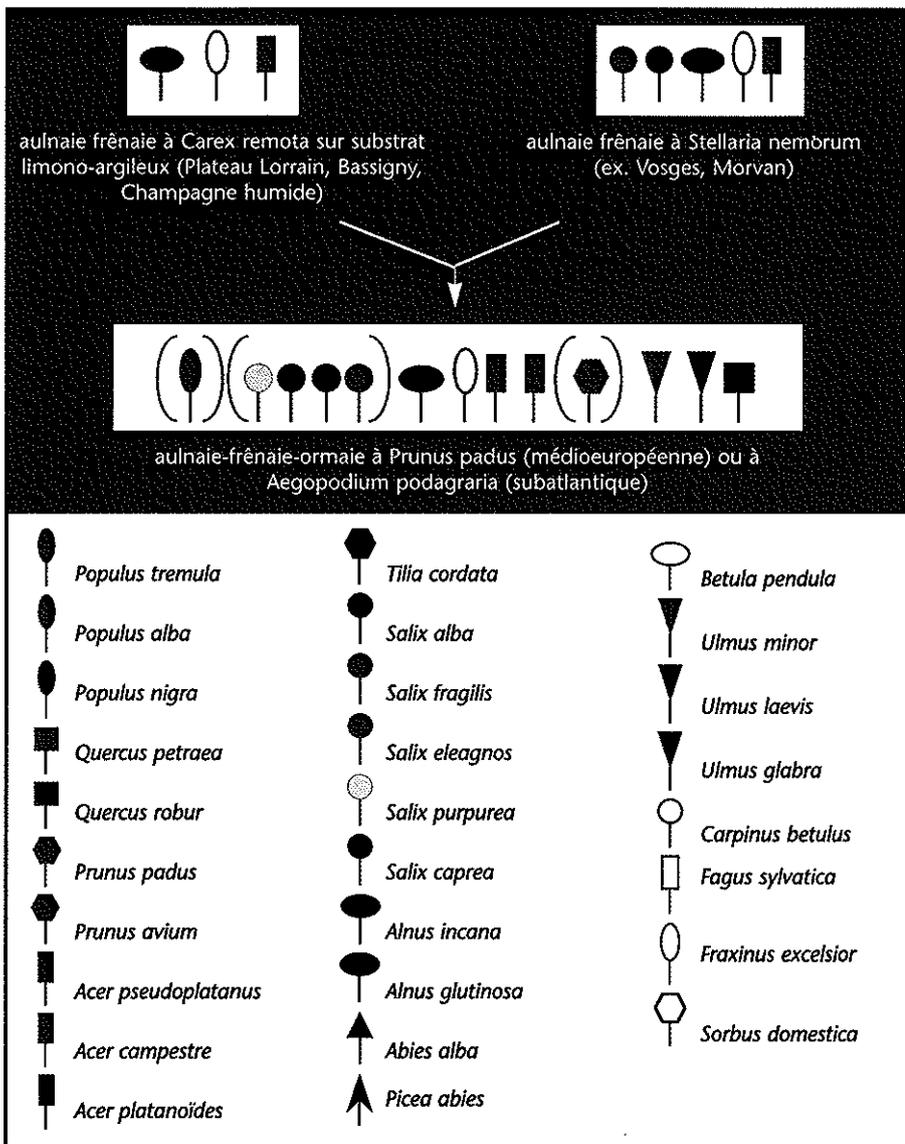
• système riverain de régime océanique (inondations l'hiver ou à la fin du printemps) :

Tous les complexes riverains possèdent un intérêt patrimonial élevé du fait de leur caractère résiduel, mais on peut considérer que les types d'aval ont une valeur encore plus élevée du fait de leur complexité structurale dérivant de la richesse dendrologique.

Complexité des structures horizontales et verticales et des relations entre les éléments

Ce critère est très lié à l'évolution dynamique des écosystèmes, présentée précédemment. Il dépend aussi de la diversité dendrologique et de la structuration en groupes fonctionnels :

