CHATEAUFARINE formation

BTSA Gestion Forestière

Module D41

V.1.1. – Avril 1997

Quelques éléments d'écologie utiles au forestier

Paysage vosgien : un exemple d'écocomplexe diversifié.

Sylvain Gaudin

CFPPA/CFAA de Châteaufarine 10 rue François Villon, BP 65809 - 25058 Besançon Cédex 5 03 81 41 96 40 03 81 41 96 50 s-gaudin@foret.edu

Sommaire

I. Quelques notions de base 1

I.1. Qu'est-ce que l'écologie et quel est son intérêt pour le forestier ? 1

I.2. Les différents niveaux d'approche du monde vivant 3

II. Populations, peuplements et espèces 6

II.1. Les paramètres décrivant une population 6

II.2. Quelques éléments de génétique des populations 11

II.3. La dynamique des populations 21

II.4. Notions de chorologie et d'autécologie forestières 28

II.5. Le système population-environnement 36

III. Etude des biocénoses : structures de la végétation 37

III.1. La notion de formation végétale 37

III.2. L'approche phytosociologique de la végétation 40

III.3. La notion de groupe écologique et l'étude des stations forestières 50

III.4. La dynamique de la végétation 58

IV. Les niveaux d'intégration supérieurs à la biocénose 61

IV.1. Ecocomplexes et écologie du paysage 61

IV.2. Quelques éléments de phytogéographie 63

IV.3. Les régions naturelles forestières de l'IFN 66

IV.4. Le forestier et la biodiversité 67

V. Exemples de relations biotiques dans les écosystèmes forestiers 70

V.1. La compétition 70

V.2. La symbiose 73

V.3. Le parasitisme 74

V.4. La prédation 78

VI. Cycles et flux de matière dans les écosystèmes forestiers 80

VI.1. Les chaînes alimentaires et les réseaux trophiques 80

VI.2. Les cycles biogéochimiques 81

VI.3. La productivité des écosystèmes forestiers 83

Conclusion 87

Bibliographie 87

Quelques éléments d'écologie utiles au forestier

Objectifs :
• Etre capable d'analyser et d'expliquer le fonctionnement des biocénoses.
• Etre capable d'analyser le fonctionnement de l'écosystème forestier.
• Etre capable d'établir un diagnostic stationnel et de prendre des décisions.

Le terme *écologie* est de nos jours très à la mode et souvent employé. Sous ce que le grand public appelle écologie, il faut savoir discerner un ensemble de sciences et disciplines, parfois assez anciennes. Le forestier gérant des espaces naturels, l'écologie lui est utile pour asseoir ses décisions (par exemple, pour le choix des essences lors d'un reboisement) et pour dialoguer avec d'autres interlocuteurs (par exemple, des associations de protection de l'environnement ou des chasseurs).

L'objet de ce cours est donc de donner quelques bases en écologie, en essayant le plus souvent de sortir des généralités pour se concentrer sur les milieux forestiers.

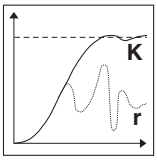
I. Quelques notions de base

I.1. Qu'est-ce que l'écologie et quel est son intérêt pour le forestier ?

Il existe plusieurs définitions de l'écologie. La plus répandue est : *« étude des interactions entre les organismes vivants et leur milieu, et des organismes vivants entre eux dans les conditions naturelles »*. On peut également dire que l'écologie est l'étude des interactions qui déterminent la distribution et l'abondance des organismes, ou encore l'étude des écosystèmes.

Pour mieux comprendre ce qu'est l'écologie, on peut s'intéresser aux évolutions historiques qu'a connues cette discipline (FRONTIER et PICHOD-VIALE, 1993) :

• Elle s'est tout d'abord préoccupée des espèces individuellement en essayant de définir les réponses d'une espèce aux facteurs de l'environnement (sol et climat par exemple). On parle aujourd'hui à ce sujet d'**auté-**



cologie. Les forestiers étudient par exemple de près l'autécologie des essences forestières.

L'autécologie devait initialement permettre d'expliquer la répartition des espèces à diverses échelles (aire de répartition planétaire ; répartition due au sol, au climat, à l'altitude ; répartition à l'échelle d'une station...).

• L'autécologie a rapidement buté sur un obstacle : la répartition d'une espèce est non seulement due à des facteurs abiotiques, mais également à d'autres espèces avec lesquelles elle cohabite ! Les espèces peuvent en effet interagir entre elles (relations prédateurs-proies, de compétition, de symbiose...). Par exemple, la croissance de certaines essences forestières est facilitée par des mycorhizes (champignons symbiotes). Le maintien de certaines essences forestières peut être compromis par une densité trop importante de cervidés.

Suite aux limites qu'a connues l'autécologie, on s'est intéressé à une écologie des interactions entre espèces que l'on nomme **synécologie**.

• Pour finir, on a pu constater que les organismes vivants modifient le milieu environnant ce qui crée de nouvelles interactions (indirectes) entre espèces. Par exemple, un peuplement forestier crée un micro-climat, une ambiance forestière qui permet à certaines plantes de s'installer (flore typiquement forestière) et à certains animaux de vivre (des oiseaux, par exemple).

Cette dernière constatation permet d'aboutir à un système d'interactions complexe entre espèces et entre espèces et leur milieu. Cela donne la notion d'**écosystème**.

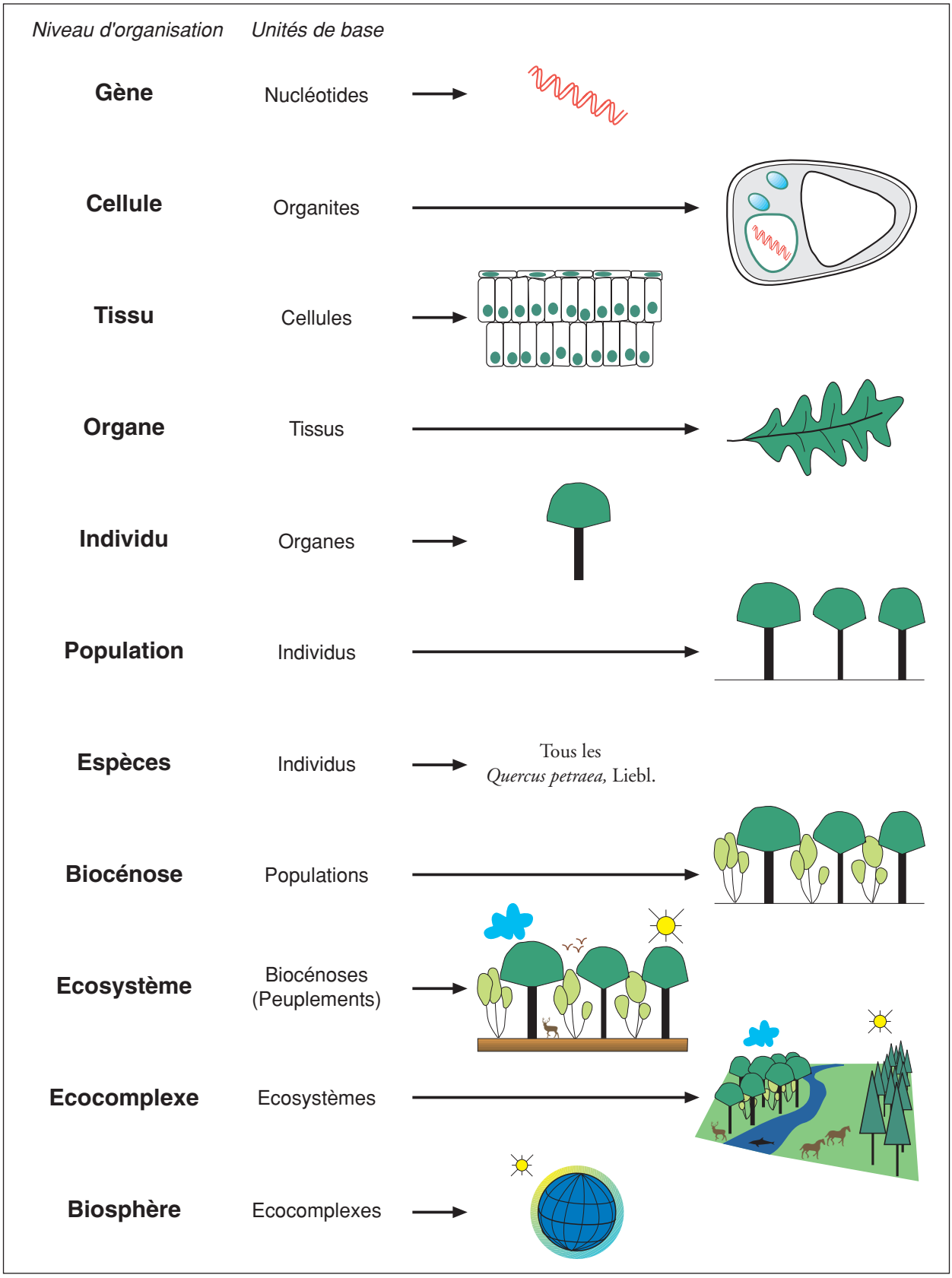
On peut considérer le forestier comme un consommateur par rapport à l'écologie. Celle-ci lui permet d'affiner sa gestion et de la rendre pérenne. Par exemple, les connaissances en autécologie permettent de mieux raisonner l'introduction d'une essence. La flore forestière française (RAMEAU *et al.*, 1989) montre que si tout dans ce domaine de l'autécologie n'est pas encore connu, l'essentiel est à la portée du forestier.

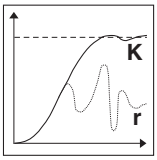
En revanche, la synécologie, souvent plus complexe, ne donne pas encore beaucoup de résultats utiles au forestier (DOUSSOT, 1991). Par exemple, l'étude de la croissance différentielle des essences forestières dans le jeune âge n'en est qu'à ses débuts (JACOBÉE, 1993). Il est pourtant intéressant, dès que le forestier veut conduire des peuplements mélangés, de posséder des informations synécologiques de cette sorte.

I.2. Les différents niveaux d'approche du monde vivant

I.2.1. Schéma global

Le schéma suivant présente les différents niveaux d'organisation biologique. Il existe de nombreux schémas de ce type et on trouve quelques différences d'un schéma à l'autre.





Les niveaux d'organisation biologique correspondent à un emboîtement de plus en plus complexe. Ils peuvent échanger de la matière et de l'énergie. Ils présentent soit des *limites physiques* (membranes, épidermes...), soit des *limites fonctionnelles* (variations de facteurs écologiques, gradients...).

Schématiquement, la biologie s'intéresse plutôt aux premiers niveaux d'organisation (génétique, biologie moléculaire, histologie...) alors que l'écologie travaille plutôt sur les populations, les peuplements ou les écosystèmes. Bien entendu, il n'existe pas de frontières strictes et la génétique peut très bien être utilisée en écologie.

I.2.2. Les niveaux d'organisation biologique

I.2.2.1. Les gènes

Les gènes portent l'information génétique sous forme d'ADN. Ils déterminent le développement, la morphologie des individus et interviennent dans l'évolution des populations.

I.2.2.2. La cellule

La cellule est l'unité de base des organismes vivants. Son activité est sous le contrôle des gènes et elle est plus ou moins spécialisée (activité photosynthétique, accumulation de réserves, protection, transport des sèves...).

I.2.2.3. Les tissus

Les tissus sont des ensembles de cellules ayant une fonction commune. On a par exemple dans les feuilles des épidermes (ayant un rôle de protection), du parenchyme palissadique (ayant un rôle de photosynthèse), du parenchyme lacuneux (ayant un rôle dans les échanges gazeux), des tissus conducteurs (bois, liber), des tissus de soutien...

I.2.2.4. Les organes

Les organes sont des groupes de tissus. Par exemple, une feuille est composée de différents tissus (énumérés ci-dessus). Elle peut servir pour la photosynthèse, les échanges gazeux, pour accumuler des réserves...

I.2.2.5. L'individu

L'individu est formé d'organes. Il est autonome et peut se reproduire.

I.2.2.6. La population

Une *population* est un ensemble d'individus de la même espèce. On parlera par exemple d'une population de chevreuils, de scolytes ou de chênes dans un massif forestier donné.

Les individus d'une population peuvent :

- communiquer entre eux,
- s'apparier pour se reproduire,
- entrer en concurrence pour l'utilisation de ressources communes,

• coopérer,

• se transmettre des parasites ou des maladies.

C'est la population - et non l'individu - qui est considérée comme la pièce élémentaire des écosystèmes (BARBAULT, 1990).

I.2.2.7. L'espèce

On peut définir la notion d'espèce à deux niveaux :

• **Sens biologique :** ensemble de populations effectivement ou potentiellement interfécondées dans les conditions naturelles et sexuellement isolées des autres populations ;

• **Sens taxonomique :** unité fondamentale dans la classification taxonomique qui distingue les grandes unités suivantes : règne, embranchement, classe, ordre, famille, genre et espèce.

Ces deux notions se recoupent la plupart du temps.

I.2.2.8. La biocénose

La *biocénose* est un ensemble de populations (micro-organismes, plantes, animaux) vivant en un endroit donné. Cet endroit est nommé *biotope*, on le définit comme un espace délimité, caractérisé par des conditions physiques et chimiques dont les dominantes sont homogènes.

Il est rare de pouvoir étudier une biocénose complète car l'inventaire des populations peut se révéler particulièrement long et fastidieux. C'est pour cela qu'on définit souvent des ensembles pluri-spécifiques restreints qu'on appelle *peuplements* ou *communautés* (BARBAULT, 1990). On peut également définir le terme *phytocénose* (partie végétale de la biocénose) et le terme *zoocénose* (partie animale de la biocénose).

I.2.2.9. L'écosystème

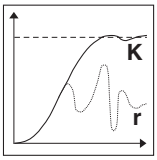
Un *écosystème* est un système biologique constitué d'une biocénose et d'un biotope. Bien qu'un écosystème puisse être considéré comme une unité, il n'en est pas toutefois pour autant un système parfaitement fermé : il échange de la matière et de l'énergie avec d'autres écosystèmes situés autour.

Ce n'est pas tant la liste exhaustive des espèces d'une biocénose qui importe que l'étude de la structure et du fonctionnement de l'écosystème. A une approche énumérative on préfère une approche systémique.

I.2.2.10. L'écocomplexe

Comme il vient d'être dit, les écosystèmes ne sont pas forcément indépendants entre eux. Il peut par exemple exister des chaînes alimentaires qui passent d'un écosystème à un autre, ou des flux de matière et d'énergie entre les écosystèmes. On définit donc une structure plus grande, l'*écocomplexe*.

Un écocomplexe est un assemblage localisé d'écosystèmes interdépendants qui ont été modelés par une histoire écologique et humaine com-



mune. Certains auteurs (FISCHESSER et DUPUIS-TATE, 1996) définissent les paysages comme des écocomplexes. L'étude des écocomplexes porte parfois le nom d'écologie du paysage.

I.2.2.11. La biosphère

La biosphère est le niveau ultime d'intégration. C'est l'ensemble des écocomplexes et écosystèmes qu'on peut trouver à l'échelle du globe. Cette trame vivante est branchée sur l'énergie solaire.

II. Populations, peuplements et espèces

La population étant la pièce élémentaire de l'écosystème, on a ici pour objectif de caractériser au mieux les populations et leur dynamique. Les applications pratiques de cette étude des populations sont courantes. Par exemple, la connaissance de la structure et de la dynamique d'une population d'insectes forestiers peut permettre de prévenir une pullulation. La connaissance de l'accroissement en biomasse d'un peuplement forestier peut permettre de raisonner et planifier les récoltes (calculs de possibilité en aménagement forestier). Les dynamiques de régénération des essences forestières peuvent être utiles pour améliorer la sylviculture (gestion du mélange, planification des travaux...).

II.1. Les paramètres décrivant une population

Avant toute chose, il est important de connaître les populations et l'objet de ce qui suit est de définir les paramètres utilisés pour décrire et suivre les populations.

II.1.1. Les paramètres individuels

Divers paramètres individuels peuvent être pris sur les individus d'une population. On cite souvent :

- la taille des individus,
- le poids des individus,
- l'âge des individus.

L'appréhension de ces données n'est pas toujours facile (par exemple, il n'est pas toujours facile de déterminer l'âge d'un arbre sans méthodes destructrices). Souvent, on procède par échantillonnage pour obtenir ces résultats.

II.1.2. Les effectifs

La connaissance des effectifs est également importante pour la connaissance des populations. Les effectifs peuvent être estimés de manières très différentes :

- La **densité**, c'est-à-dire le nombre d'individus par unité de surface ou unité de volume. On a ainsi 5 poissons/m^3 d'eau, 50 oiseaux/ha...

• Souvent ce n'est pas le nombre d'individus qui est pris en compte mais la **biomasse** (poids de matière vivante sèche ou fraîche). Une culture peut par exemple avoir une biomasse de 25 tonnes/ha. La biomasse est beaucoup utilisée pour les populations végétales ou les populations aquatiques.

• Lorsque le dénombrement des individus est impossible (trop long ou trop fastidieux), on peut utiliser des **descripteurs semi-quantitatifs**. Par exemple, les *cœfficients d'abondance-dominance de Braun-Blanquet* sont parfois utilisés par les forestiers et très souvent par les phytosociologues. Ils servent à établir des relations d'ordre lors de relevés de végétation. Ainsi, on note :

5 quand l'espèce couvre plus de 75 % de la surface,

4 quand l'espèce couvre plus de 50 % de la surface,

3 quand l'espèce couvre plus de 25 % de la surface,

2 quand l'espèce est abondante, mais couvre de 5 à 25 % de la surface,

1 quand l'espèce est bien représentée, mais couvre moins de 5 % de la surface,

+ quand l'espèce est présente en petite quantité.

L'*abondance* d'une population à l'intérieur d'un peuplement correspond au nombre d'individus de cette espèce présents. La *dominance* concerne elle les relations existant entre ces individus et la dominance de certains par rapport aux autres. C'est pour cela qu'on parle de cœfficients d'abondance-dominance car ceux-ci traitent ces deux aspects à la fois.

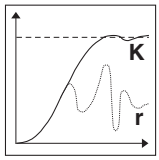
• D'autres méthodes sont également utilisées pour les populations animales. On parle ainsi d'indice kilométrique d'abondance *(IKA)* pour les grands animaux de nos forêts ou d'indice ponctuel d'abondance *(IPA)* pour les oiseaux. Dans ce dernier cas, ce sont des écoutes qui sont effectuées, les oiseaux étant reconnus à leur chant.

Des comptages de cervidés en forêt sont faits dans le cadre de la gestion cynégétique. Leur fiabilité est souvent toute relative.

II.1.3. Natalité et mortalité

Les variables servant à décrire la population peuvent être modifiées par les processus démographiques. Ces processus sont l'immigration, l'émigration, la mortalité et la natalité.

La natalité correspond à l'ensemble des naissances, la mortalité à l'ensemble des décès. Ces deux phénomènes dépendent à la fois des propriétés des individus qui composent la population et des propriétés de l'environnement. Ainsi une population peut être caractérisée par des individus plus ou moins fertiles, mais cette fertilité peut être variable suivant l'environnement (gelées tardives, sécheresse peuvent limiter la fructification de certaines essences forestières).



II.1.4. Les tables de mortalité et les courbes de survie

II.1.4.1. Les tables de mortalité

Une table de mortalité représente sous une forme concise le devenir d'individus d'une même génération au cours du temps.

L'utilisation des tables de mortalité est d'un usage courant en démographie humaine et est également répandu en écologie forestière dans le cas de l'étude d'insectes défoliateurs.

La table de mortalité ci-jointe donne les informations suivantes :

- l'âge des individus *(x)*,
- le nombre de survivants au début de chaque classe d'âge *(Sx)*,
- le nombre de décès par classe d'âge *(dx)*,
- le quotient de mortalité *(qx)*, [qx = dx/sx],
- l'espérance de vie *ex*.

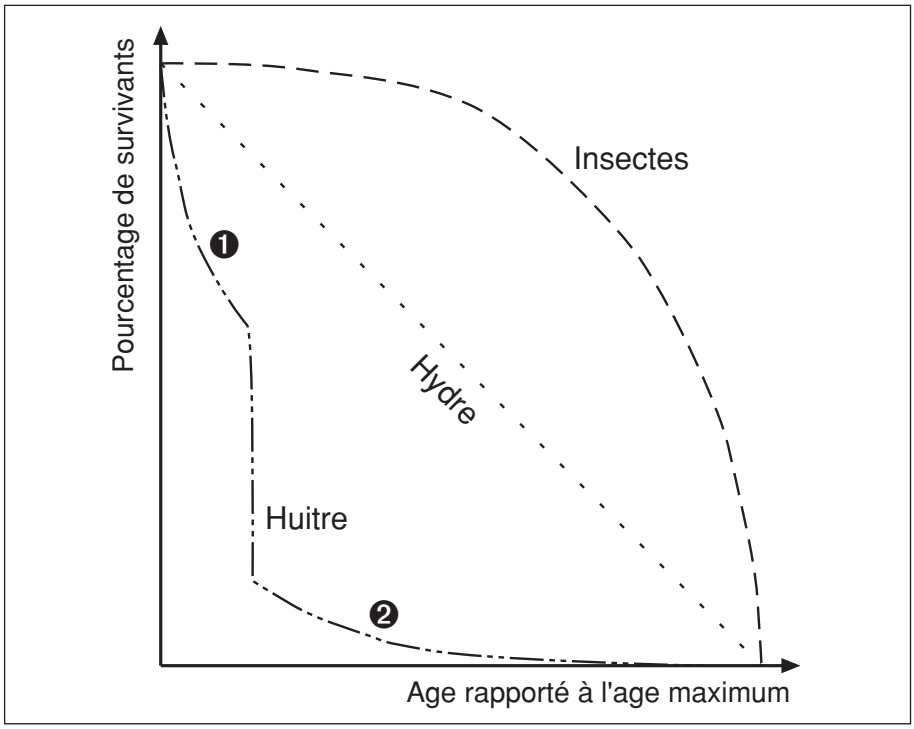
x	S_x	d_x	q_x	e_x
0	100.000	15.270	152,7	41,01
1	84.730	5.253	62,0	47,31
2	79.477	2.941	37,0	49,40
3	76.536	1.926	25,2	50,28
4	74.607	1.440	19,3	50,57
5	73.167	1.096	15,0	50,55
6	72.071	908	12,6	50,32
7	71.163	748	10,51	49,95
8	70.415	618	8,81	49,48
9	69.797	545	7,81	48,91
10	69.252	509	7,35	48,29
11	68.743	486	7,07	47,65
12	68.257	473	6,93	46,98
13	67.787	473	6,98	46,31
14	67.311	477	7,09	45,63
15	66.834	479	7,17	44,95
16	66.355	505	7,60	44,27
17	65.851	524	7,96	43,61
18	65.327	542	8,30	42,95
19	64.785	555	8,57	42,31
20	64.230	464	8,78	41,67
30	58.552	565	9,65	35,22
40	52.926	565	10,68	28,44
50	47.016	649	13,80	
60	39.327	1.007	25,60	14,50
70	26.693	1.575	59,0	
80	10.336	1.447	140	4,90
90	1.150	306	266	
100	20			

II.1.4.2. Les courbes de survie

A partir des tables de mortalité, on peut tracer des courbes de survie. Ces courbes donnent le nombre de survivants en fonction de l'âge (exprimé en pourcentage de la durée maximale de vie). Le graphique suivant donne quelques exemples de courbes de survie (d'après FRONTIER et PICHOD-VIALE, 1993).

Pour les insectes, on a une forte protection des individus d'où une mortalité qui se situe plutôt à un âge avancé. Le cas de l'Hydre est assez

exceptionnel car la mortalité intervient tout au long de la vie. Fréquemment, la mortalité est intense à des moments critiques du cycle biologique. C'est le cas de l'Huitre pour laquelle la mortalité des larves planctoniques est d'abord assez élevée (1), puis la fixation produit une mortalité massive et soudaine et ensuite les adultes fixés ont une mortalité plus faible (2).



II.1.5. Le sex-ratio

Le *sex-ratio* est le rapport qui existe entre le nombre d'individus mâles et le nombre d'individus femelles dans une population donnée. Certaines populations ont un sex-ratio primaire déterminé à la fécondation, équilibré (1), mais un sex-ratio secondaire, déterminé à la naissance ou à l'éclosion déséquilibré.

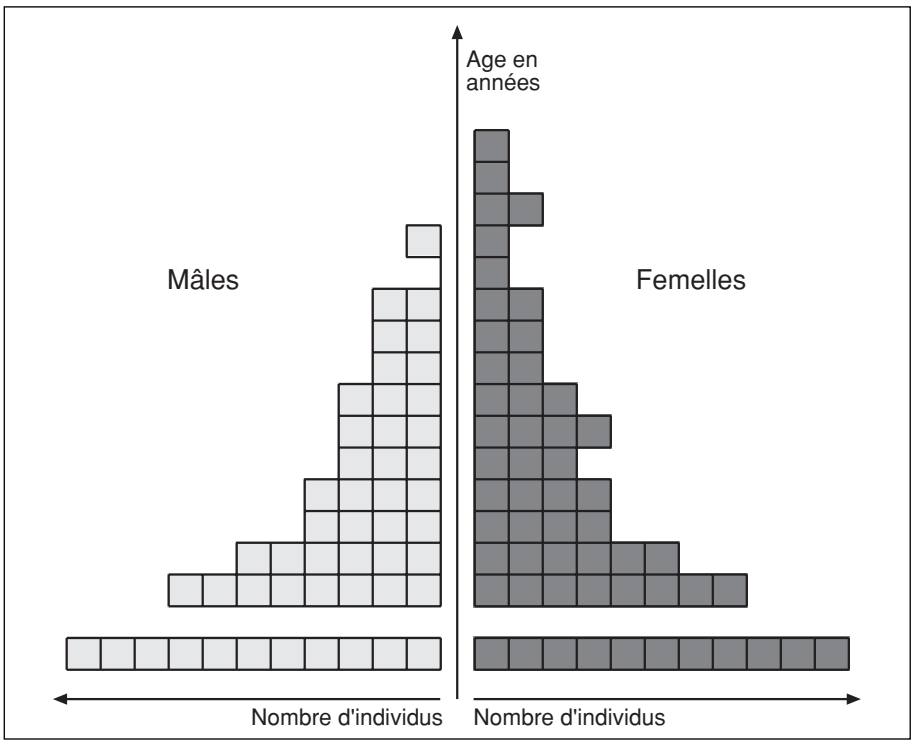
Les pratiques cynégétiques peuvent déséquilibrer le sex-ratio, avec notamment un abattage trop important des mâles.

II.1.6. Les pyramides des âges

Une pyramide des âges représente le nombre d'individus par classe d'âge et par sexe d'une population. Cette pyramide peut permettre de mieux appréhender les caractéristiques d'une population. Quand les populations sont sexuées, on représente séparément mâles et femelles ce qui donne une idée du sex-ratio.

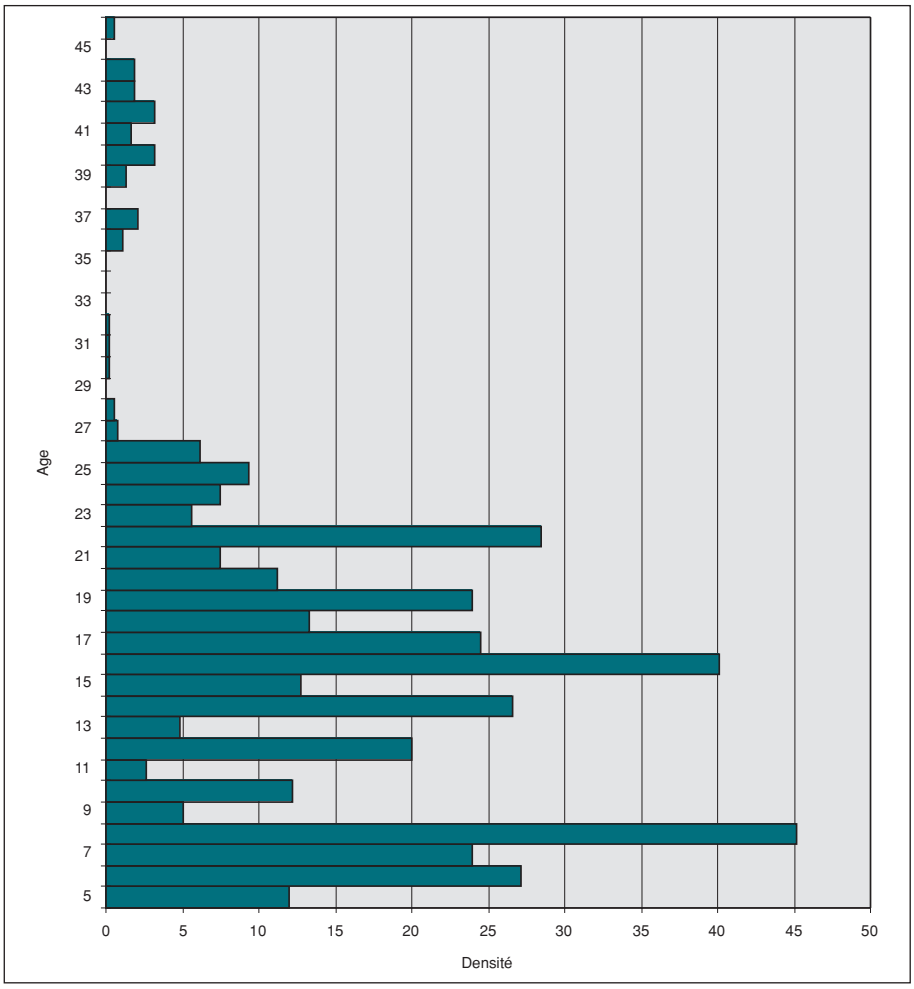
La pyramide page suivante est celle d'une population de Cerf (d'après FISCHESSER et DUPUIS-TATE, 1996).

Chaque espèce a une pyramide qui correspond à son équilibre (tant au niveau du sex-ratio que de la répartition en classes d'âges). Chez les ongu-



lés, l'équilibre se situe autour de la parité des sexes. Il existe d'autres populations (parmi les oiseaux) pour lesquelles ce n'est pas le cas.

L'âge étant difficile à mesurer pour les arbres, les pyramides des âges pour les populations d'arbres forestiers ne sont pas courantes. On trouve



toutefois une pyramide établie par Lemée en 1970 résultant de l'inventaire de 3,76 ha de Pin sylvestre (peuplement ouvert) en forêt de Fontainebleau (LEMÉE, 1970 *in* DAJOZ, 1974).

II.1.7. La distribution spatiale des individus

On appelle répartition des individus la façon dont ils se répartissent dans l'espace. On considère ici la répartition à l'échelle d'un territoire.

La répartition régulière ou uniforme

On a une répartition régulière ou uniforme lorsque les individus sont situés à égale distance les uns des autres.

Cette répartition régulière est rare car la répartition est souvent perturbée par l'hétérogénéité du milieu. Ce type de répartition ne se rencontre que lorsqu'il existe une compétition intense entre les individus.

La répartition au hasard

La répartition au hasard correspond comme son nom l'indique à une distribution au hasard des individus.

Comme la répartition régulière, elle est plutôt rare et se trouve chez les populations qui n'ont aucune tendance au regroupement et qui vivent dans des milieux homogènes.

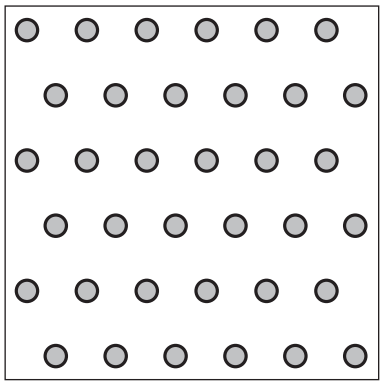
La répartition en agrégats (ou contagieuse)

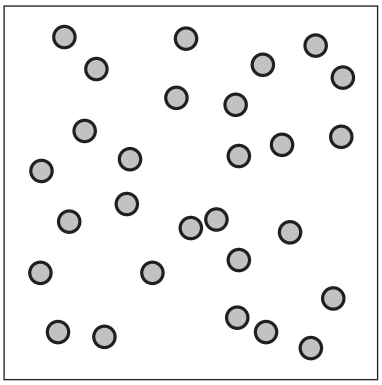
Il y a répartition en agrégats lorsque les individus sont regroupés.

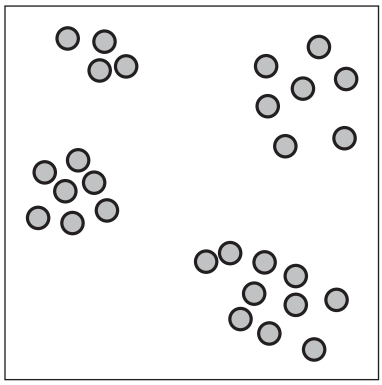
C'est la répartition la plus fréquente. Elle peut être due :

• au comportement des adultes qui recherchent le voisinage de leurs semblables,

• à des variations dans les caractéristiques du milieu qui amènent les individus à se grouper dans les zones les plus favorables.







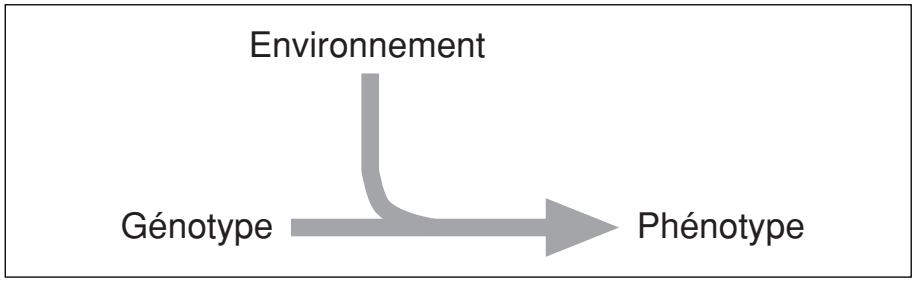
II.2. Quelques éléments de génétique des populations

II.2.1. Quelques rappels de génétique

Dans le noyau des cellules se trouve de l'*ADN* porté par des *chromosomes* (en nombre pair, i.e. *2n* chromosomes). Cet ADN contient le *patrimoine génétique* de l'individu. Pour un *locus* (emplacement sur le

chromosome) donné, il peut exister de nombreux *allèles* pour un même gène (par exemple, sur le locus correspondant à la couleur du feuillage, on peut avoir les allèles couleur verte, couleur pourpre...). Les mécanismes de *réduction chromatique* (lors de la méïose) et de *fécondation* contribuent au mélange des gènes.

On distingue le génotype (ce qui est gravé dans l'ADN) du phénotype (ce qui est perçu de manière visible, qu'il soit d'origine génétique ou non). Le phénotype résulte du génotype, mais également de l'environnement.



Par exemple, un arbre peut ne pas être branchu (phénotype) parce que génétiquement, il n'a pas tendance à faire de grosses branches (expression du génome) ou bien parce que les conditions de croissance qu'il a connues (environnement), une croissance en futaie très dense par exemple, n'ont pas permis aux branches de beaucoup se développer. Bien entendu, ce peut être pour les deux raisons à la fois.

II.2.2. La variabilité génétique des populations

II.2.2.1. L'équilibre des populations : la loi de Hardy-Weinberg (1908)

La loi de Hardy et Weinberg s'exprime ainsi : *si l'on considère une population infinie (ou du moins d'effectif élevé), panmictique (c'est-à-dire dans laquelle les croisements se font au hasard), sans mutations ni migrations, il y a conservation des fréquences alléliques et génotypiques d'une génération à la suivante.*

Cela se démontre de la façon suivante. Imaginons deux allèles, A et A' de fréquence respective p et q ($p+q=1$). La reproduction sexuée donne les résultats suivants :

			Gamètes mâles	
		Allèles	A	A'
	Allèles	*Fréquences*	*p*	*q*
Gamètes	A	*p*	AA (p.p)	AA' (p.q)
femelles	A'	*q*	AA' (p.q)	A'A' (q.q)

Dans ce tableau figurent les résultats de la fécondation ainsi que les probabilités associées. On peut en déduire les probabilités de chaque génotype :

- AA : p^2,
- A'A' : q^2,
- AA' : $pq+pq = 2pq$.

Soient u et v les nouvelles fréquences pour les allèles A et A'.

$u = p^2 + 1/2\ (2pq) = p^2 + pq = p\ (p+q) = p\ (1) = p$

$v = q^2 + 1/2\ (2pq) = q^2 + pq = q\ (q+p) = q\ (1) = q$

Comme $u = p$ et $v = q$, on a bien maintien de l'équilibre.

Cette loi repose sur des hypothèses qui doivent toujours être présentes à l'esprit (pas de migrations, pas de mutations, panmixie...). Dès qu'elles ne sont pas réalisées, les fréquences alléliques et génotypiques peuvent changer.

II.2.2.2. Les facteurs d'évolution des populations

Si la loi de Hardy et Weinberg dit qu'on peut, selon certaines hypothèses, avoir conservation des fréquences alléliques et génotypiques d'une génération à la suivante, il n'en est pas toujours ainsi. Il existe des raisons d'évolution génétique des populations. Ce sont elles qui seront ici décrites.

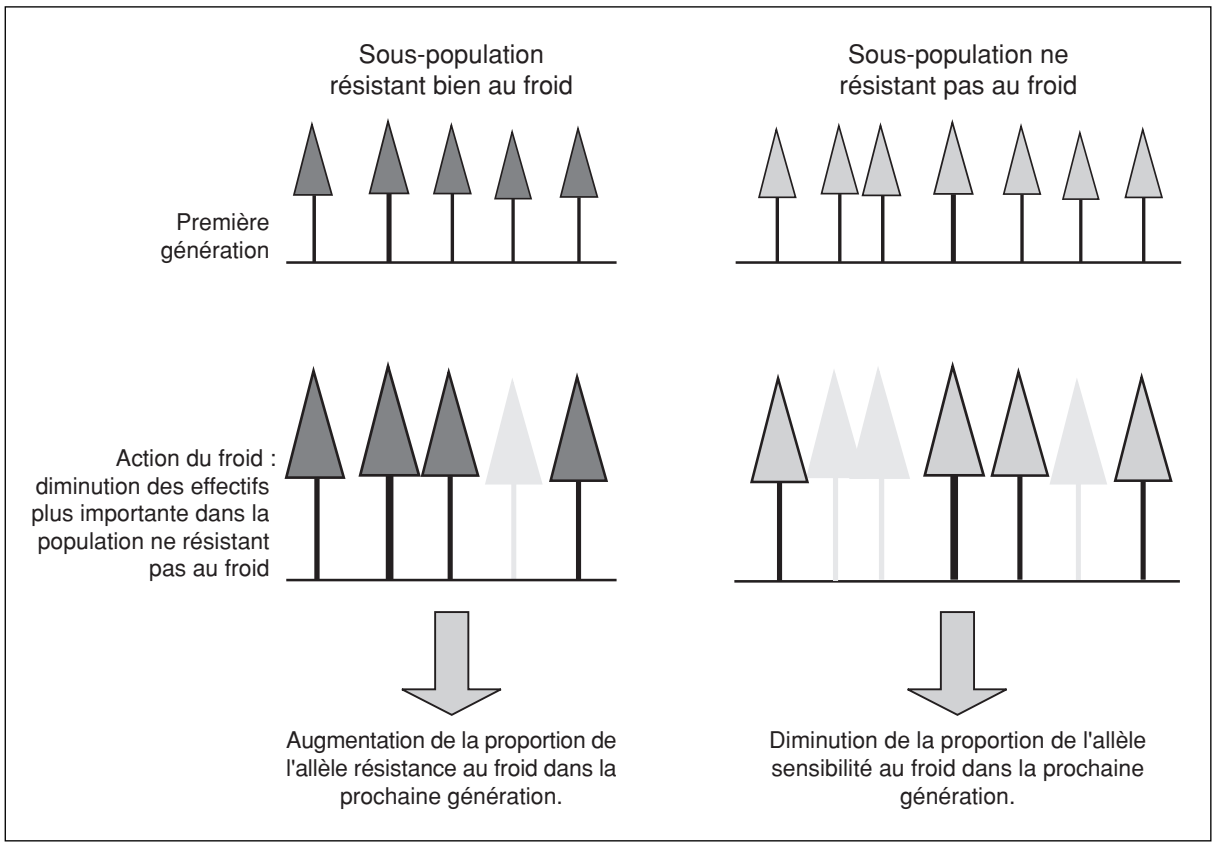
II.2.2.2.1. Les mutations

Les *mutations* correspondent à des changements alléliques ou génotypiques spontanés qui se produisent au niveau de l'ADN. Les taux de mutation sont en général très faibles (10^{-4} à 10^{-10}). Les mutations ne peuvent pas à elles seules expliquer l'évolution des populations, mais elles y contribuent.

II.2.2.2.2. La sélection naturelle

Imaginons que les génotypes produits par la fécondation ne soient pas égaux entre eux en ce qui concerne l'adaptation au milieu. Par exemple, à l'intérieur d'une même population d'arbres forestiers, on peut avoir certains arbres qui résistent bien au froid alors que ce n'est pas le cas pour d'autres. On aura plus de mortalité en cas de froid intense chez les individus ayant la moins bonne résistance au froid. Ils contribueront donc moins à la génération suivante car ils seront moins nombreux à pouvoir se reproduire qu'à la génération précédente (cf. schéma page suivante).

On dit de deux génotypes qui n'ont pas le même taux de multiplication (fécondité ou taux de mortalité différents) dans des conditions environnementales données qu'ils n'ont pas la même *valeur sélective* (ou *« fitness »*). Leur fréquence change dans la population au cours du temps. Il y a sélection. La *sélection naturelle* fait évoluer beaucoup plus rapidement les populations que les mutations.



II.2.2.2.3. Les migrations

Dans une population, on peut avoir des *phénomènes migratoires* (émigration et immigration). Ces courants migratoires peuvent mettre en contact des populations n'ayant pas les mêmes gènes ou pas les mêmes proportions allèliques ou génotypiques. On a alors modification de la structure génétique des populations.

Chez les essences forestières, les moyens naturels de migrations sont assez limités. Il s'agit de la pollinisation et de la dissémination.

• La **dispersion du pollen** dépend :

- de la hauteur de l'arbre,

- de la morphologie des grains de pollen,

- des conditions météorologiques.

La plupart des essences forestières ont une pollinisation anémophile (par le vent), bien que certaines espèces aient recours à des insectes (pollinisation entomophile). Le pollen a un taux de viabilité qui chute assez rapidement au fur et à mesure qu'on s'éloigne de l'arbre (en général quelques centaines de mètres).

• La **dispersion des graines** dépend :

- de la hauteur de l'arbre,

- de la morphologie et du poids de la graine,

- des conditions météorologiques.

Chez les Gymnospermes, on a une bonne adaptation à la dispersion avec des graines de poids faible et ailées. Chez les Angiospermes, on a une plus grande variabilité dans les graines produites. On distingue :

- Des espèces chez lesquelles les graines sont petites, légères ou garnies de poils (Peuplier, Saule...). Pour ces essences, la dissémination est maximale ; elle se fait soit par le vent, soit par les animaux.

- Des espèces pour lesquelles les graines sont lourdes (Chêne, Hêtre, Noyer...). La dispersion pour ces espèces par la pesanteur est limitée et ne peut être efficace qu'en présence d'animaux.

Ces deux grandes familles n'ont pas la même *stratégie* en ce qui concerne leur reproduction.

Les possibilités de migration des essences forestières à l'état naturel sont donc assez limitées. L'Homme a toutefois souvent bouleversé ceci en régénérant artificiellement les peuplements et en mélangeant les populations d'essences forestières.

II.2.2.2.4. La dérive génétique

Lorsque des populations sont en effectifs limités, la fréquence d'un allèle peut varier par le seul fait du hasard et la loi de Hardy et Weinberg n'est plus respectée. On peut rencontrer ce phénomène de *dérive génétique* lorsque des populations se trouvent isolées. Cela peut être le cas pour des populations isolées à la suite de catastrophes physiques (incendies, éruptions volcaniques...) ou bien pour des populations de montagne qui ne peuvent plus communiquer entre elles.

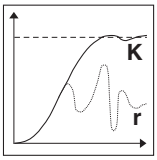
II.2.2.3. La variabilité génétique comme cause de l'évolution des populations

II.2.2.3.1. La variabilité intra-spécifique

Sachant désormais qu'il existe une variabilité génétique au sein des populations, on se propose ici de savoir quelle est la nature de cette variabilité. Des études ont permis de montrer qu'il existe, dans les populations d'arbres forestiers, deux grands types de variabilité : la *variabilité clinale* et la *variabilité discontinue*. On peut mettre en évidence ceci à l'aide de plantations comparatives de provenance. Cela consiste à planter des plants d'une même essence, mais de provenances différentes, en un même endroit afin d'effectuer ensuite diverses mesures (croissance, résistance, date de débourrement...). L'analyse de ces mesures permet de comparer les diverses provenances.

• La variabilité clinale

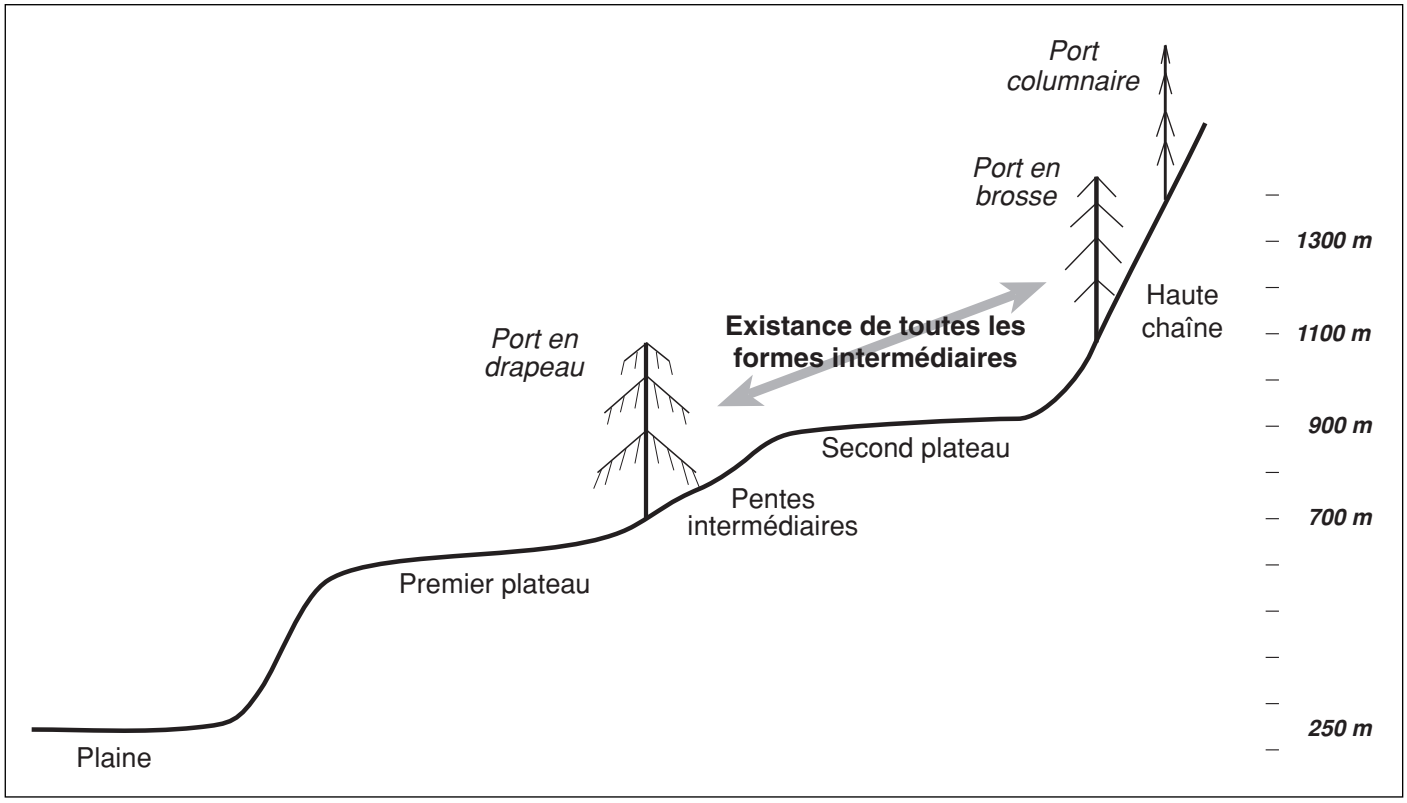
On parle de variabilité clinale lorsqu'on a un gradient de variation à l'intérieur de la population. Ainsi, la croissance, la vitesse de débourrement, la couleur des aiguilles peuvent varier de manière continue sans qu'il soit aisé de créer des groupes homogènes.



La variabilité clinale peut avoir diverses origines :

- gradient climatique (passage d'un climat humide à un climat sec),
- gradient continental,
- gradient latitudinal,
- gradient altitudinal.

Pour ce dernier cas, un exemple assez connu est celui de l'Epicéa dans le massif jurassien.



On trouve à 700 m des épicéas ayant une bonne croissance (2,5 mm/an sur le rayon) alors qu'à 900 m elle n'est que de 1,5 mm/an et à 1200 m de 1 mm/an. Avec ces variations de croissance vont également des variations de forme avec des épicéas en drapeau à basse altitude et des épicéas en brosse en haute altitude. En très haute altitude (au delà de 1300 m), on trouve des épicéas columnaires dont les branches sont rabattues sur le tronc, ce qui correspond à une adaptation ultime de résistance à la neige.

On trouve les formes intermédiaires entre la forme en drapeau et la forme en brosse selon un gradient altitudinal. On a donc un exemple de variabilité génétique clinale.

• La variabilité discontinue

On parle de variabilité discontinue lorsqu'on a une aire morcelée. Dans ce cas, les diverses sous-populations sont isolées et on peut avoir des

phénomènes de dérive génétique. On a par exemple, une variabilité génétique discontinue pour le Douglas et le Mélèze du Japon.

II.2.2.3.2. La notion d'écotype

On peut trouver dans des endroits précis des populations qui ont des caractéristiques très particulières. On parle alors d'*écotypes*. On a souvent des écotypes liés à des conditions stationnelles particulières. Les particularités des écotypes sont génétiques et peuvent donc se transmettre de génération en génération.

II.2.2.3.3. Quelques définitions liées à la variabilité génotypique des populations d'arbres forestiers

La variabilité génotypique apporte dans le langage courant des forestiers un certain nombre de termes. Il est bon de les définir ici afin qu'il n'y ait pas de problèmes d'interprétation et d'incompréhension. Les définitions sont issues de l'ouvrage Vocabulaire-typologie des stations forestières (DELPECH *et al.*, 1985).

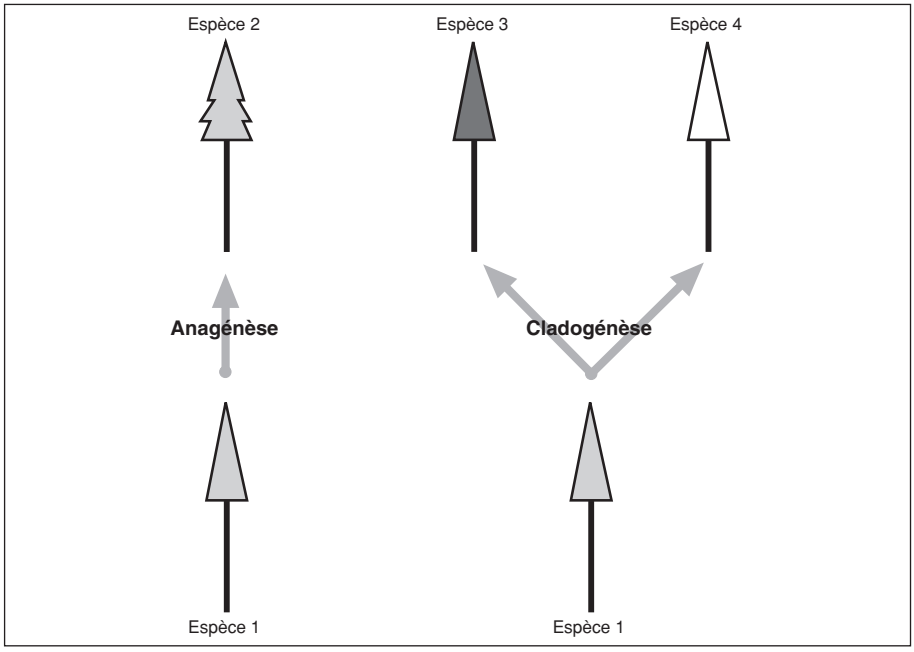
• **Ecotype :** A l'intérieur d'une espèce, ensemble de populations issu de la sélection naturelle exercée par un ou plusieurs facteurs écologiques.

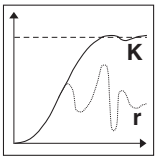
• **Provenance :** Lieu déterminé où se trouve une population d'arbres (indigène ou non) ; la provenance d'un lot de semences est celle du peuplement forestier sur lequel la récolte a été effectuée.

• **Race :** Variété d'une espèce ayant une aire géographique précise. Ce terme s'emploie surtout pour les animaux et les arbres, plus rarement en phytosociologie.

II.2.2.3.4. Quelques données sur la spéciation

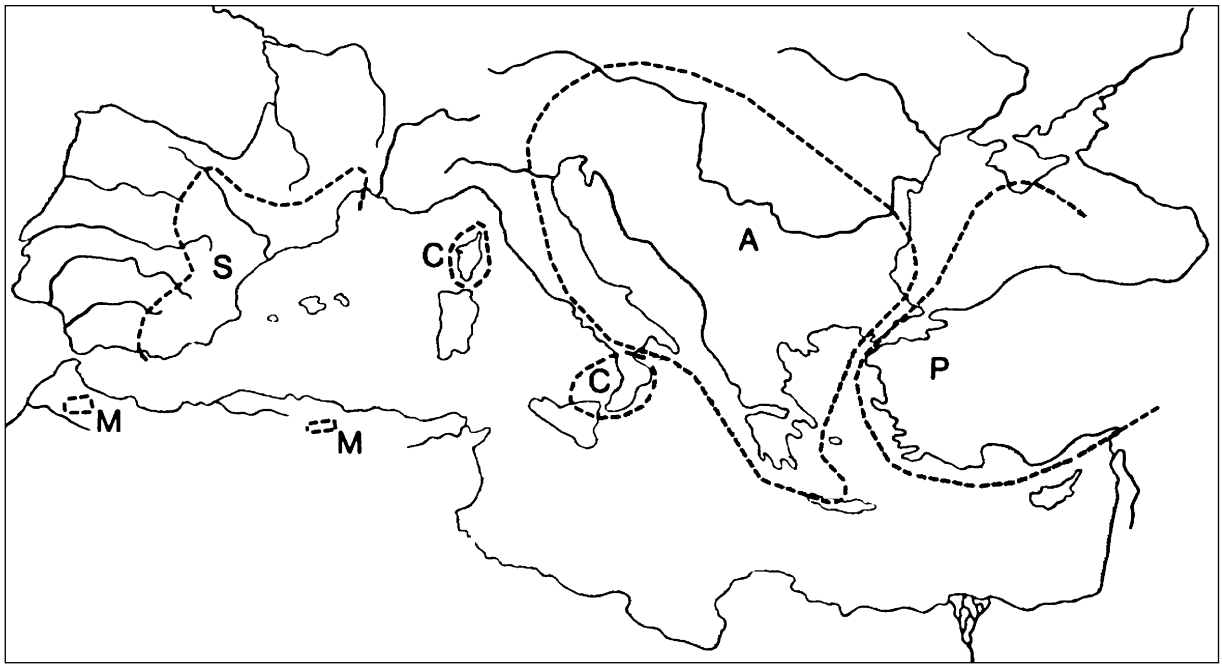
Le polymorphisme génétique intervient directement dans les processus d'évolution et de création de nouvelles espèces. On sait que la création de nouvelles espèces peut être représentée par deux phénomènes fondamentaux, l'*anagénèse* et la *cladogénèse*.





L'anagénèse correspond à l'évolution dans le temps d'une même espèce, de façon continue. Il n'y a pas vraiment création d'une nouvelle espèce, mais évolution lente de celle-ci. La cladogénèse (ou spéciation) se produit lorsqu'une population est séparée en deux sous-populations distinctes. Les deux sous-populations évoluent alors séparément et s'éloignent génétiquement de plus en plus l'une de l'autre en raison des différents phénomènes vus auparavant (mutation, dérive génétique, sélection naturelle...).

On peut imaginer, pour des espèces collectives comme le Pin noir, que le morcellement des aires et la vicariance soient le début d'une spéciation. Dans le même ordre d'idée, des éléments de chorologie et de tectonique des plaques conduisent à penser que de nombreux genres, *Abies*, *Fagus*, *Quercus...* ont un ou des ancêtres communs.



Aires des différentes sous-espèces de Pin noir **(Pinus nigra)*****, d'après OZENDA (1982)***

A : **Pin d'Autriche**, *subsp.* austriaca, *endémique des Alpes orientales, de l'Italie moyenne et des Balkans.*
S : **Pin de Salzman**, *subsp.* Salzmanii, *endémique d'Espagne dont on connait trois stations dans le sud de la France.*
C : **Pin Laricio**, *subsp.* corsica, *endémique tyrrhénien avec son aire principale en Corse et quelques stations en Sicile et Calabre.*
M : **Pin de Mauritanie**, *subsp.* mauretanica, *dont on ne connait plus que deux peuplements, l'un dans le Rif et l'autre en Grande Kabilie.*
P : **Pin de Pallas**, *subsp.* pallasiana, *endémique de l'Asie mineure et de quelques îles voisines.*

II.2.3. Application de la génétique des populations à la production forestière

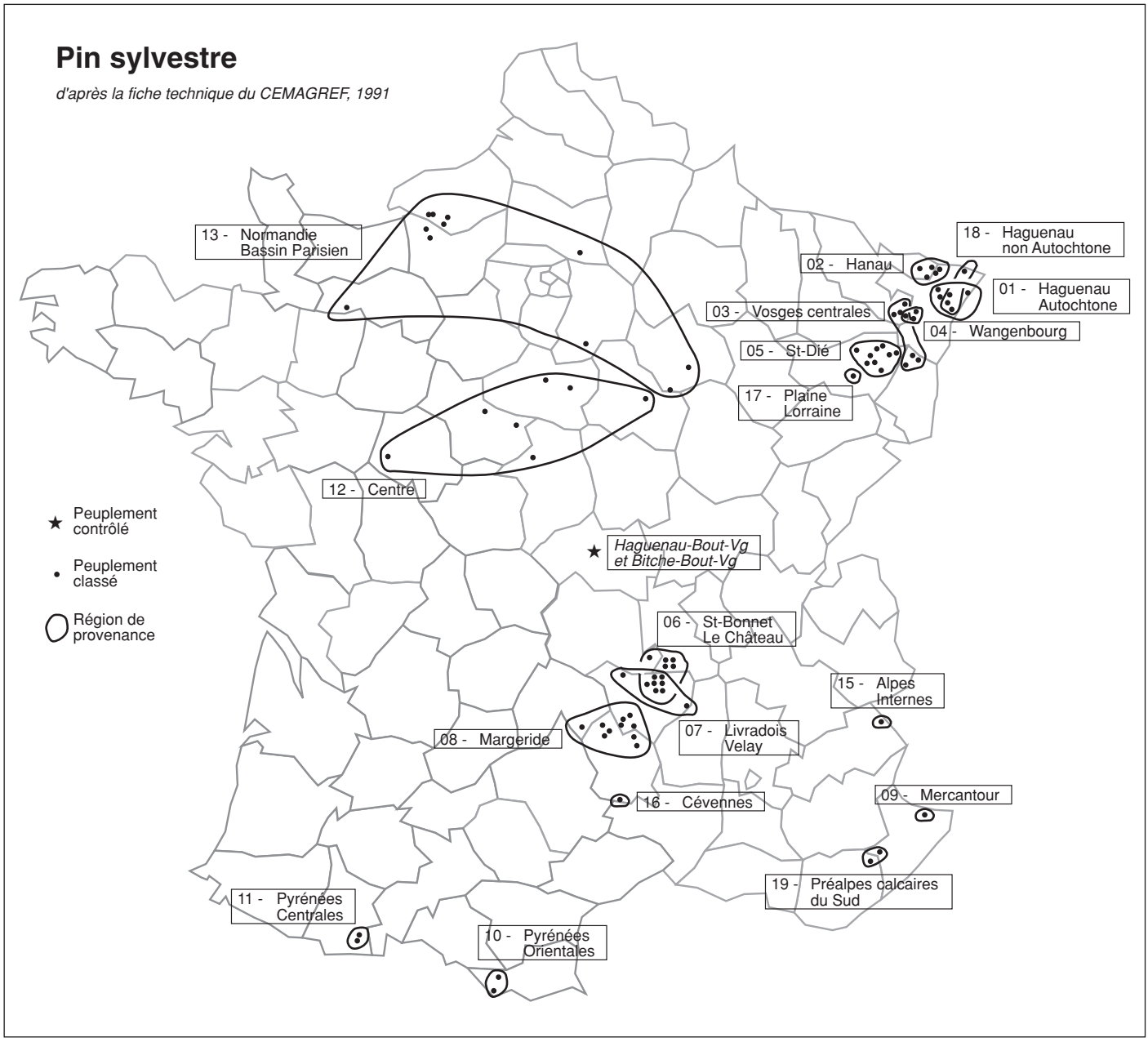
Les populations, et en particulier les populations d'arbres forestiers, présentent une variabilité dans leur génome (on parle de polymorphisme génétique). Certains de ces gènes sont « bons » d'un point de vue production (croissance en hauteur et en diamètre, qualité du bois...), d'autres sont « mauvais » (sensibilité à des parasites, mauvaise adaptation à des conditions stationnelles médiocres...). L'amélioration génétique vise à

sélectionner les bons génotypes au détriment des mauvais afin de faire des variétés améliorées. Cette démarche est relativement récente selon l'échelle des temps forestiers, même si une sélection phénotypique existe de longue date.

II.2.3.1. Les régions de provenance et les peuplements classés

Comme on a pu le remarquer auparavant, il existe une variabilité génétique importante chez les essences forestières. Il convient donc de gérer cette variabilité lors des opérations de récoltes de graines destinées au reboisement. Ainsi, il peut être très dangereux de récolter des graines d'épicéas de basse altitude pour les introduire en haute altitude. On aurait des risques de chablis de neige importants.

Des textes de loi réglementent désormais ceci et il n'est plus possible de nos jours, pour bon nombre d'essences, de planter n'importe quoi n'importe où. On doit récolter les graines dans des *peuplements classés* (ou



bien utiliser des graines issues de programmes d'amélioration). Ces peuplements ont été classés selon des *paramètres phénotypiques* (vigueur, forme, adaptation à la station, santé...) en espérant qu'une partie du déterminisme de ces paramètres est génotypique. Les peuplements classés sont en France, regroupés en *régions de provenance*. Ces régions sont supposées suffisamment homogènes pour que les graines des différents peuplements classés les constituant soient mélangées.

Les cartes présentant pour les diverses essences les peuplements classés et les régions de provenance sont disponibles dans des fiches du CEMAGREF (1991).

II.2.3.2. L'amélioration génétique des essences forestières

II.2.3.2.1. La sélection phénotypique

Depuis des siècles, les usagers du milieu forestier, puis les forestiers eux-mêmes, ont pratiqué une sélection génétique. En effet, lors des récoltes ou des régénérations, certains phénotypes sont éliminés (arbres branchus, brogneux, tordus...) ce qui induit indirectement une sélection génotypique.

II.2.3.2.2. Rapide aperçu sur les méthodes de sélection

Des programmes de recherche visant à améliorer génétiquement les essences forestières ont été mis en place par divers organismes (INRA, AFOCEL, CEMAGREF...). Ils n'ont porté que sur peu d'essences (Pin sylvestre, Epicéa, Cèdre, Merisier, Sapin pectiné, Pin maritime, Pin laricio, Douglas). On peut citer également le cas extrème du Peuplier pour lequel la sélection a conduit à la création de clones.

On cherche à obtenir par croisements des *variétés* (arbres ou groupes d'arbres) ayant des caractéristiques sylvicoles plus intéressantes. Par exemple, on peut chercher à créer des variétés ayant une croissance plus forte, un bois de meilleure qualité, une branchaison fine, une bonne résistance à la maladie, au froid...

Le travail d'amélioration génétique passe par les étapes suivantes :

- estimation de la part due au génotype dans l'expression phénotypique du caractère qu'on étudie,
- identification des arbres ayant les allèles intéressants,
- croisement entre les individus ayant les allèles intéressants,
- multiplication en masse des individus obtenus,
- conservation du patrimoine génétique obtenu.

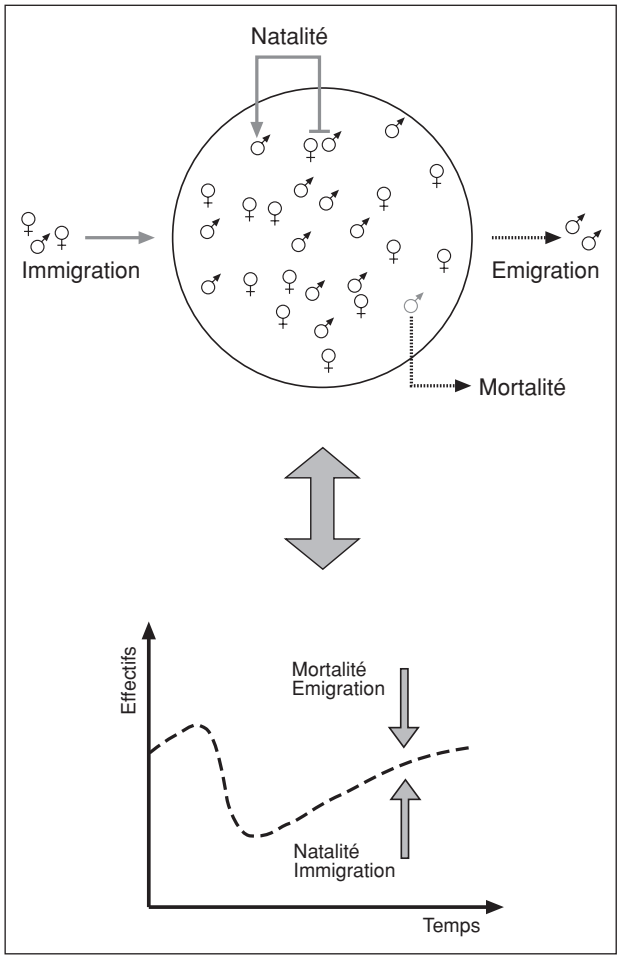
La mise en œuvre de ces étapes passe par la création de plantations comparatives, de parcs à clones, de *vergers à graines*... On obtient à la fin du matériel forestier de reproduction contrôlé. Si les essences pour lesquelles il existe du matériel forestier de reproduction contrôlé sont rares, c'est parce que les travaux de recherche nécessaires à la création de varié-

tés sont longs et coûteux. De plus, on constate que les plants issus de la recherche génétique sont accueillis de manière variable par les forestiers. Le coût de ces plants et une éventuelle méfiance ne sont pas étrangers à un certain manque d'intérêt.

II.2.3.3. Sélection génétique et biodiversité

Les populations naturelles sont caractérisées par un polymorphisme génétique plus ou moins important. Ces populations se trouvant dans un environnement toujours hétérogène ou variable à une échelle ou à une autre, le polymorphisme permet une adaptabilité face à de nouvelles conditions ou à des conditions changeantes (BARBAULT, 1990). Par exemple, une essence forestière pourra en un lieu donné résister à un refroidissement du climat si elle possède dans son *pool* génétique les gènes nécessaires.

En procédant à des améliorations génétiques, on réduit le spectre génétique des populations. Cette réduction peut être plus ou moins importante selon le degré de sélection (création de variétés synthétiques, hybrides ou polyclonales) et atteint son maximum avec la création de clones comme en populiculture. On peut alors s'interroger sur les dangers que peut présenter l'amélioration génétique si elle ne préserve pas un large *pool* génétique. Les problèmes phytosanitaires sont souvent cités, mais ce ne sont pas forcément les seuls.



II.3. La dynamique des populations

II.3.1. La cinétique démographique

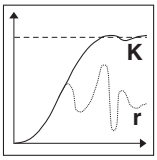
Les chapitres précédents ont montré qu'il existe des paramètres pour caractériser les populations ainsi qu'un polymorphisme génétique chez les populations naturelles. Ces considérations n'ont porté que sur la description statique des populations et non sur leur aspect dynamique. On se propose ici d'étudier la dynamique des populations, c'est-à-dire de suivre l'évolution des effectifs au cours du temps.

L'effectif d'une population peut évoluer en raison de divers paramètres : mortalité, natalité, immigration et émigration. Le bilan de ces paramètres permet de suivre à une date donnée et dans le temps, l'effectif de la population.

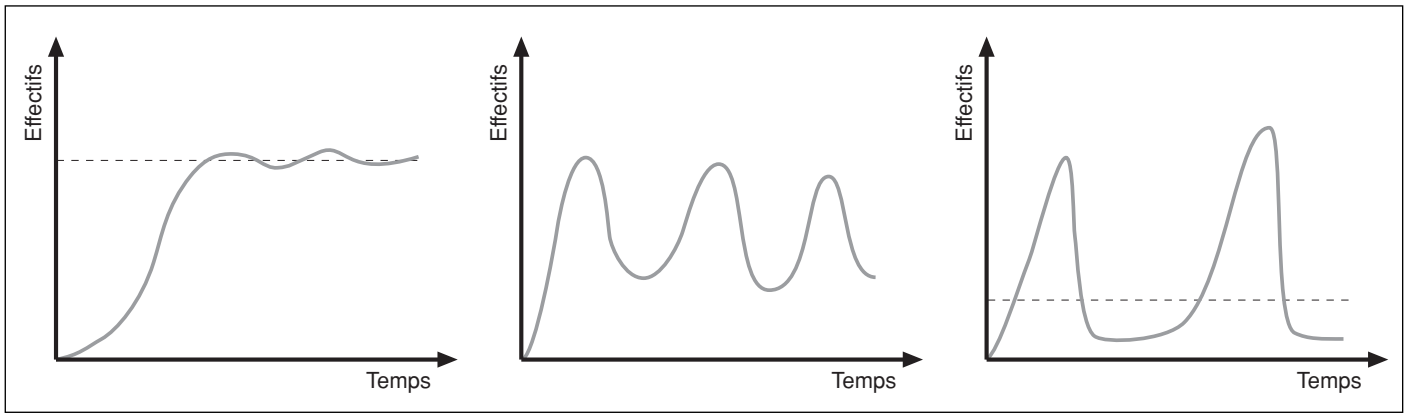
Le problème lié aux paramètres définis ci-dessus est qu'ils dépendent de beaucoup d'autres et que leur modélisation n'est pas facile.

II.3.2. Quelques exemples de dynamique des populations

Les schémas qui suivent donnent quelques exemples d'évolution des effectifs de population en fonction du



temps, d'après FISCHESSER et DUPUIS-TATE (1996) et ABGRALL et SOUTRENON, (1991).



• Le premier concerne une population de **graminées**. On a tout d'abord une croissance assez marquée, puis une quasi-stabilisation autour d'une valeur donnée (ligne pointillée). Les rares fluctuations de population autour de la valeur d'équilibre sont dues aux aléas climatiques.

• Le second schéma concerne des algues planctoniques, les **diatomées**. On a des variations cycliques, assez régulières, dues aux fluctuations saisonnières au cours d'un cycle annuel.

• Le troisième et dernier schéma concerne un insecte, la **tordeuse grise du Mélèze** (ABGRALL et SOUTRENON, 1991). On a pour cet insecte des gradations cycliques régulières. La population passe régulièrement au dessus du seuil admissible de dégâts (ligne pointillée) et est le reste du temps en période de latence. Les variations du nombre d'insectes sont très brusques lorsqu'on passe d'un état à l'autre.

II.3.3. Les lois de croissance des populations

Le paragraphe précédent a permis de montrer qu'il existe dans la nature des variations de population sensiblement différentes. On peut chercher à expliquer et à modéliser ces variations, même si les relations de cause à effet assez complexes ne rendent pas cette tâche facile.

II.3.3.1. Le taux intrinsèque d'accroissement ***r***

Tous les êtres vivants ont la capacité de se multiplier. On peut donc définir un taux d'accroissement, *r* qui quantifie cela. Par définition *r* est déterminé par la relation suivante :

$$\mathbf{r} = \frac{\textbf{accroissement de la population pendant un temps donné}}{\textbf{effectif de la population}}$$

Ainsi, ce taux intrinsèque d'accroissement peut tout simplement correspondre à ce qui est dit dans la phrase suivante : *"la population s'accroit de 2 % par an"*. Dans ce cas, $r = 0{,}02$. Chaque population peut être caractérisée par une valeur de *r*.

Si l'on appelle *dN*, un petit accroissement de population et *dt*, un petit accroissement de temps, on peut alors écrire *r* de la façon suivante :

$$r = \frac{\frac{dN}{dt}}{N}$$

La résolution de cette équation différentielle permet d'aboutir à la relation suivante, où *No* est la densité initiale de la population.

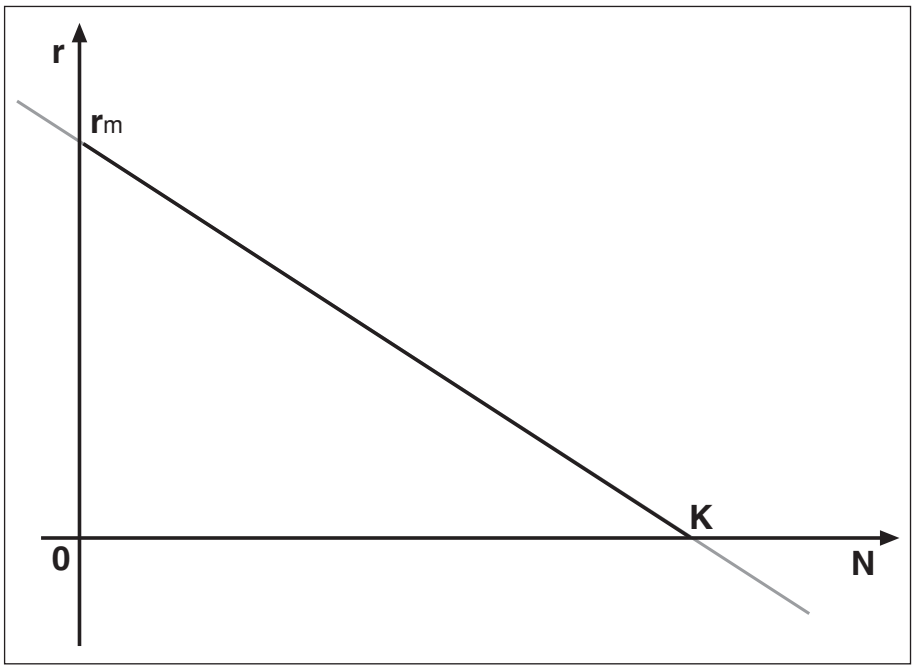
$$N = N_0.e^{rt}$$

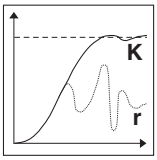
Ainsi, avec les hypothèses présentées ici, on a une *croissance exponentielle* des populations. Cela signifie donc qu'avec un taux constant d'accroissement *r*, la population voit son effectif grandir sans fin.

II.3.3.2. La capacité limite du milieu ***K***

L'hypothèse de croissance indéfinie des populations présentée ci-dessus n'est pas réellement satisfaisante. Certes, elle peut être vérifiée lorsque des populations sont nouvellement introduites, en petite quantité, sur un milieu vierge, mais on conçoit aisément que lorsque la population a colonisé le milieu, elle s'accroit beaucoup moins (effets de la prédation, de la concurrence pour la nourriture, des parasites...).

On définit ainsi une valeur r_m qui est maximale. C'est le taux intrinsèque d'accroissement quand la population peut connaître une expansion libre. On peut supposer qu'il existe une régulation de ce taux liée à la densité de population. Ainsi, plus la population grandit et plus le taux intrinsèque d'accroissement chute. La relation la plus simple qu'on puisse trouver entre *r* et *N* est une relation linéaire. On peut la représenter de la façon suivante :





Les conditions réelles induisent certaines limites pour la droite tracée :

• $N > 0$

En effet, la population doit avoir au moins un individu pour exister ! On voit donc que r ne peut dépasser une valeur limite r_m telle qu'on l'a définie auparavant.

• $r \geq 0$

Le taux d'accroissement ne peut pas devenir négatif (la population diminuerait). On constate donc qu'il existe une valeur maximale de densité nommée K à partir de laquelle la population ne peut plus croître. K s'appelle la *capacité limite du milieu* ou la *charge biotique du milieu*. Elle traduit le fait que le milieu est saturé et ne peut plus supporter d'individus supplémentaires (manque de ressources, compétition trop forte, auto-inhibition de la reproduction...). Ainsi, lorsque la densité arrive à la valeur K, la population ne peut plus que stagner ou régresser.

II.3.3.3. Evolution des effectifs avec les hypothèses retenues

On peut chercher à exprimer r en fonction de N et K. Pour cela, on utilise l'équation de la droite présentée ci-dessus. On peut en effet écrire :

$$r = -\frac{r_m}{K} \cdot N + r_m$$

Cela donne donc l'équation différentielle suivante :

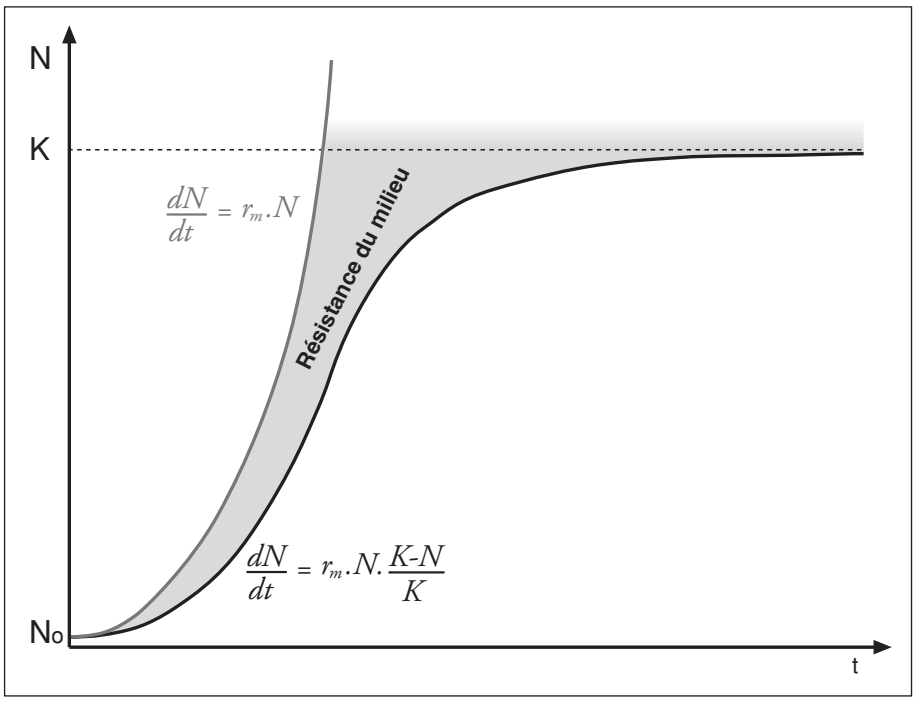
$$\frac{dN}{dt} = r.N = r_m \cdot N \cdot \frac{K-N}{K}$$

On peut, en résolvant ces équations différentielles obtenir les courbes page suivante. Elles traduisent l'évolution des effectifs d'une population en tenant compte des différentes hypothèses retenues.

La première courbe traduit une croissance exponentielle qui est irréaliste dans la majorité des cas. La seconde traduit une croissance dite logistique pour laquelle r est dépendant de la densité (d'où le facteur correctif $(K-N)/K$...). On vérifie bien pour cette seconde courbe qu'on ne dépasse jamais la capacité limite du milieu, K.

L'espace entre les deux courbes peut être appelé la *résistance du milieu*. Plus on s'approche de K, plus cette résistance est importante. Cela traduit le fait que plus la population croît, plus le milieu devient inhospitalier pour elle et moins elle peut croître rapidement.

Même si la seconde équation différentielle n'est qu'une modélisation assez simple de la réalité (on suppose notamment que la relation entre N et r est linéaire ce qui est assez simpliste), elle traduit de manière assez satisfaisante la courbe de croissance de certaines populations. Par



exemple, la première courbe (population de graminées) abordée au paragraphe *II.3.2.* est assez proche de celle obtenue ici.

Toutefois, on constate le plus souvent que *r* et *K* varient en fonction des conditions de milieu, mais également en fonction d'un certain déterminisme génétique. Par exemple, la valeur de *K* peut changer en fonction de la capacité alimentaire d'un milieu. Par exemple, certains milieux peuvent accueillir une forte population de Chevreuil sans trop de problèmes alors que la même population peut ne pas survivre sur un autre milieu moins riche.

On classe les facteurs limitant les populations en deux grandes catégories : facteurs indépendants de la densité et facteurs dépendants de la densité (DAJOZ, 1974).

• **Facteurs dépendants de la densité :**

- la compétition,

- la prédation,

- les maladies et parasites

• **Facteurs indépendants de la densité :**

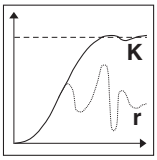
- le climat,

- le sol,

- les relations phytophages-plante hôte,

- le comportement territorial,

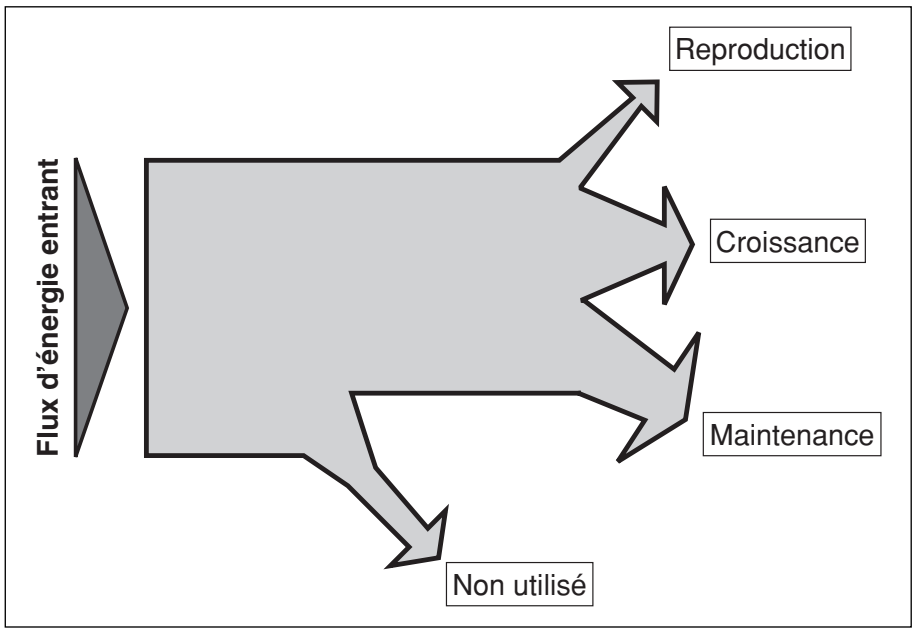
- l'alimentation.



II.3.4. Les stratégies biodémographiques

II.3.4.1. Le concept de stratégie

Le schéma suivant représente un individu donné, comme système d'acquisition de transformation et d'allocation de ressources. On constate donc qu'un organisme donné n'alloue pas nécessairement la même quantité de ressources à chacune de ses activités. Il peut par exemple favoriser la croissance par rapport à la reproduction.



Dans une situation donnée (compétition inter et intra-spécifique, prédation et quantité de ressources fixées), un être vivant se trouve devant un certain nombre de *choix possibles*. Il peut en effet, comme on l'a vu auparavant, privilégier certaines de ses fonctions (reproduction, croissance, défense...) face aux contraintes relatives à son environnement. Une stratégie est donc un type de réponse parmi les diverses solutions envisageables. Elle résulte souvent d'adaptations longues et complexes, fruits de l'évolution du génome.

Par exemple, face à une forte intensité de prédation, une population peut tout aussi bien favoriser la défense ou favoriser la reproduction. Dans un cas comme dans l'autre, il peut y avoir survie de l'espèce, mais les deux stratégies sont différentes.

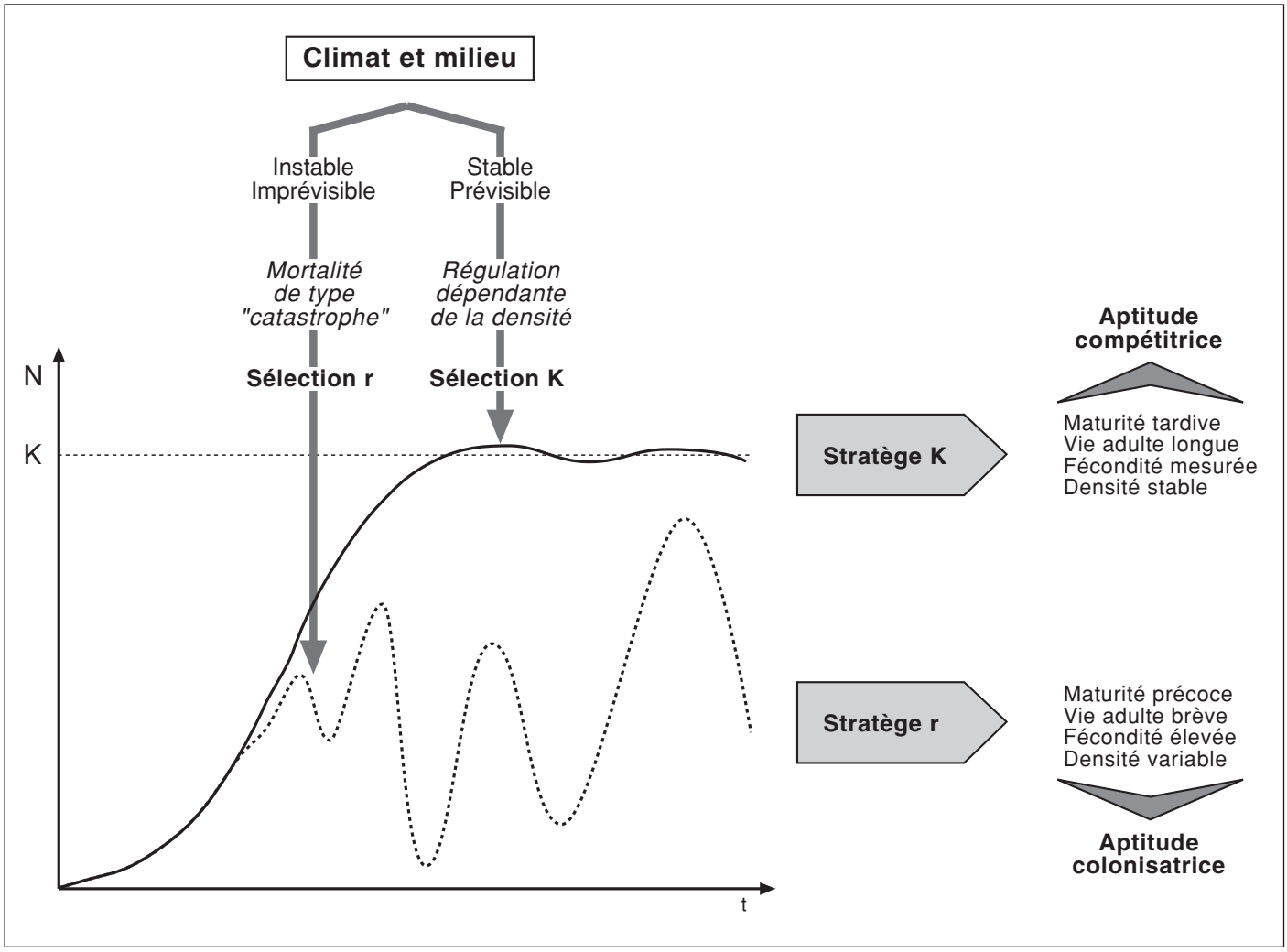
II.3.4.2. Stratégies *r* et *K*

L'écologiste Mac Arthur a essayé de rendre compte des deux grands types de stratégie. Il a donc défini :

• la **sélection r**, qui s'exerce sur les populations à basse densité et qui induit un fort taux de multiplication *(maximisation de r)*,

• la **sélection K**, qui a lieu aux densités élevées de population et qui induit une meilleure compétitivité *(maximisation de K)*.

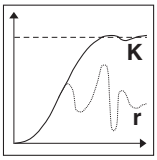
Les deux stratégies sont résumées par le schéma suivant (d'après BARBAULT, 1990).



Les populations à stratégie *r* produisent beaucoup de descendants, quitte à gaspiller les ressources du milieu, ce qui est possible car ces populations se trouvent éloignées de la densité maximale *K*. En revanche, les populations à stratégie *K* allouent moins de ressources à la reproduction, mais cherchent un meilleur rendement dans celle-ci (par exemple, production de moins de graines, mais ayant plus de chances de germer et de donner un semis).

Les espèces à stratégie *r* sont souvent ubiquistes et peu spécialisées alors que les espèces à stratégie *K* sont souvent très spécialisées et efficaces dans leur adaptation au milieu et à la concurrence.

Cette théorie est parfois considérée comme une approche bipolaire simpliste (BARBAULT, 1990), mais elle permet de mieux comprendre et de mieux expliquer la dynamique de certaines populations. Il existe bien entendu des intermédiaires entre les stratèges *r* et les stratèges *K*.



II.4. Notions de chorologie et d'autécologie forestières

Après s'être intéressé aux paramètres qui décrivent les populations, à leur diversité génétique et à leur dynamique, on va chercher à caractériser ici leur distribution géographique et leur autécologie.

II.4.1. Quelques éléments de chorologie

II.4.1.1. Les aires de distribution géographique : la notion de chorologie

Les espèces animales et végétales ne sont pas réparties uniformément à la surface du globe. Chacune d'elles y occupe une *aire* particulière, c'est-à-dire une surface d'étendue variable, continue ou discontinue, qui circonscrit l'ensemble des localités où des individus de cette espèce se rencontrent à l'état spontané. Bien entendu, on peut avoir des phénomènes de migration et changement des aires de répartition au cours du temps.

La *chorologie* est la discipline qui étudie la délimitation et le déterminisme des aires des espèces, voire celles des genres, des familles, des ordres... Des notions de chorologie sont nécessaires au forestier pour mieux gérer son patrimoine (notion de région de provenance, connaissance des aires d'origine pour les essences allochtones...).

II.4.1.2. Les différentes aires

II.4.1.2.1. Les aires cosmopolites

Une aire est dite cosmopolite lorsqu'elle s'étend à toute la surface du globe. Bien entendu, ceci est très rare au niveau de l'espèce. Ainsi, sur 160 000 plantes supérieures connues, on évalue à 25 les espèces dont l'aire s'étend à 50 % de la surface terrestre. Les seuls cas qu'on puisse avoir sont soit :

• liés à l'existence d'un milieu relativement constant à l'échelle du globe (lentille d'eau, roseau...),

• liés à la présence de l'homme (chiendent, ortie, pissenlit, rumex...).

Le nombre d'exemples augmente avec le rang des unités systématiques. Ainsi, le genre *Festuca*, la famille des *Composées* ont des aires cosmopolites (LACOSTE et SALANON, 1969).

II.4.1.2.2. Les aires circumterrestres

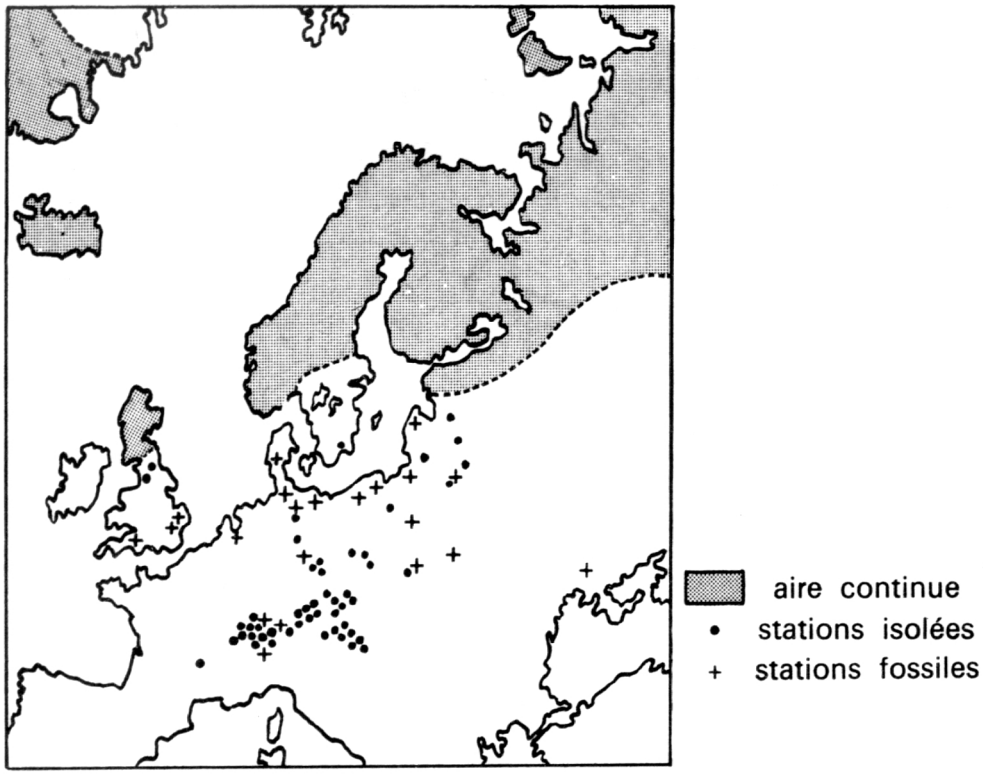
Les aires circumterrestres sont celles qui s'étendent tout autour du globe, mais qui sont limitées à certaines latitudes. On peut citer par exemple le groseillier (genre *Ribes*) qui a une aire circumtempérée ou la famille des palmacées (aire circumtropicale), (LACOSTE et SALANON, 1969).

II.4.1.2.3. Les aires disjointes

Les aires disjointes sont des aires discontinues, fragmentées en deux ou plusieurs éléments. La distance entre les différents éléments est trop

importante pour qu'elle puisse être franchie par les moyens de dissémination propres au taxon.

On conçoit actuellement qu'une espèce donnée apparaît à un endroit du globe, puis qu'il y a ensuite propagation. Les aires disjointes résulteraient soit du morcellement d'une aire initialement continue (*Betula nana*), soit de la migration par étapes, à partir d'une aire d'origine (genre *Crepis*), (LACOSTE et SALANON, 1969).



*Aire de répartition du Bouleau nain (*Betula nana*, L.). Cette essence circumboréale et arctique (Rameau* et al.*, 1993) n'est présente en France que sur des stations caractérisées par un climat froid (optimum à l'étage montagnard) dans les tourbières ou dans les clairières de forêts résineuses.*

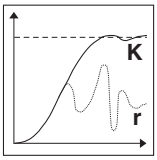
Carte issue d'Emberger, in *LACOSTE et SALANON, 1969*

II.4.1.2.4. La notion d'endémisme

On dit d'une espèce (ou d'un taxon) qu'elle est endémique d'un lieu quand son aire est strictement limitée à ce lieu. Ce territoire peut être plus ou moins vaste. En principe, plus l'ordre taxonomique est grand, plus le territoire est important. Autrement dit, on parle d'endémisme quand une espèce est cantonnée à l'intérieur des limites très tranchées d'un territoire (FISCHESSER et DUPUIS-TATE , 1996).

On peut donc avoir de l'endémisme à l'échelle d'une petite île, d'une montagne ou d'un continent. Toutes les zones qui sont isolées du reste du monde présentent en général un fort endémisme. Cela signifie que les zones de fort endémisme sont des régions dont la flore s'est trouvée isolée.

En France, les plus forts taux d'endémisme se trouvent dans les Pyrénées, les Alpes du sud et la Corse. On peut également citer les taux d'endémisme (nombre d'espèces endémiques par rapport au nombre total d'espèces) suivants (FISCHESSER et DUPUIS-TATE , 1996) :



- 20 % pour l'ensemble de l'Europe,
- 30 % pour les îles Canaries et pour la Corse,
- 85 % pour Madagascar,
- 90 % pour l'Australie.

Les plantes endémiques sont souvent menacées par l'introduction d'espèces allochtones due à l'Homme.

II.4.1.3. La notion de vicariance

On appelle *vicariantes* des espèces (voire d'autres unités taxonomiques) voisines par leurs caractères et qui jouent des rôles symétriques dans des territoires différents. On suppose que les espèces vicariantes ont une origine commune. Par exemple il existe un platane d'orient *(Platanus orientalis)* et un platane d'Amérique *(Platanus occidentalis)*. Ces deux espèces sont vicariantes et ont un ancêtre commun. On parlera également de vicariance pour certaines espèces collectives comme l'espèce *Pinus nigra.*

On constate la même chose pour le hêtre (*Fagus* et *Nothofagus*).

1- Fagus gandifolia,
2 - Fagus silvatica,
Fagus orientalis,
Fagus taurica,
3 - Fagus crenata,
Fagus japonica
4 - Nothofagus

D'après LACOSTE et SALANON, 1969.

II.4.1.4. La dynamique des aires de répartition

II.4.1.4.1. Quelques généralités

Les aires de répartition ne sont pas immuables et il existe une dynamique des aires de répartition. Pour s'en convaincre, on peut par exemple se référer à des découvertes paléontologiques qui prouvent l'existence passée d'espèces, de genres ou de familles dans des régions où on ne les trouve plus actuellement (OZENDA, 1982). On peut dire (FISCHESSER et DUPUIS-TATE , 1996) qu'en général, une aire continue caractérise une

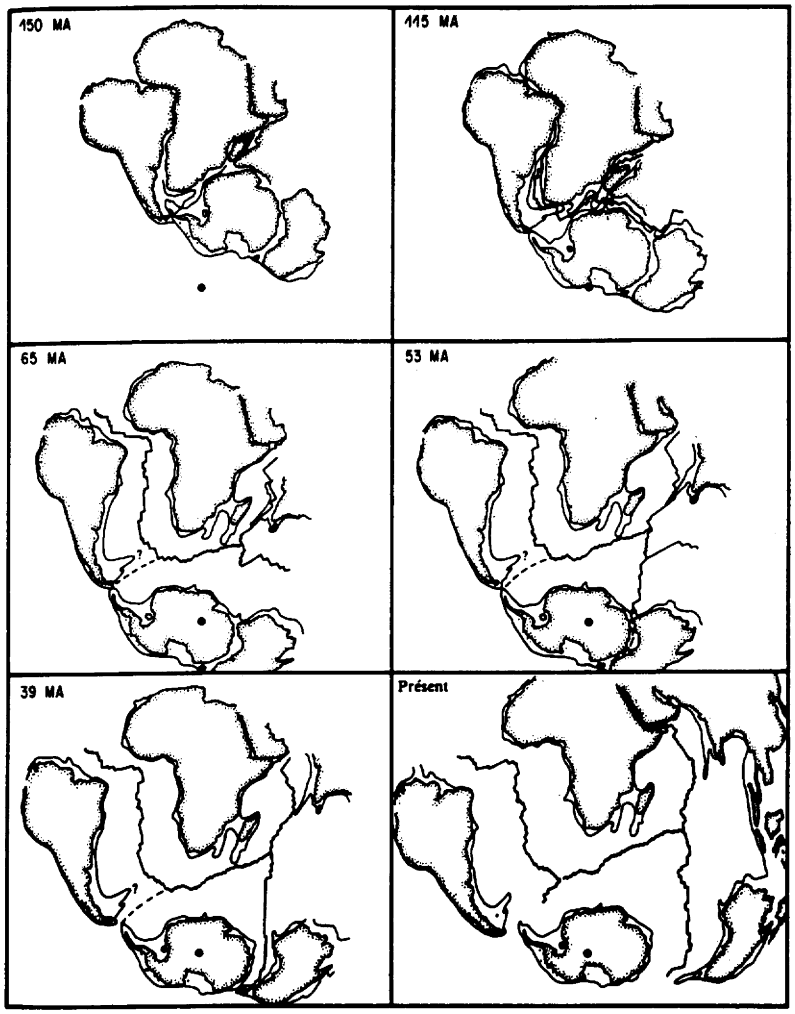
espèce en progression (comme le Tremble, par exemple) et qu'une aire morcelée caractérise une espèce en régression (Bouleau nain, par exemple). Toutefois, l'expansion d'une espèce peut aussi se faire par la colonisation de nouveaux territoires ce qui peut donner des aires disjointes.

II.4.1.4.2. Les éléments induisant la dynamique des aires

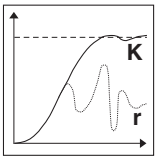
L'évolution des aires de répartition (et surtout leur morcellement) est liée à des changements géologiques majeurs ou mineurs. Ainsi, des barrières naturelles ont été créées par le *mouvement des plaques continentales* (dérive des continents), par la *surrection des chaînes de montagne*, par le *développement de systèmes fluviaux...*

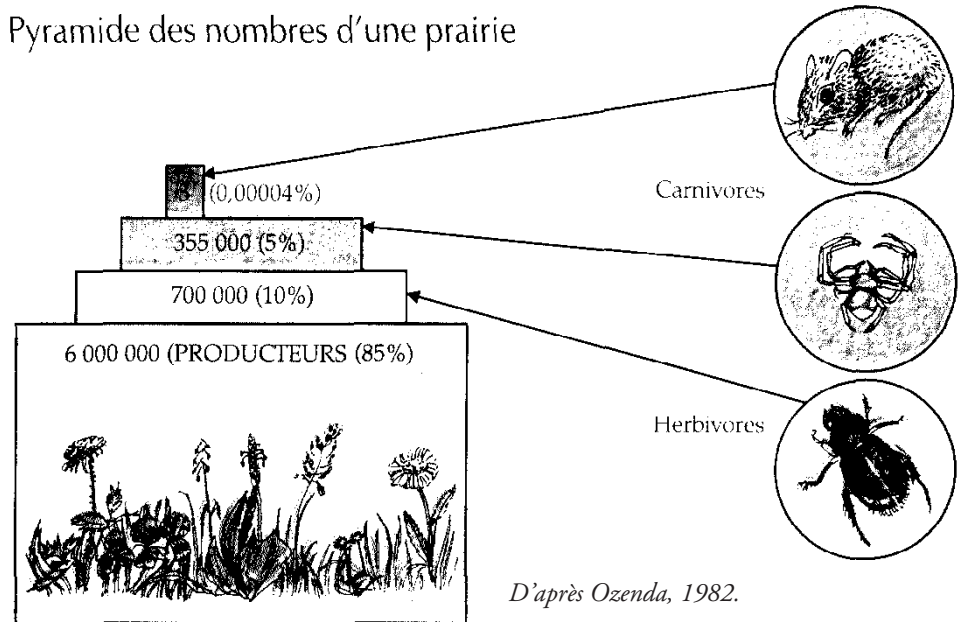
Reconstitution des étapes successives de la fragmentation du Gondwana (d'après BLONDEL, 1995).

La dérive des continents permet d'expliquer les similitudes qui existent par exemple entre les flores d'Afrique et d'Amérique du Sud.



Les changements climatiques peuvent également - à une autre échelle - intervenir sur la répartition des végétaux. Ainsi, les *glaciations* du quaternaire ont profondément modifié la flore d'Europe. La figure ci-jointe montre la reconquête quaternaire de l'Epicéa après le dernier épisode glaciaire. Ce document a pu être établi grâce à l'analyse pollinique de nombreuses tourbières situées en Europe. On a alors bien une variation importante de son aire de répartition.





D'après Ozenda, 1982.

II.4.1.4.3. Dynamique des aires de répartition et spéciation

On sait que l'isolement spatial des populations est un préambule à la spéciation chez la plupart des groupes à reproduction sexuée (BLONDEL, 1995). Le fait que les aires de répartition évoluent peut donc être rapproché des phénomènes de spéciation. Ainsi, on peut avoir spéciation (BLONDEL, 1995) lorsque :

• les populations sont séparées par la création d'une barrière naturelle (chaîne de montagne, par exemple),

• des populations parviennent, par franchissement actif, à passer des barrières naturelles.

Les populations isolées peuvent alors avoir leur évolution propre et former de nouvelles espèces par cladogenèse. La vitesse de l'évolution dépend du degré d'isolement de la population, de ses effectifs, de son potentiel évolutif.

II.4.1.5. Exemples d'aires de répartition

Les aires de répartition des principales essences forestières seront traitées sous forme de fiches (autécologie et sylviculture des essences). Pour les autres essences ou les autres végétaux forestiers, des cartes chorologiques à l'échelle du territoire national sont disponibles dans la *Flore Forestière Française* (RAMEAU *et al.*, 1989 et 1993).

II.4.2. Quelques éléments d'autécologie

II.4.2.1. Qu'est-ce que l'autécologie ?

On définit l'autécologie comme *« la science des réponses des espèces aux facteurs de l'environnement, en fonction de leurs physiologies et de leurs adaptations respectives »* (FRONTIER et PICHOD-VIALE, 1993). Elle s'oppose à la synécologie.

II.4.2.2. L'autécologie et le forestier

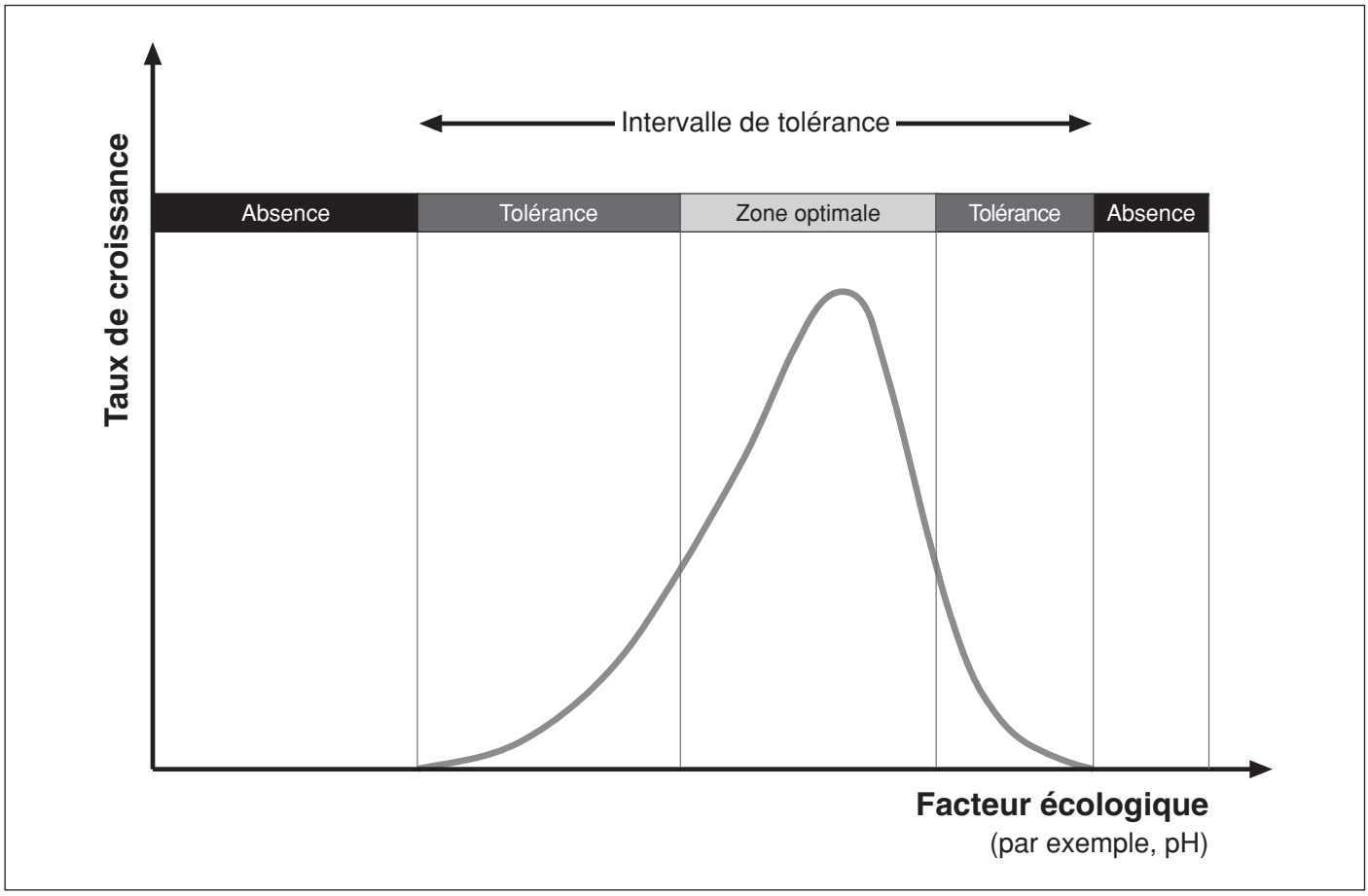
L'autécologie des essences forestières est connue dans les grandes lignes, comme l'attestent divers ouvrages dont la *Flore Forestière Française* (Rameau *et al.*, 1989 et 1993). Cela permet au forestier de raisonner la conduite des peuplements et l'introduction d'essences lors de reboisements.

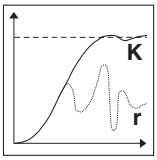
II.4.2.2.1. Notion de facteur limitant et de facteur létal

On parle de facteur *létal* quand la présence de ce facteur, ou son intensité interdit à une plante de s'installer ou de survivre. Par exemple, la présence de calcaire actif dans le sol peut être un facteur létal pour les plantes calcifuges.

Un facteur *limitant* est un *« facteur écologique, qui par sa présence ou sa valeur, réduit l'action des autres facteurs, entravant ainsi la croissance et/ou le développement d'un organisme »* (DELPECH *et al.*, 1985). Par exemple, une station peut présenter un sol très favorable au Hêtre, avec une bonne profondeur, une bonne richesse minérale... mais une très faible pluviométrie qui limite la croissance de cette essence. Cette pluviométrie faible est alors un facteur limitant. On parle alors de **loi du minimum** : c'est le facteur limitant qui réduit la production, même si les autres facteurs sont optimaux.

Souvent, un même facteur peut être limitant ou léthal, selon son importance :





Dans cet exemple, la plante considérée est absente pour les pH très bas et très élevés : dans ces domaines, le pH est un facteur létal. Le pH peut être aussi considéré comme un facteur limitant dans la zone dite ici de tolérance. La plante peut vivre dans cette zone, mais sa croissance y est faible. Pour les valeurs moyennes (correspondant à la zone optimale), le pH n'est plus un facteur limitant. La croissance est bonne dans cette zone et y atteint même son optimum.

Certaines espèces ont pour les principaux facteurs qui les intéressent un large intervalle de tolérance. On appelle ces espèces des espèces *euryèces* (i.e. à large amplitude). Par opposition, les espèces *sténoèces* sont des espèces à amplitude restreinte.

II.4.2.2.2. Les facteurs écologiques influençant la végétation forestière

Les principaux facteurs écologiques influençant la végétation forestière sont d'ordre climatique (intensité lumineuse, degré d'humidité de l'air, température, précipitations...), ou édaphique (réserve utile, richesse chimique, pH...). Souvent (Rameau *et al.*, 1989), on utilise un diagramme synthétique pour résumer l'autécologie d'une essence forestière ou d'une plante du sous-bois :

très sec xx						
sec x						
bien drainé "mésophile" m						
légèrement humide f						
assez humide h						
humide hh						
Mouillé inondé en permanence H						
	très acide AA	acide A	assez acide aa	faiblement acide a	neutre n	calcaire b

II.4.2.3. La notion de niche écologique

Les notions d'autécologie qui ont été abordées avant présentent les exigences d'une espèce isolée en fonction des facteurs abiotiques de son milieu. Or, l'implantation d'une espèce dépend non seulement de ces facteurs abiotiques, mais également de facteurs biotiques (compétition, prédation, parasitisme...) dus aux autres espèces présentes sur le biotope.

Les écologues ont ainsi créé le concept de niche écologique qui correspond à *« l'ensemble des conditions dans lesquelles vit et se perpétue une population »* (HUTCHINSON, 1957 *in* BARBAULT, 1990). Pour arriver à cela, diverses étapes de conception de la niche écologique ont été franchies (BLONDEL, 1995) :

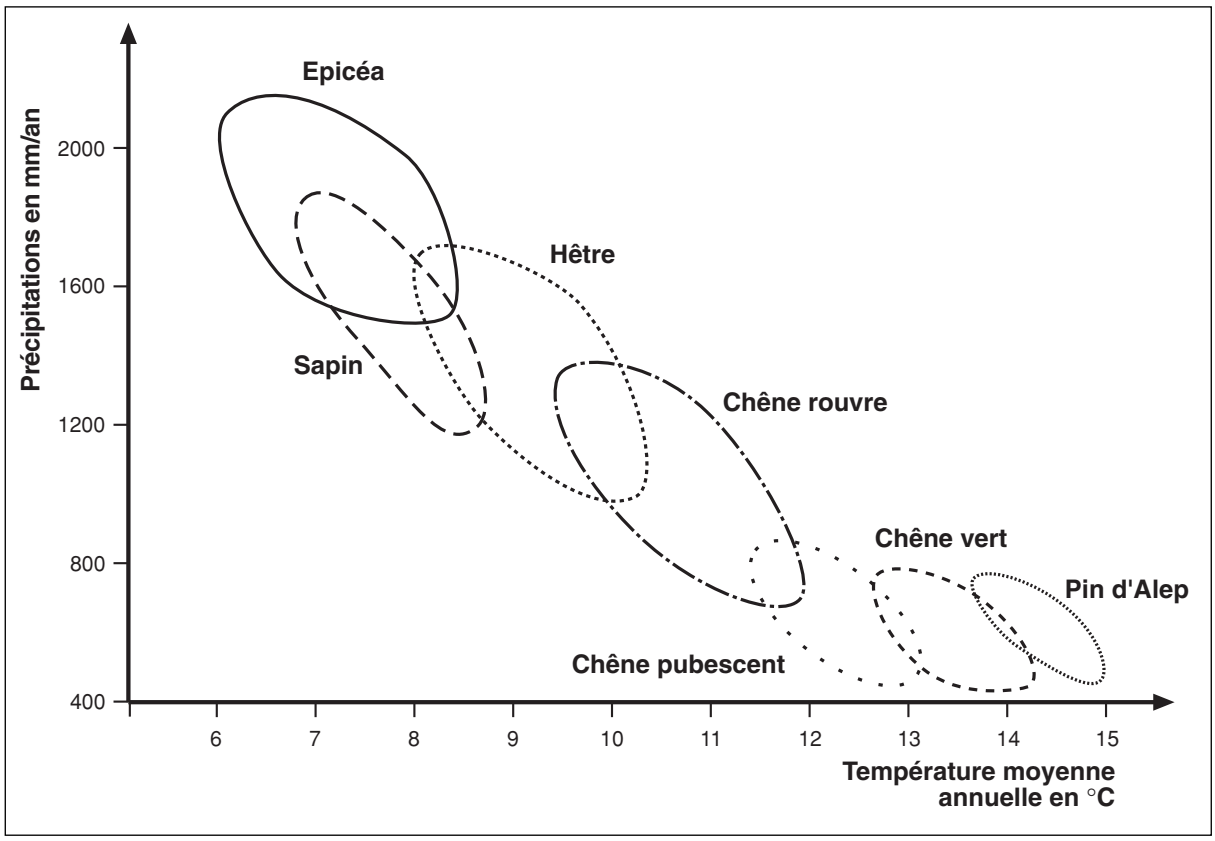
• En 1917, Grinnell définit la niche comme l'**ensemble des habitats** nécessaires à une espèce qui existent dans son aire de distribution (notion de niche géographique et suprapopulationnelle).

• En 1927, Elton introduit dans le concept de niche les **relations que les organismes entretiennent avec leur nourriture et leurs ennemis** (compétition, prédation, parasitisme), (notion de niche fonctionnelle et populationnelle).

• En 1957, Hutchinson conçoit et modélise la niche écologique comme un **hypervolume à *n* dimensions** (notion de niche fonctionnelle, populationnelle et modélisée). Par exemple, la niche d'une essence forestière peut être représentée par les axes suivants : réserve utile du sol, pH, richesse en azote, précipitations annuelles, température, nombre de parasites défoliateurs, nombre d'insectes pollinisateurs... On conçoit aisément que les axes définissant une niche écologique sont extrêmement nombreux et qu'on ne peut pas tous les atteindre.

Ainsi, on arrive à l'idée que la niche écologique concerne non seulement l'habitat d'une espèce, mais également ses relations avec les autres êtres vivants (parasitisme, prédation, compétition, associations...) ce que certains auteurs (DAJOZ, 1996 ; FISCHESSER et DUPUIS-TATE, 1996) appellent son "métier".

Les nombreuses dimensions relatives à la vision de Hutchinson ne sont pas faciles à manipuler. Il faudrait pour cela connaître un nombre très important de critères ce qui est la plupart du temps impossible. C'est pour cela qu'on résume parfois les niches écologiques de certaines espèces à l'aide de quelques *critères de synthèse* qui semblent être les plus pertinents. Par exemple, pour les essences forestières, on peut considérer tous les couples température moyenne annuelle/précipitations annuelles pour lesquelles on trouve une essence donnée. On parle alors d'une niche *pluvio-thermique* (BARBAULT, 1990) pour bien montrer que l'on ne s'intéresse pas à la totalité de la niche écologique.



Le schéma ci-dessus présente les niches pluvio-thermiques de différentes essences forestières (LEBRETON, 1978 *in* BARBAULT, 1990).

Le concept de niche écologique est parfois discuté (BLONDEL, 1995). En effet :

• toutes les dimensions de la niche écologique ne peuvent être explorées,

• de nombreuses dimensions de la niche ne sont pas indépendantes (il y a par exemple pour les niches écologiques d'essences forestières, des interactions entre le pH et la richesse minérale),

• la niche est conçue comme un attribut fixe pour des populations habitant des environnements invariants, ce qui est irréaliste...

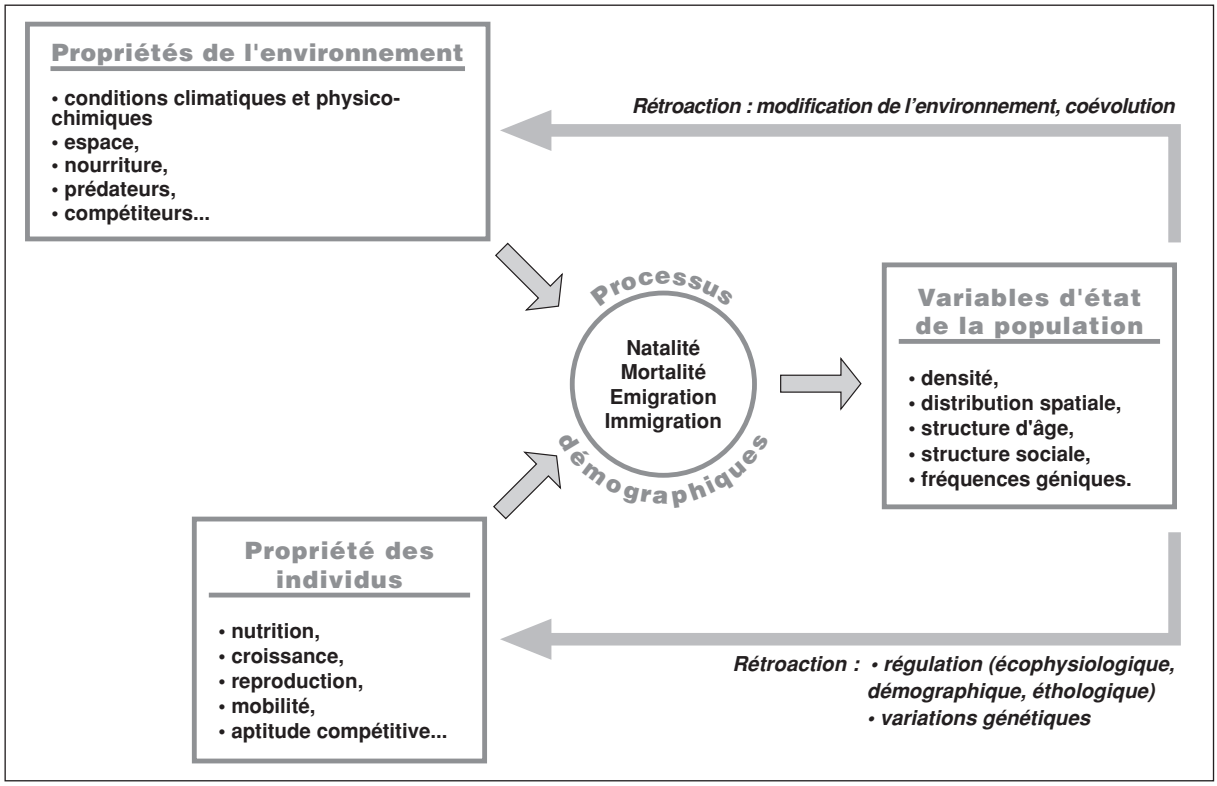
Ainsi, le concept de niche n'est pas toujours idéal, loin de là, mais il peut néanmoins apporter de nombreuses informations et a fait progresser les connaissances en écologie.

II.5. Le système population-environnement

Au fur et à mesure de l'avancement de ce chapitre, on a pu constater que les populations présentent des caractéristiques déterminées, un polymorphisme génétique, une dynamique, des stratégies biodémographiques... De plus, on a pu constater que les espèces peuvent être caractérisées par leur chorologie et possèdent une niche écologique.

On en arrive à l'idée que les populations sont intimement liées à leur environnement. Des écologues ont ainsi modélisé ceci par la création

d'un *système population-environnement* comme l'illustre le schéma suivant (d'après BERRYMAN, 1981 *in* BARBAULT, 1990).



III. Etude des biocénoses : structures de la végétation

Lors du chapitre précédent, on s'est intéressé aux populations, voire aux espèces et aux peuplements. On va chercher ici à mieux caractériser le niveau supérieur d'intégration : les *biocénoses*. On s'attachera plus particulièrement à l'étude des phytocénoses (ou communautés végétales) qui intéressent particulièrement le forestier.

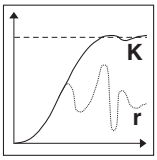
III.1. La notion de formation végétale

Lorsqu'on s'intéresse à la végétation, une première approche peut se faire *sans tenir compte de la composition floristique*, mais en s'intéressant à la physionomie de la végétation. Cette approche a longtemps été utilisée avant que d'autres, plus précises, ne viennent la supplanter (OZENDA, 1982). Ainsi, des termes comme forêts, landes, cultures, marais... ont été utilisés et le sont encore de nos jours, bien qu'ils soient précisés à l'aide de nomenclatures tenant compte de la composition floristique.

III.1.1. Mise en évidence et définition des formations végétales

III.1.1.1. La notion de forme (ou type) biologique

La notion de formation végétale s'appuie sur les particularités d'aspect des principaux végétaux qui la composent. On va donc chercher ici à



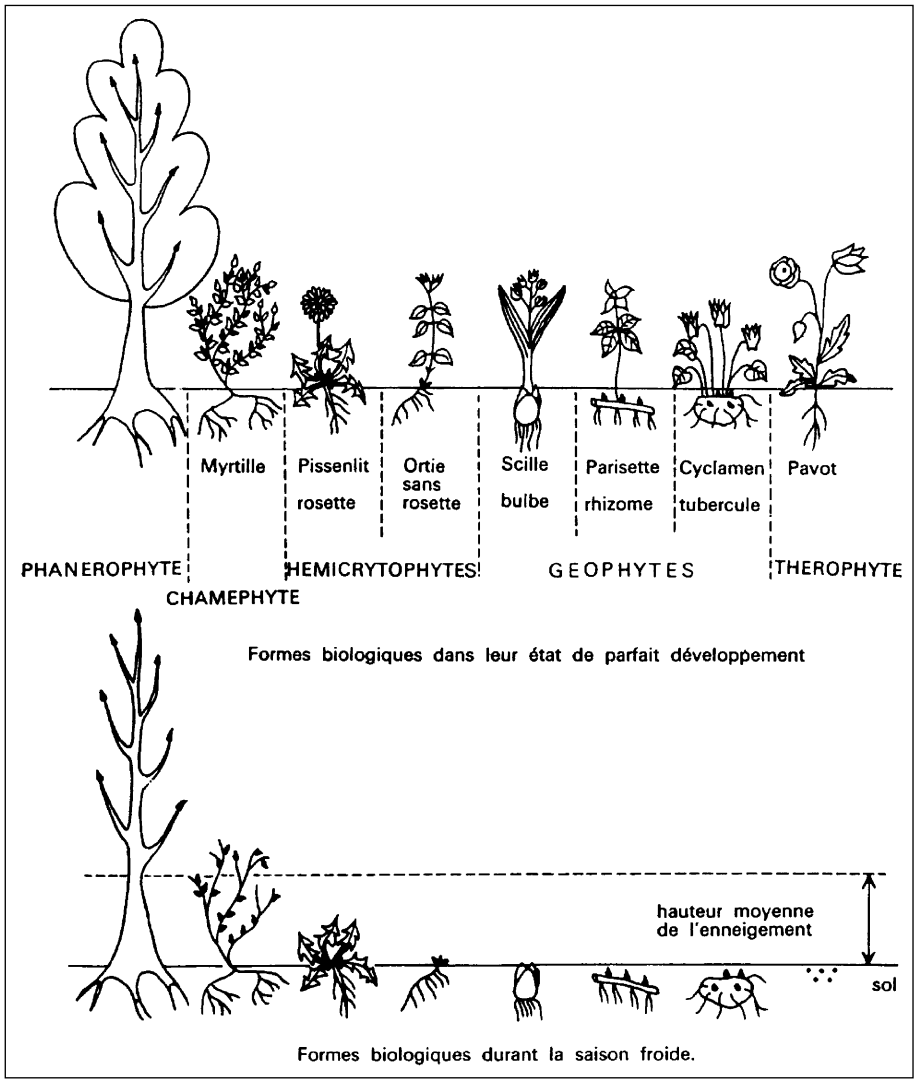
classer les principaux végétaux en fonction de leur physionomie. Pour cela, on utilise le plus souvent la classification de Raunkiaer. Elle s'appuie sur la morphologie générale du végétal et notamment sur la position des bourgeons de renouvellement par rapport au sol. Ces bourgeons sont les organismes qui permettent de passer la mauvaise saison.

Les différents types (ou formes) biologiques sont (LACOSTE et SALANON, 1969) :

• **Les phanérophytes.** Dans ce cas, les bourgeons sont portés par des tiges aériennes dressées ligneuses et sont situés conventionnellement à plus de 50 cm du sol. Ces bourgeons sont en toute saison exposés aux rigueurs du climat.

On distingue des phanérophytes ligneux (arbres, arbustes, arbrisseaux), herbacés (régions tropicales humides), succulents (Cactées et Euphorbes des déserts) et grimpants (lierre, lianes des forêts tropicales).

• **Les chaméphytes.** Les bourgeons pérennants sont dans ce cas à moins de 50 cm du sol, sur des pousses aériennes courtes, rampantes ou érigées, mais vivaces. Ces bourgeons peuvent jouir d'un certain abri (neige, effet de groupe...).



On peut citer le thym, la callune (chaméphytes ligneux et dressés), les saules nains (chaméphytes ligneux à rameaux couchés), la pervenche, la véronique (chaméphytes herbacés rampants).

• **Les hémicryptophytes.** Les bourgeons pérennants sont ici au ras du sol (l'appareil aérien de ces végétaux est donc très fragile et fugace - pas de présence de lignine). Ces plantes sont particulièrement nombreuses sous nos climats tempérés et elles présentent une grande variété morphologique. On distingue notamment les formes en rosette (pissenlit, plantain) ou à long rhizome rampant (saponaire, scrofulaire).

Les bourgeons sont dans ce cas à la surface du sol.

• **Les cryptophytes.** Ces végétaux ayant une partie aérienne particulièrement fragile et fugace, passent la mauvaise saison à l'aide de bulbes (scille), tubercules (cyclamen) ou rhizomes (parisette) enfouis sous terre (géophytes). On parle également d'hydrophytes *(Elodea, Nymphæa)* quand le passage de la mauvaise saison se fait dans l'eau et d'hélophytes (Phragmites) quand il se fait dans la vase.

Les bourgeons sont dans ce cas enfouis dans le sol.

• **Les thérophytes.** Ces végétaux représentent le cas limite de l'adaptation aux rigueurs climatiques. Ils passent en effet la mauvaise saison sous forme de graine (coquelicot, par exemple).

III.1.1.2. La mise en évidence des formations végétales

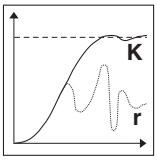
Dans une zone donnée, un ou plusieurs types biologiques peuvent dominer une formation végétale. Ainsi, si des phanérophytes de grande taille dominent, on parlera de forêt. On donne donc son nom à une formation végétale en fonction des principaux types biologiques qui la composent.

III.1.2. Le déterminisme des formations végétales

Les formations végétales ne se sont pas disposées au hasard à la surface du globe. On constate que les conditions édaphiques et climatiques peuvent être reliées, avec plus ou moins de justesse, au déterminisme de la répartition des principales formations végétales. Ainsi, on définit des sols et des climats zonaux qui correspondent assez bien aux principaux biomes. On a une évolution conjointe des sols et de la végétation en fonction des conditions géologiques et surtout climatiques.

III.1.3. Les principales formations végétales du globe

Le tableau page suivante présente les principales formations du globe avec leurs caractéristiques et leur déterminisme climatique (d'après LACOSTE et SALANON, 1969).



Type biologique ou groupe systématique dominant	Principales formations	Climat	Caractères généraux
Arbres (Phanérophytes de taille supérieure à 10 m)	Forêt feuillue caducifoliée	Tempéré ou tropical sec	Essences à feuilles caduques
	Forêt feuillue sempervirente	Equatorial ou subtropical humide	Essences à feuilles persistantes
	Forêt sclérophylle	Méditerranéen	Essences à feuilles sempervirentes petites et coriaces
	Forêt résineuse	Subpolaire ou subalpin	Essences à feuilles en forme d'aiguille, persistantes ou caduques
Arbustes (Phanérophytes de 2 à 10 m), Arbrisseaux (Nanophanéro-phytes de 25 cm à 2 m) Chaméphytes	Lande	Tempéré océanique	Formation dense, à base d'Ericacées ou de Légumineuses
	Garrigue	Méditerranéen	Végétation clairsemée, sclérophylle, sur terrain calcaire
	Maquis	Méditerranéen	Formation impénétrable, sclérophylle, sur terrain siliceux
Plantes herbacées (Hémicryptophytes principalement)	Prairie	Variable	Formation dense d'herbes mésophiles ou hygrophiles
	Pelouse	Variable	Formation dense d'herbes rases, denses ou clairsemées
	Steppe	Continental ou semi-aride	Formation clairsemée de Graminées xérophiles
	Savane	Tropical	Formation dense de hautes herbes, en général entretenue par le feu
Cryptogames (Mousses et lichens)	Tourbière	Très humide	Sur sol organique saturé d'eau
	Toundra	Polaire et alpin	Souvent en mélange avec des arbrisseaux nains

III.2. L'approche phytosociologique de la végétation

La démarche effectuée au chapitre précédent ne prenait pas en compte la composition floristique de la végétation pour son classement. Elle a permis d'aboutir à la notion de formation végétale. Cette démarche constitue une première approche qui permet de faire une classification rapide des grands types de végétation. On se propose ici de présenter une étude plus fine du tapis végétal, qui prend en compte et s'appuie sur la composition floristique : il s'agit de la *phytosociologie.*

III.2.1. La notion d'individu d'association

III.2.1.1. Le constat botanique

Toute personne qui s'intéresse de près à la botanique finit par constater que les plantes ne sont pas réparties au hasard et qu'on retrouve souvent certains groupes de composition floristique assez bien définie. On peut ainsi rencontrer couramment ensemble les plantes suivantes : *Castanea sativa, Calluna vulgaris, Deschampsia flexuosa, Holcus mollis, Hypericum pulchrum, Luzula luzuloides, Melampyrum pratense, Pteridium aquilinum, Teucrium scorodonia, Vaccinium myrtillus...*

De ce constat, l'idée de la phytosociologie est née. Le but de cette discipline est d'étudier la répartition des différentes espèces végétales et de les classer en groupes homogènes. Les phytosociologues ont ainsi créé le concept *d'individu d'association*. Il s'agit d'une *« communauté végétale floristiquement homogène représentative, sur le terrain, d'une association végétale »* (DELPECH *et al.*, 1985).

III.2.1.2. Variation discrète ou continuum ?

Pour faire des groupes homogènes, il faut qu'il existe des associations végétales bien délimitées sur le terrain. Or si l'existence de plantes que l'on trouve souvent ensemble est indiscutable, il n'est pas toujours évident de délimiter des zones floristiquement homogènes sur le terrain. C'est pour cela que certains botanistes ont nié l'existence des individus d'association en disant que les variations du tapis végétal sont continues et répondent à des gradients écologiques (variations de la topographie, du microclimat, du sol...).

De nos jours, on concilie les deux approches en constatant qu'il existe des zones assez homogènes en ce qui concerne la flore, mais que ces zones sont séparées par des zones de transition dans lesquelles on peut trouver une variation continue. On retrouve ici les problèmes liés à la création des typologies : on cherche à former des types les plus réalistes possibles en négligeant les zones de transition entre types.

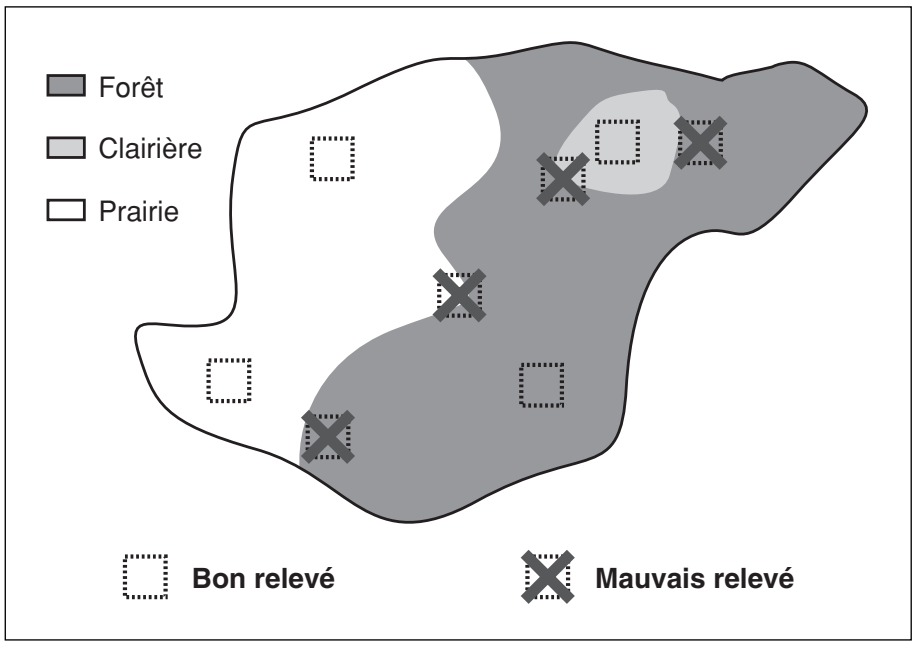
III.2.2. Méthodologie utilisée pour les relevés phytosociologiques

III.2.2.1. Le choix de l'emplacement des relevés

Un relevé de végétation a pour but de décrire au mieux l'individu d'association présent. Ainsi, on doit faire la liste des plantes d'une communauté végétale floristiquement homogène, représentative sur le terrain d'une association végétale.

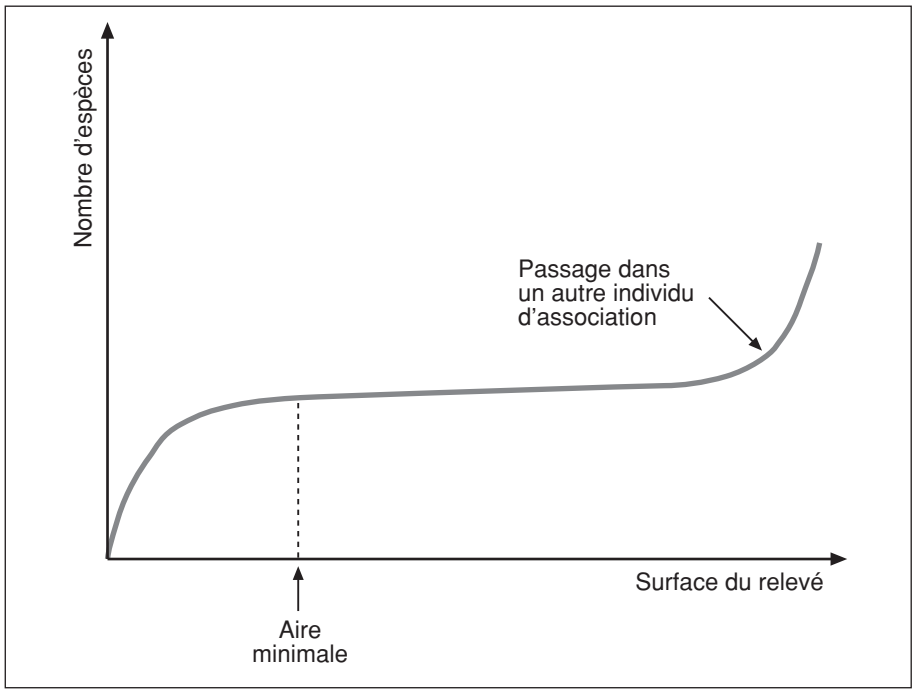
Pour que le relevé soit homogène, on travaille le plus souvent « à choix raisonné », c'est-à-dire qu'on fixe la zone sur laquelle on va faire un relevé en essayant qu'elle soit le plus homogène possible. Bien entendu, cela suppose que l'on sache - avant même de faire le relevé - ce que l'on cherche à déterminer, ce qui peut sembler être une démarche scientifique douteuse ! Toutefois, le choix de l'emplacement du relevé ne se fait pas au hasard, mais en fonction des plantes rencontrées (avec un peu d'habitude, un phytosociologue connaît des groupes de plantes que l'on trouve d'ordinaire ensemble), de la topographie, de la géologie, de la pédologie, des facteurs anthropiques...

Il faut également tenir compte des formations végétales (par exemple, éviter de faire un relevé assis à la fois sur le bord d'un étang et sur la forêt qui se trouve à côté) et en général éviter les lisières et les zones de transition.



III.2.2.2. La surface des relevés

L'emplacement du relevé étant choisi, la question qui se pose est celle de la surface à inventorier. La réponse apportée par les phytosociologues a été celle de l'*aire minimale*. On peut calculer celle-ci en effectuant des relevés de plus en plus grands et en totalisant le nombre d'espèces rencontrées. Cela donne une courbe du type suivant :



On constate donc qu'à partir d'un certain seuil, on rencontre très peu d'espèces nouvelles. Cela correspond à l'*aire minimale*. Lorsque la courbe monte à nouveau, c'est que la surface du relevé englobe un nouvel individu d'association.

Cette aire minima peut être de l'ordre de 20 à 50 m² en pelouses et prairies et de 100 à 400 m² (1 à 4 ares) en forêt. On peut trouver des aires

minima voisines d'un hectare dans les forêts tropicales à flore particulièrement riche (OZENDA, 1982). FISCHESSER et DUPUIS-TATE (1996) donnent les ordres de grandeur suivants pour l'aire minimale :

- forêt : 1 à 2 ares,
- lande : 20 à 100 m^2,
- prairie : 10 à 20 m^2,
- tourbière : 1 à 5 m^2,
- rocher : quelques cm^2.

III.2.2.3. Les relevés se font par strates

Pour mieux montrer la structure du milieu considéré, les relevés sont effectués par strates. Ainsi, pour une forêt tempérée, on peut par exemple considérer :

- une strate arborescente,
- une strate arbustive,
- une strate herbacée,
- une strate muscinale.

III.2.2.4. Les informations relevées pour chaque espèce

Lors d'un relevé de végétation, on construit la liste exhaustive des plantes présentes. Après chaque plante, on peut adjoindre divers coefficients ou informations qui complètent l'information apportée par les relevés.

III.2.2.4.1. Les coefficients d'abondance-dominance

Les coefficients d'abondance-dominance ont déjà été présentés au paragraphe ***I.1.2.*** Leur utilisation est très répandue en phytosociologie. Elle permet de quantifier la présence d'une espèce donnée sur le relevé.

III.2.2.4.2. La sociabilité

La sociabilité correspond à la faculté de certaines plantes à vivre en groupes plus ou moins denses. Un coefficient a été créé pour coder la sociabilité des espèces présentes dans un relevé :

1 individus isolés,

2 individus en groupes restreints,

3 individus en groupes étendus,

4 individus en petites colonies ou peuplement étendu lâche,

5 individus en peuplement étendu et dense.

Ce coefficient, quand il est utilisé, est noté après celui d'abondance-dominance. Son emploi est toutefois peu répandu.

III.2.2.4.3. Les caractères complémentaires

Le manque de vitalité des espèces présentes peut se traduire non seulement par la présence d'individus dépérissants ou morts, mais aussi par des réductions de croissance ou des absences de floraison. La vitalité, ou

le manque de vitalité d'une espèce peuvent également être notés lors d'un relevé.

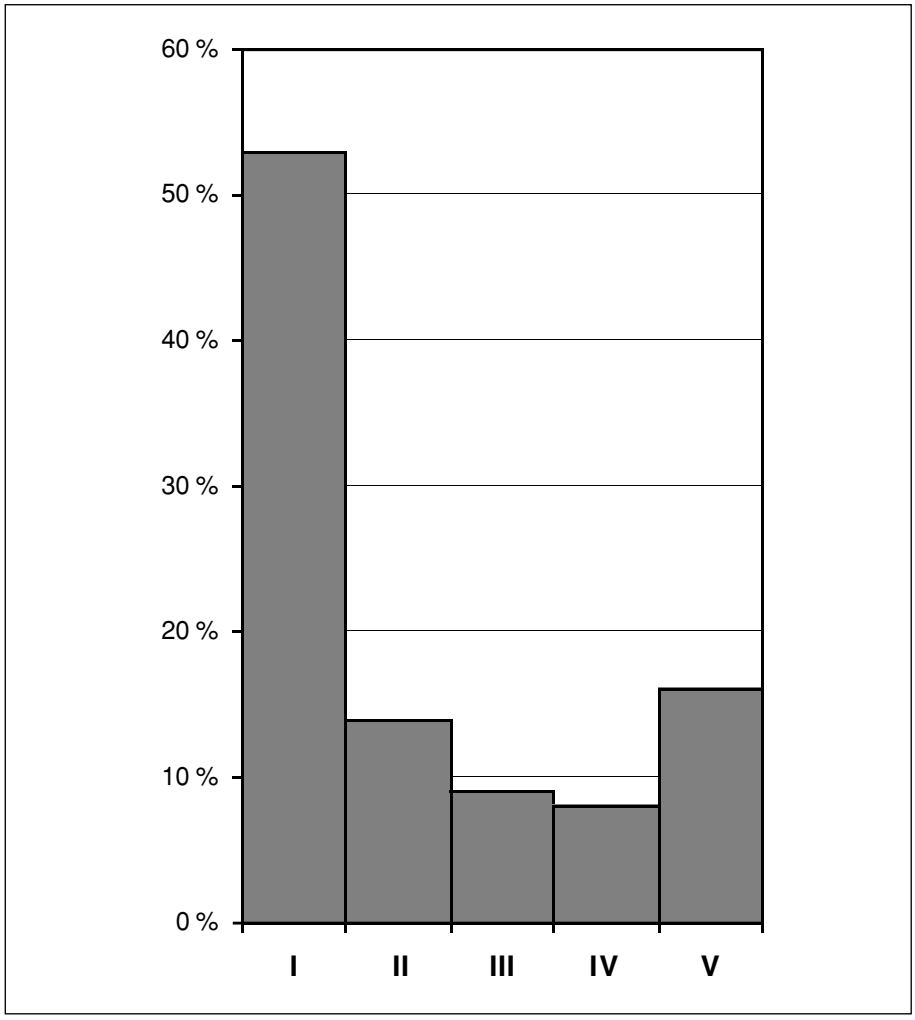
Les espèces à vitalité réduite peuvent être perçues comme des espèces qui ne sont pas écologiquement à leur place, ou bien comme des espèces en train de disparaître ou d'apparaître sur la station. Elles peuvent alors renseigner sur la dynamique du groupement.

On peut également noter la périodicité, c'est-à-dire les variations de présence au cours des saisons. Ainsi, certaines espèces (géophytes, thérophytes) n'apparaissent qu'à certaines saisons.

III.2.2.5. Validité des relevés

Certains auteurs (GUINOCHET, 1973 ; OZENDA, 1982) se sont préoccupés de vérifier la bonne validité des relevés obtenus. On peut en effet chercher à contrôler qu'une surface de végétation est homogène à l'aide de plusieurs relevés.

Pour cela, on compte le nombre de plantes trouvées dans 1 à 20 % des relevés (classe I), de celles trouvées dans 21 à 40 % des relevés (classe II)... et on trace l'histogramme de fréquence des classes I à V. Lorsque la surface de végétation est floristiquement homogène, on obtient un graphique identique à celui qui suit :



III.2.3. Les tableaux phytosociologiques et leur traitement

III.2.3.1. Le tableau à traiter et les objectifs à atteindre

Un tableau brut issu de divers relevés se présente de la façon suivante :

	R1	R2	R3	R4	R5	R6	R7	R8	R9	R10	R11	R12
Anemone nemorosa			+		+		1.4					+
Clematis vitalba								+	+	+		
Cytisus scoparius	3.3			+		1.1					1.2	
Dicranum scoparium				+		+						
Fissidens taxifolius			+		+							
Glechoma hederacea							3.4					2.4
Lathyrus vernus									+	1.1		
Lonicera xylosteum		+						+		1.1		
Luzula sylvatica	2.2					1.2					2.2	
Sambucus nigra			+				1.2					+
Stachys sylvatica					1.4		2.3					
Teucrium scorodonia	1.2			+							1.2	

Ce tableau est très simplifié par rapport aux tableaux réellement construits par les phytosociologues. Ces derniers comportent plus de colonnes et surtout plus de lignes. Les lignes correspondent aux diverses espèces rencontrées et les colonnes aux différents relevés. Chaque case est :

• soit laissée vide (voire remplie d'un point) si la plante n'est pas rencontrée sur le relevé,

• soit remplie avec le coefficient d'abondance-dominance (suivi éventuellement du coefficient de sociabilité) dans le cas contraire.

Parfois, on se contente d'un tableau binaire ou *0* représente l'absence et *1* la présence (tableau de présence-absence). Ce type de tableau est utilisé pour certains traitements informatiques.

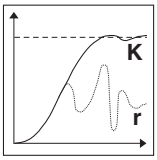
Ce tableau n'est pas classé. On ne peut pas facilement dire quelles plantes sont souvent rencontrées ensemble et quels relevés se ressemblent. L'objectif du traitement que va subir ce tableau est donc de créer des groupes de plantes homogènes et de rassembler les relevés qui se ressemblent.

III.2.3.2. Les méthodes utilisées

Diverses méthodes ont été utilisées pour traiter les tableaux floristiques.

• On peut manuellement inverser lignes et colonnes pour rapprocher les relevés qui se ressemblent et faire apparaître des groupes floristiques.

• On peut s'aider d'indices comme le coefficient de communauté floristique (ou indice de Jaccard).



• On peut construire des histogrammes de présence comme celui présenté au paragraphe *III.2.2.5.* Cela permet de vérifier l'homogénéité d'un tableau.

• On peut utiliser les outils d'analyse numérique que sont les AFC, les CAH...

La première méthode a surtout été utilisée quand on ne possédait pas de moyens informatiques pour traiter l'information. Elle peut encore être utilisée par certains spécialistes ou sur un faible nombre de relevés. Les méthodes d'analyse multivariée (AFC, ACP, CAH...) étant de plus en plus abordables, leur utilisation se généralise en phytosociologie.

III.2.3.3. La création de tableaux diagonalisés

Les méthodes employées ont toutes pour but de diagonaliser le tableau floristique de départ, c'est-à-dire de rassembler plantes se trouvant souvent ensemble et relevés similaires. Ainsi, en reprenant le tableau brut présenté au paragraphe précédent, on doit obtenir le résultat suivant :

	R1	R6	R11	R4	R5	R12	R7	R3	R9	R10	R2	R8
Cytisus scoparius	3.3	1.1	1.2	+								
Dicranum scoparium		+		+								
Luzula sylvatica	2.2	1.2	2.2									
Teucrium scorodonia	1.2		1.2	+								
Anemone nemorosa					+	+	1.4	+				
Fissidens taxifolius					+			+				
Glechoma hederacea						2.4	3.4					
Sambucus nigra						+	1.2	+				
Stachys sylvatica					1.4		2.3					
Clematis vitalba									+	+		+
Lathyrus vernus									+	1.1		
Lonicera xylosteum										1.1	+	+

III.2.4. Les résultats de la phytosociologie

III.2.4.1. La notion d'association végétale et la nomenclature phytosociologique

III.2.4.1.1. Comment classer les différentes espèces ?

Selon leur niveau de présence dans différents groupes, on donne les qualificatifs suivants aux espèces (DELPECH *et al.*, 1985) :

• On appelle espèce *caractéristique* une espèce dont la fréquence d'apparition est significativement plus élevée dans un groupement végétal déterminé que dans tous les groupements de même rang syntaxonomique.

Les espèces caractéristiques permettent donc de différencier les groupements d'un ordre syntaxonomique entre eux. Une espèce caractéristique n'a pas forcément un fort coefficient d'abondance-dominance au sein d'un groupement.

• On appelle espèce *compagne* une espèce présente en grande quantité dans un groupement, mais qui n'est pas caractéristique de ce groupement.

• On appelle espèce *différentielle* une espèce ayant une présence plus élevée dans un groupement végétal que dans d'autres groupements de même rang syntaxonomique. Ce n'est pas une espèce caractéristique car une espèce caractéristique a une fréquence plus élevée dans un syntaxon donné que dans tous les syntaxons de même rang. Il faut donc préciser par rapport à quels syntaxons une espèce est différentielle.

Le schéma suivant illustre ces notions (VAN DEN BERGEN, 1966 *in* DAJOZ, 1996).

	A	B	C	D	E
Espèce 1					
Espèce 2					
Espèce 3					
Espèce 4					
Espèce 5					
Espèce 6					
Espèce 7					
Espèce 8					

- L'espèce 1 est caractéristique exclusive de l'association C.

- L'espèce 2 est caractéristique préférentielle de l'association C. En effet, elle est peu fréquente et de moindre vitalité dans les associations B et D.

- L'espèce 3 est différentielle des associations B et C par rapport à l'association A.

- L'espèce 4 est différentielle des associations C et D par rapport à l'association B.

- L'espèce 5 est différentielle de l'association B par rapport aux associations C et D.

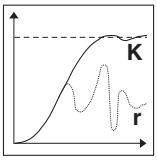
- L'espèce 6 est caractéristique des associations B, C et D, donc de l'alliance qui regroupe ces trois associations.

- L'espèce 7 est une espèce de l'association E accidentelle dans l'association C.

- L'espèce 8 est indifférente (espèce compagne pour tous les groupes).

III.2.4.1.2. Qu'est-ce qu'une association végétale ?

L'association végétale est l'unité de référence de la classification phytosociologique. Elle résulte de l'analyse de tableaux phytosociologiques. Les relevés correspondant à une association végétale possèdent en commun un nombre d'espèces élevé par rapport au nombre total d'espèces inventoriées.



Ainsi, un relevé correspond à un individu d'association, c'est-à-dire à une réalité concrète observée sur le terrain. L'association végétale correspond elle à une synthèse réalisée lors de la construction d'un tableau phytosociologique. Elle n'a pas d'existence propre et ne peut être visualisée qu'à l'aide de relevés qui sont tous différents, mais qui possèdent une certaine homogénéité. On retrouve là la différence qui existe entre un type de sol et un sol donné qu'on peut visualiser sur le terrain.

III.2.4.1.3. La synsystématique et la nomenclature utilisée

L'association végétale est l'élément de base de la classification phytosociologique. On peut toutefois regrouper les associations végétales en ensembles homogènes plus grands, les alliances, qui peuvent eux-mêmes être regroupés en ordres. Le dernier regroupement correspond à la classe.

Ainsi, on a créé en phytosociologie une systématique analogue à celle utilisée en botanique. Pour la différencier de celle-ci, on parle de synsystématique (et donc de syntaxon).

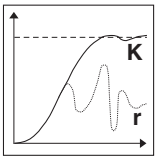
Les unités syntaxonomiques sont nommées de façon particulière, en utilisant le nom latin des espèces souvent trouvées dans l'unité nommée et en ajoutant un suffixe correspondant au niveau syntaxonomique. Le tableau suivant (DELPECH *et al.*, 1985) résume les règles employées.

Unité	Suffixe	Exemple forestier
Classe	*etea*	Querco-Fagetea
Sous-classe	*enea*	-
Ordre	*etalia*	Fagetalia
Sous-ordre	*enalia*	Querco-Fagenelia
Alliance	*ion*	Fraxino-Carpinion
Sous-alliance	*enion*	Carpinenion
Association	*etum*	Querco-Carpinetum
Sous-association	*etosum*	Querco-Carpinetum mercurialetosum

La classification phytosociologique des forêts françaises peut être trouvée dans la *Flore Forestière Française* (RAMEAU *et al.*, 1989 et 1993) ainsi que dans l'ouvrage *Vocabulaire-typologie des stations forestières* (DELPECH *et al.*, 1985). Elle est encore en pleine évolution et des changements peuvent se produire. De plus, il existe entre spécialistes de nombreuses discussions quant à la validité et au bien-fondé de la création de certains syntaxons.

III.2.4.1.4. Exemple de tableau phytosociologique

Le tableau présenté page suivante est un exemple de tableau phytosociologique définitif (LACOSTE et SALANON, 1969).



III.2.4.2. La phytosociologie : une première approche des biocénoses

Dans une biocénose, les végétaux constituent souvent l'essentiel de la biomasse et imposent au paysage un aspect caractéristique. De plus, ils sont plus faciles à inventorier et à déterminer que les animaux ou les micro-organismes. C'est pourquoi l'étude des biocénoses passe souvent par l'étude des phytocénoses (DAJOZ, 1996). Cette approche phytosociologique des biocénoses est possible car les groupements végétaux hébergent le plus souvent des populations animales qui leur sont propres (LACOSTE et SALANON, 1969).

III.2.5. Le déterminisme des communautés végétales

L'approche phytosociologique permet, dans un premier temps, de définir des groupes homogènes de plantes sans se soucier du déterminisme des associations créées. Or, les associations végétales ne sont pas réparties au hasard et sont conditionnées par des facteurs édaphiques, climatiques et biotiques (GUINOCHET, 1973).

Par exemple, des cartes pédologiques et phytosociologiques qui ont été établies de manière indépendante en une même région ont montré une bonne concordance (GUINOCHET, 1973). Ainsi, si la classification phytosociologique ne fait pas apparaître au premier abord les aspects édaphiques, climatiques et biotiques, elle y est intimement liée. On sait ainsi pertinemment que l'alliance de l'*Alnion glutinosae* se trouve dans des zones humides, aux conditions écologiques bien déterminées.

III.3. La notion de groupe écologique et l'étude des stations forestières

III.3.1. Qu'est-ce qu'un groupe écologique ?

III.3.1.1. Mise en évidence et définition des groupes écologiques

Le déterminisme écologique des communautés végétales étant montré, on peut chercher à mettre en relation les plantes trouvées sur un milieu avec certains facteurs écologiques de ce milieu. Ainsi, on peut à chaque plante associer un **caractère indicateur** plus ou moins précis. Par exemple, la Bruyère à quatre angles (*Erica tetralix*, L.) a le caractère indicateur *hygrophile acidiphile*, le Lamier jaune (*Lamiastrium galeobdolon*, L.) a le caractère indicateur *neutrocline à large amplitude*. Pour connaître pour chaque plante forestière le caractère indicateur, on peut consulter la *Flore Forestière Française* (RAMEAU *et al.*, 1989 et 1993).

Raisonner uniquement au niveau d'une seule espèce peut être très dangereux si l'on souhaite obtenir un diagnostic fiable. En effet, une espèce peut par exemple être en limite de sa niche écologique et donner une information fausse. C'est pour cela qu'on donne non seulement pour

les plantes un caractère indicateur, mais aussi qu'on les classe en **groupes écologiques**. Un groupe écologique est donc *« un ensemble d'espèces végétales ayant approximativement la même amplitude par rapport à un ou plusieurs facteurs ou descripteurs écologiques »* (DELPECH *et al.*, 1985).

III.3.1.2. Le vocabulaire utilisé pour nommer les groupes écologiques et pour définir un caractère indicateur

Les groupes écologiques sont nommés en fonction des facteurs écologiques (nature de l'humus, type de sol, richesse minérale, humidité, lumière...) qui président à la présence des plantes qui les composent. On emploie donc pour les décrire les caractères indicateurs des plantes et pour nommer les groupes écologiques un vocabulaire bien déterminé.

Par exemple, on peut citer les termes suivants (RAMEAU *et al.*, 1993) :

• **Calcaricole :** se dit d'une espèce ou d'une végétation qui se rencontre exclusivement sur des sols riches en carbonate de calcium.

• **Acidiphile :** se dit d'une espèce qui aime les sols au pH acide (sols désaturés, ayant une forme d'humus pouvant aller du mull acide au dysmoder).

• **Acidicline :** se dit d'une espèce qui préfère légèrement les sols au pH acide.

• **Neutronitrophile :** se dit d'une espèce à amplitude écologique assez étroite, croissant sur des sols saturés en bases et très riches en azote, à mull eutrophe.

• **Xérophile :** se dit d'une espèce présente sur des sols superficiels, dans des conditions pédoclimatiques très sèches, aussi bien sur substrats calcaires que sur substrats siliceux.

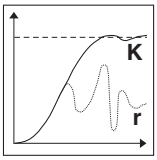
• **Hygrophile :** se dit d'une espèce croissant sur des sols engorgés toute l'année.

• **Héliophile :** se dit d'une plante qui ne peut se développer complètement qu'en pleine lumière.

D'autres termes sont utilisés pour les groupes écologiques, on peut trouver leur signification dans la *Flore Forestière Française* (RAMEAU *et al.*, 1989 et 1993), ou dans *Vocabulaire-Typologie des stations forestières* (DELPECH *et al.*, 1985).

III.3.1.3. Approche phytosociologique ou par groupe écologique ?

Certains phytosociologues ont eu une approche par groupes écologiques de la végétation (GOUNOT, 1969 *in* GUINOCHET, 1973). Ainsi, pour eux, une association végétale apparait comme *« la somme d'un certain nombre de groupes écologiques, imbriqués les uns dans les autres dans*



des conditions de milieu déterminées ; le groupe le plus favorisé, et qui est en général dominant, forme le noyau caractéristique de l'association. »

Par exemple, si on s'intéresse à l'ordre des *Quercetalia robori-petraeae*, ses *espèces caractéristiques* sont :

Castanea sativa, Calluna vulgaris, Deschampsia flexuosa, Galium saxatile, Holcus mollis, Hypericum pulchrum, Luzula luzuloides, Melampyrum pratense, Pteridium aquilinum, Teucrium scorodonia, Vaccinium myrtillus. Bien entendu, ces espèces caractéristiques ne représentent que le noyau principal de cet ordre et on trouve avec ces espèces caractéristiques de nombreuses autres espèces.

On retrouve dans ces espèces caractéristiques les groupes écologiques suivants :

• **Espèces acidiphiles à large amplitude hydrique** *(Castanea sativa, Pteridium aquilinum),*

• **Espèces acidiphiles de mull-moder** *(Holcus mollis, Luzula luzuloides),*

• **Espèces acidiphiles de moder** *(Deschampsia flexuosa, Galium saxatile, Hypericum pulchrum, Melampyrum pratense, Teucrium scorodonia),*

• **Espèces acidiphiles de dysmoder et de mor** *(Calluna vulgaris, Vaccinium myrtillus).*

Ainsi, le noyau de cet ordre des *Quercetalia robori-petraeae* est constitué d'espèces appartenant à des groupes écologiques très proches (ce sont toutes des *acidiphiles*). On constate ainsi que l'approche par groupes écologiques ou phytosociologique sigmatiste décrivent tout simplement la même chose, mais de façon différente.

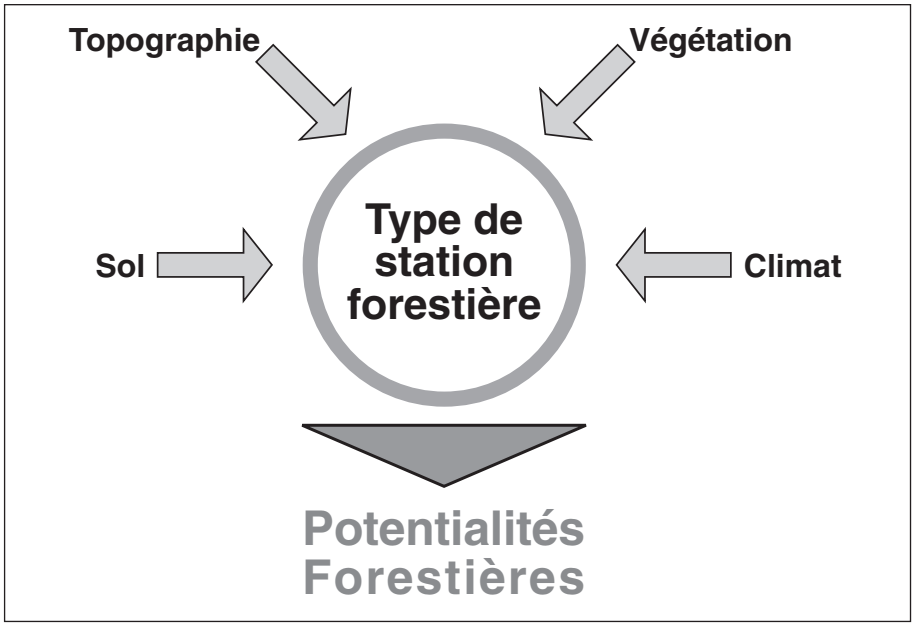
III.3.2. L'utilisation des groupes écologiques par le forestier

Si l'approche phytosociologique de la végétation est peu utilisée par le forestier, la notion de groupe écologique est très utilisée pour la description des stations forestières.

III.3.2.1. La notion de station forestière

La notion de **station forestière** est définie comme *« une étendue de terrain, de superficie variable, homogène dans ses conditions physiques et biologiques (mésoclimat, topographie, composition floristique et structure de la végétation spontanée). »* (RAMEAU *et al.*, 1989). Dès que l'on descend à un niveau très fin de description, on arrive à un nombre très important de stations qui sont *a priori* toutes différentes. C'est pour cela qu'on a défini la notion de **type de station**, qui correspond au *« résumé et (à la) synthèse des caractères d'un ensemble de stations analogues par la position topographique et géomorphologique, la nature du sol, la composition floristique et la dynamique de la végétation, etc. »* (DELPECH *et al.*, 1985).

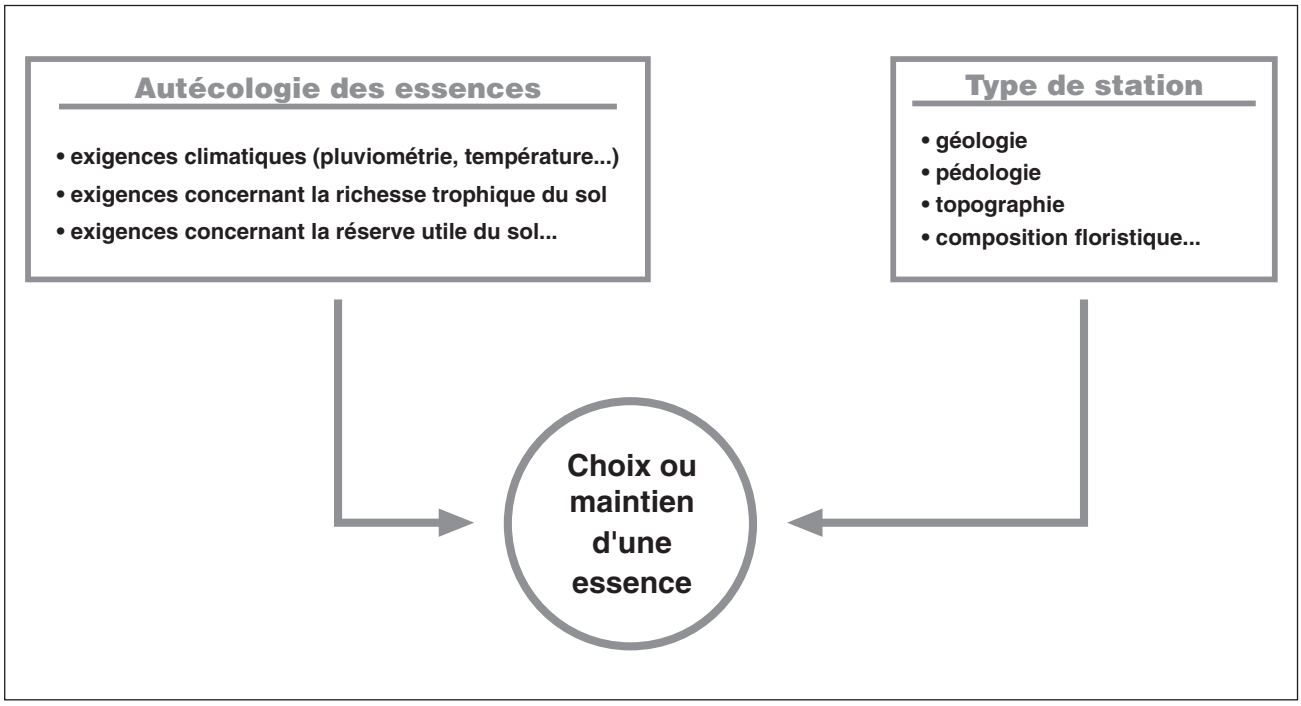
Ainsi, le type de station est une notion de synthèse qui intègre de nombreux paramètres. Elle permet de préciser les potentialités forestières.

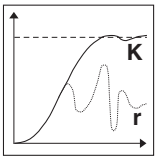


III.3.2.2. Pourquoi étudier les stations ?

Comme il a été vu auparavant, les notions d'autécologie des essences forestières permettent au sylviculteur de mieux connaître les exigences écologiques de ces essences. Cela permet par exemple de choisir convenablement les essences lors d'un reboisement ou de favoriser telle ou telle essence lors d'un martelage.

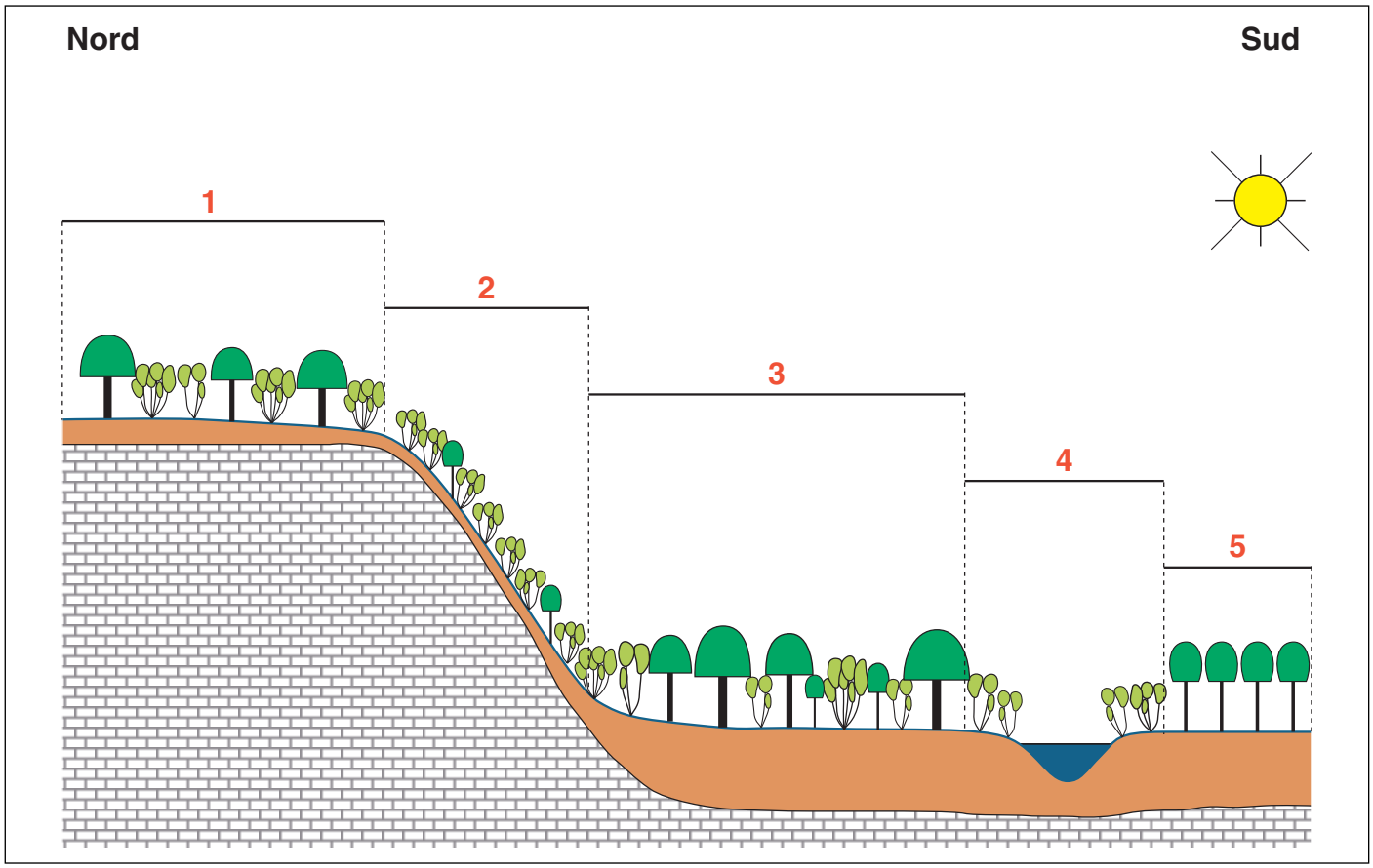
Toutefois, les seules connaissances de l'autécologie des essences ne suffisent pas car pour adapter une essence à son milieu, il faut non seulement connaître les exigences de l'essence, mais aussi pouvoir décrire le milieu. L'étude des stations permet justement cette étude du milieu.





III.3.2.3. Etude des stations forestières en l'absence de catalogue : « la méthode rustique »

En l'absence de catalogue de station, le forestier doit savoir établir un diagnostic stationnel. Pour cela, il doit faire la synthèse des données concernant la géologie, la pédologie, la topographie, la flore... Pour utiliser les informations apportées par la flore, il classe les plantes rencontrées en groupes écologiques ce qui lui permet de facilement faire une synthèse. Le schéma et le tableau suivant donnent un exemple de ce que peut donner l'analyse des stations sur une zone allant des plateaux calcaires haut-saônois à la vallée de la Saône.



Type de station	1	2	3	4	5
Géologie	Limons à chailles sur terra fusca couvrant une dalle calcaire	Eboulis sur calcaires purs du Bathonien	Alluvions récentes à texture fine (limons argileux)	Alluvions récentes sur argiles limoneuses	Alluvions récentes à texture fine (limons argilo-sableux)
Pédologie	Sol brun légèrement lessivé	Sol brun calcique	Pseudogley	Gley	Gley oxydé
Humus	Mull mésotrophe	Mull calcique	Mull eutrophe	Hydromull	Hydromull eutrophe
Topographie	Plateau	Versant	Plaine	Plaine	Plaine
Exposition	-	Sud	-	-	-
Groupes écologiques discriminants	Neutronitroclines Neutroclines Acidiclines	Calcaricoles Calcicoles	Mésohygrophiles Neutronitrophiles hygroclines Neutronitrophiles	Hygrophiles acidiclines ou acidiphiles Mésohygrophiles	Mésohygrophiles Neutronitrophiles hygroclines Neutronitrophiles
Essences	Chêne, Hêtre, Merisier, Alisier torminal, Charme, Tilleul	Chênes sessile et pubescent, Charme, Tilleul, Alisier blanc, Erable champêtre	Chêne pédonculé, Frêne, Orme, Merisier, Erable sycomore	Aulne glutineux, Saule à oreillettes	Peuplier (interaméricain)
Type de peuplement	Taillis avec réserves assez pauvre, régularisé BM	Taillis simple	Taillis avec réserves très riche, régularisé BM/GB	Taillis simple	Peupleraie
Hauteur dominante	29 m	15 m	35 m	19 m	25 m

Si avec un peu d'habitude, déterminer localement les principales caractéristiques d'une station ne pose pas de problèmes insurmontables, *comparer entre elles des stations* et *établir une carte* pose de sérieuses difficultés. On est parfois obligé de faire pour cela une synthèse (typologie succincte des stations rencontrées). Il faut pour cela regrouper les différentes stations décrites sur le terrain en groupes homogènes afin de définir des types de stations.

III.3.2.4. Etude des stations avec un catalogue de stations

III.3.2.4.1. Présentation et intérêt

L'étude des stations n'est pas simple et demande des compétences solides dans beaucoup de disciplines (pédologie, botanique, géologie...). Elle est donc difficile pour bon nombre de professionnels et de propriétaires forestiers. Les *catalogues de stations* ont donc été créés afin de faciliter la tâche des forestiers ou des propriétaires. Ils évitent en effet l'emploi de la méthode « rustique » en ayant déjà effectué une partie du travail de description des stations.

Un catalogue des stations est analogue à une typologie des peuplements forestiers (même méthodologie de conception). Les catalogues des stations sont d'ailleurs antérieurs aux typologies de peuplements.

III.3.2.4.2. Définition

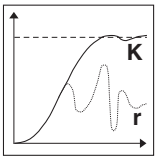
Un catalogue est un document présentant l'inventaire de tous les types de stations forestières présents dans une petite région naturelle et donnant leur description précise, ainsi que des critères simples pour les reconnaître sur le terrain. Il doit en théorie comprendre cinq parties :

- présentation de la région étudiée,
- exposé de la méthode utilisée et des éléments diagnostiques qui en sont l'expression,
- description des différentes stations forestières dans un ordre logique,
- synthèse des résultats et conseils pour la mise en valeur forestière (essence à implanter ou à favoriser),
- annexes diverses (DELPECH *et al.*, 1985).

III.3.2.4.3. Principe d'utilisation

Une clef de détermination des stations est fournie avec chaque catalogue. Elle permet sur le terrain de déterminer rapidement le type de station. Le catalogue donne ensuite les principales caractéristiques de la station et ses aptitudes forestières (sous forme de fiche) :

- **carte de répartition** du type stationnel considéré,
- diagramme de synthèse **niveau hydrique/niveau trophique**,
- **éléments diagnostiques**,
- place du type stationnel dans une **toposéquence**,
- **aptitudes forestières** (facteurs favorables, facteur limitant, fertilité),



- **essences potentielles** (conseillées, possibles, à éviter),
- **intérêt biologique**...

Certains catalogues étant complexes (nombre très important de types stationnels, vocabulaire très technique, clefs de détermination trop peu explicites...), on a créé à partir d'eux des *catalogues simplifiés* de stations plus faciles à utiliser, notamment par les propriétaires forestiers.

III.3.2.4.4. Zones couvertes par un catalogue de stations

L'état d'avancement de la construction des catalogues de station à l'échelle du territoire national a été présenté dans la revue *Forêt-entreprise* (DUMÉ, 1995). On peut estimer à plus de 50 % la surface couverte en France par un catalogue de stations, cette valeur étant en constante progression. Les régions les plus forestières (Nord-Est, Massif Central, Pyrénées...) sont celles où la couverture est la meilleure.

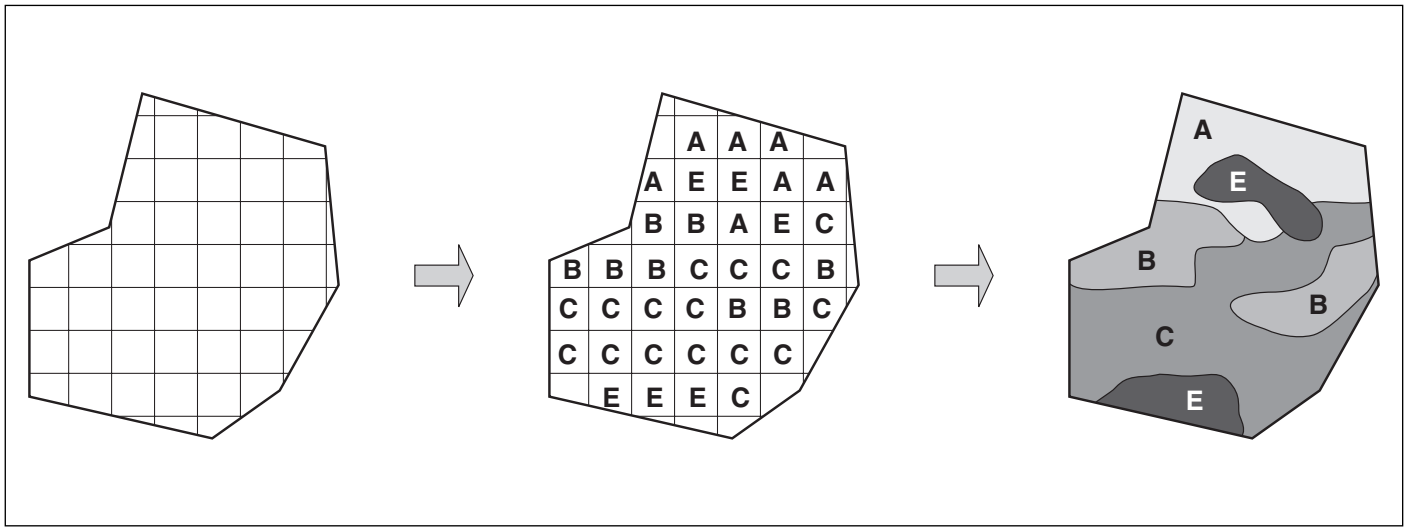
III.3.2.5. La cartographie des stations

Parfois, l'étude des stations est ponctuelle. On cherche par exemple à définir quelles essences favoriser en martelage ou bien à boiser une petite parcelle. D'autres fois, il faut connaître les types de stations sur de grandes surfaces (grande parcelle à reboiser, massif forestier à décrire dans le cadre d'un plan simple de gestion ou d'un aménagement...), on passe alors par une étape de *cartographie des stations*.

La cartographie des stations est plus rapide et plus efficace si on possède un catalogue de stations. Ce catalogue évite une longue et fastidieuse étape de synthèse conduisant au tracé de la carte.

III.3.2.5.1. Cartographie systématique (méthode de la minute codée)

On peut concevoir une cartographie systématique pour un massif forestier. Dans ce cas, on procède à un maillage (comme dans le cas d'un inventaire statistique) et on fait de manière systématique un point de sondage à chaque nœud du quadrillage (par exemple, tous les 50 mètres). On obtient ainsi une carte qui est affinée par la suite (dessin de zones homogènes).



III.3.2.5.2. Cartographie rapide

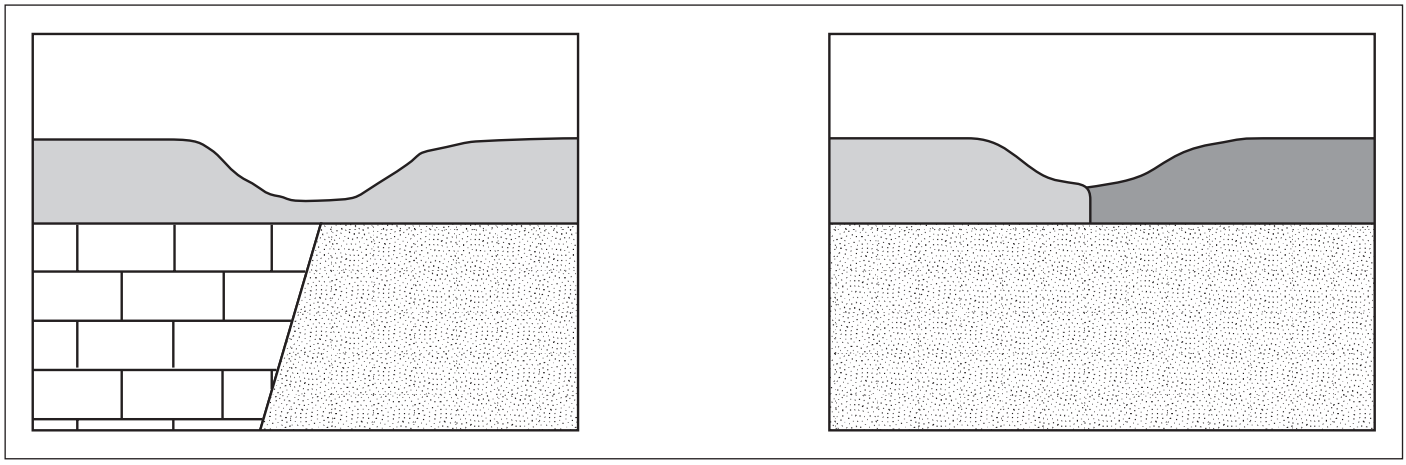
Les sols (et donc les stations) n'étant pas répartis au hasard, on peut chercher quelles sont les lois de répartition des sols afin de les cartographier plus efficacement. On peut énoncer les lois suivantes (LUCOT et GAIFFE, 1994) :

• La loi des compartiments :

La porosité d'un ensemble lithologique donné commande la fourchette de pédogénèse possible. Ainsi, on distingue des systèmes de subsurface *drainants* (infiltration verticale de l'eau) ou *étanches* (apparition de nappes). La carte géologique permet ainsi de connaître à l'avance les compartiments ayant des propriétés communes quant aux flux d'eau et de les délimiter.

• La loi des buttes :

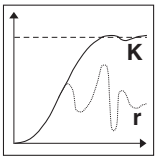
Une zone donnée est souvent modelée en zones convexes et en dépressions qui résultent de la circulation des eaux de ruissellement. Les eaux de ruissellement ont tendance à progresser le long des discontinuités et dans les zones de partage entre matériaux.



Ainsi, il y a de fortes chances (75 à 90 %) que *deux buttes voisines aient des sols qui diffèrent par au moins un caractère*. Cette loi permet donc d'avoir une première approche focalisée sur les buttes pour estimer si ces buttes présentent des différences significatives d'un point de vue stationnel.

• La loi des chaînes de sols :

En règle générale, les eaux de ruissellement font que « les hauts nourrissent les creux ». Il y a ainsi des *transferts de matière le long des pentes* ce qui conduit à considérer la position du sol le long de la toposéquence. Les sols des zones convexes sont soumis à des *pertes de matière* (lessivage, érosion, ruissellement) alors que les sols des dépressions connaissent un *apport de matériaux* (accumulation, lessivage, érosion karstique).



On arrive ainsi à la notion de chaîne de sols. Il existe des variations plus ou moins continues entre les points hauts et les creux.

III.3.2.5.3. Conclusion : quelle méthode choisir ?

La méthode systématique présente l'inconvénient d'être lourde à mettre en place. Elle nécessite beaucoup de relevés dont certains sont inutiles, voire mal positionnés. Elle est toutefois assez simple à mettre en place et peut être utile aux débutants, ou aux personnes découvrant de nouveaux milieux.

La méthode rapide présente l'avantage de minimiser le nombre de relevés et peut donner des cartes plus fiables car elle s'appuie sur les causes de la variabilité stationnelle. En effet, en délimitant des compartiments homogènes selon la géologie, la topographie et en utilisant les différentes lois, elle permet de trouver correctement les limites entre types stationnels. En revanche, c'est une méthode qui peut demander un important niveau de technicité et de formation pour être performante.

III.3.2.6. Généralisation du concept de groupe écologique

Les principaux groupes écologiques reconnus au niveau de la France peuvent être trouvés dans la *Flore Forestière Française* (RAMEAU *et al.*, 1989 et 1993). Si l'on possède des groupes écologiques ayant une valeur plus locale (échelle d'une région naturelle), il est préférable de les utiliser. Ils sont en effet généralement plus précis et plus fiables, mais ils ne diffèrent pas de manière trop importante de ceux définis à l'échelon national. On peut par exemple trouver de tels groupes écologiques dans des catalogues de stations.

La notion de groupe écologique va au-delà des groupes écologiques utilisés pour la typologie des stations forestières. On peut définir des groupes écologiques au sens large du terme comme des groupes d'espèces qui, dans un territoire donné, ont des comportements similaires. On peut ainsi avoir des groupes écologiques d'oiseaux, d'insectes...

III.4. La dynamique de la végétation

III.4.1. Mise en évidence de la dynamique

Après l'abandon d'une culture, un incendie, une coupe rase, le paysage se transforme. Sauf intervention humaine, il se produit, de stade en stade, une *succession d'associations végétales* aboutissant à la reconstitution de l'écosystème caractéristique de la zone climatique concernée.

On a donc une évolution ordonnée et prévisible. On peut prévoir, lorsqu'on a suffisamment étudié ces phénomènes, la composition floristique, voire faunistique (FISCHESSER et DUPUIS-TATE, 1996), des différents stades de colonisation ainsi que celle du stade final.

III.4.2. Quelques définitions usuelles (OZENDA, 1982)

III.4.2.1. Le climax

Le *climax* est le stade final de végétation. Il est le plus souvent forestier et est considéré comme stable tant au point de vue de la composition floristique que de la structure (ces notions sont parfois discutables). La végétation climacique est en accord avec le milieu physico-chimique (climat régional, substrat...).

III.4.2.2. Le subclimax

On peut à la suite de l'intervention humaine notamment, ne pas atteindre le climax en un lieu donné et rester à un stade d'évolution intermédiaire. Ce stade d'évolution intermédiaire, s'il est plus ou moins stable dans le temps, prend le nom de subclimax. Ce n'est pas réellement un climax, mais il en joue provisoirement le rôle. L'évolution peut être bloquée parfois à ce stade par dégradation du milieu.

III.4.2.3. Le paraclimax

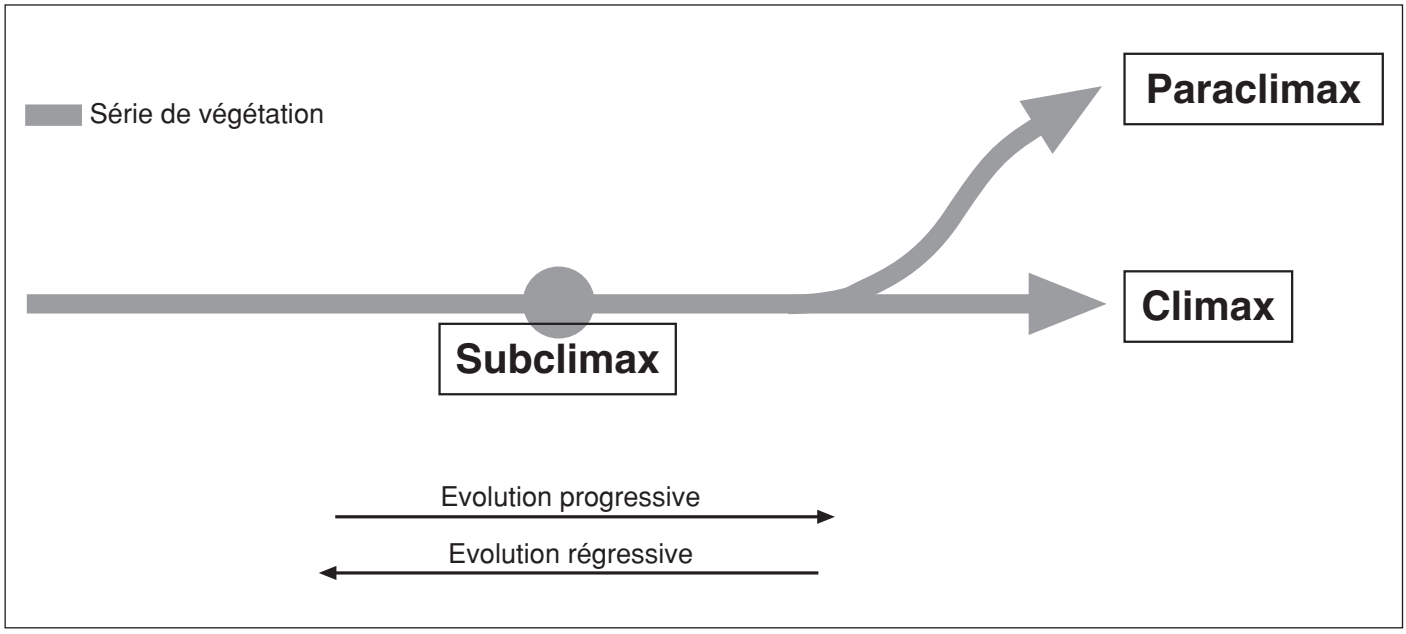
L'activité humaine peut également modifier les évolutions naturelles de telle façon que la succession végétale théorique d'un milieu soit remplacée par une autre. On obtient alors un paraclimax et non un climax.

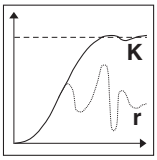
III.4.2.4. Série de végétation

Une série de végétation est l'ensemble des communautés végétales qui vont se succéder jusqu'à l'apparition du climax. Le climax est le dernier élément d'une série de végétation. On nomme le plus souvent une série de végétation par le nom du climax correspondant (par exemple, série du Chêne vert).

III.4.2.5. Evolution progressive

Une évolution naturelle qui aboutit au climax est dite progressive. C'est elle qui se produit sans intervention de l'homme.





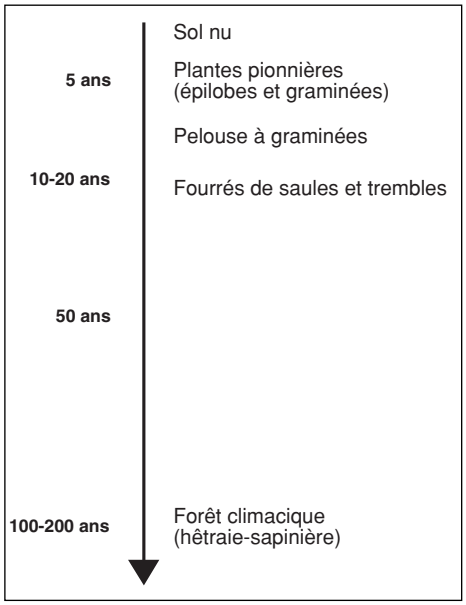
III.4.2.6. Evolution régressive

Une évolution est dite régressive, quand un phénomène naturel ou anthropique intervient pour reconduire une végétation vers des stades antérieurs. La dégradation anthropique d'un sol peut être un facteur grave d'évolution régressive et le processus est même parfois irréversible.

On peut citer comme exemple d'évolution régressive la dégradation de la forêt de Chêne vert en garrigue en zone méditerranéenne. Une garrigue à Chêne kermès, sur calcaire compact peut se stabiliser dans le temps et former un paraclimax (FISCHESSER et DUPUIS-TATE, 1996).

III.4.3. Exemple de dynamique de végétation

Le schéma ci-contre, d'après FISCHESSER et DUPUIS-TATE (1996), donne un exemple d'évolution de la végétation à 1500 mètres d'altitude.



III.4.4. A-t-on une évolution conjointe du sol et de la végétation ?

De nombreux auteurs (GUINOCHET, 1971 ; SALANON et LACOSTE, 1969 