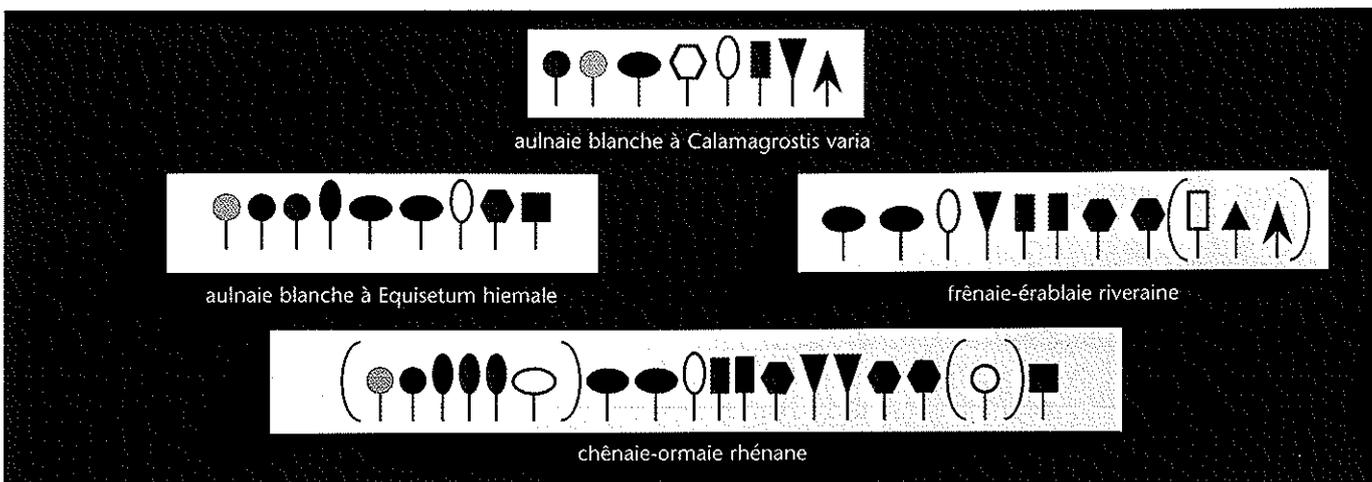
- ◆ un climax stationnel où s'exerce un fort blocage ou possédant un cortège dendrologique réduit aura une structure verticale simplifiée (aulnaie marécageuse avec une seule pionnière, aulnaie-frênaie avec une pionnière et une post-pionnière) ;
- ◆ certains climax stationnels riches en pionnières et postpionnières, en espèces arbustives ont une structure verticale complexe (forêt riveraine rhénane) ; c'est le cas de nombreux « climax » climatiques.



Le maximum de complexité verticale est obtenu dans les forêts tropicales ombrophiles en phase de maturité (postpionnières, divers types de dryades, multiplicité des modèles architecturaux des espèces).

La diversité de la structure horizontale, la maille de son hétérogénéité dépendent des modalités de la dynamique cyclique et des types de perturbation qui la régissent. L'hétérogénéité spatiale diffère en fonction de la prédominance de petites trouées (avec effet « cheminée » déterminée par la mort d'un arbre qui entraîne la croissance rapide du recru végétatif jusque là au repos), de chablis plus conséquents (tempêtes), de vastes espaces

• système alpin (crues plus tardives en mai-juin) :



détruits par le feu, des insectes... Chaque type d'écosystème est généralement caractérisé par la fréquence d'un certain type de trouée.

La complexité structurale qui découle de la diversité des groupes fonctionnels, de leur richesse en espèces et de ces processus dynamiques est un critère important de la valeur biologique par son impact sur la diversité biologique et sur la complexité des relations entre les éléments. Celle-ci varie également en fonction de l'histoire évolutive qui a engendré les écosystèmes actuels et des vicissitudes que cette histoire a connu :

- ◆ les forêts équatoriales évoluent depuis des millions d'années dans des conditions relativement homogènes (les périodes de sécheresse, avec contractions des espaces boisés sur des zones refuges, n'ont pas entraîné de modifications majeures) ; la complexité des relations, résultats de phénomène de coévolution, de coadaptation y est maximale ;
- ◆ par contre, les forêts tempérées ou boréales européennes, très perturbées par les glaciations (migration lointaine des espèces, disparition de nombre d'entre elles) sont de reconstitution récente sur les espaces actuels, avec rebrassage pro-

gressif des espèces opéré lors du rétablissement récent de conditions climatiques clémentes (2 à 4 millénaires seulement pour la mise en place de la composition dendrologique de maturité actuelle !).

VIS-A-VIS DE L'ADAPTATION A DES PERTURBATIONS, A DES CHANGEMENTS DURABLES

Face aux perturbations (chablis causés par les tempêtes, attaques d'insectes, incendies naturels...), les types d'écosystème sont plus ou moins armés pour assurer la cicatrization et le retour à l'état initial. Nous avons déjà signalé la valeur des types d'écosystème dotés d'une bonne diversité de groupes fonctionnels d'essences, riches en espèces. Le bilan hydrique (ainsi que la richesse hydrique) est un facteur fondamental aussi dans la reconstitution rapide de la phase de maturation.

Parfois, certaines perturbations créent des conditions qui favorisent leur retour et qui ralentissent la succession vers le stade de maturité. Ces types d'écosystèmes sont très fragiles ; c'est le cas de certaines forêts méditerranéennes. Le feu y est à l'origine de formations chaméphytiques ou micro-

phanérophytiques très combustibles ; la première phase forestière (à *Pinus halepensis* ou *P. pinaster*) conserve la strate de micro-arbustes et offre donc une grande vulnérabilité vis-à-vis des incendies. Il en découle un blocage souvent durable aux stades pionniers ou à la phase pionnière forestière, générant par contre parfois une grande diversité biologique et l'extrême rareté des phases de maturité (chênaies pubescentes ou yeuseraies).

À quelles échelles se situent les capacités d'adaptation à long terme à des changements durables (élévation de la température par exemple, diminution des précipitations...) ? On peut penser que les milieux forestiers disposant d'un large éventail de groupes fonctionnels, riches en espèces, seraient plus adaptables à long terme. La diversité stationnelle régnant au sein d'un complexe sylvatique (entraînant une diversité importante des essences, et une certaine diversité génétique de celles-ci) devrait conférer une certaine capacité d'adaptation à l'échelle du massif (mosaïque de « climax » stationnels et climatiques à différents degrés de maturation) quel que soit le sens de l'évolution climatique.

Jean-Claude RAMEAU
coordonnées complètes en page 51

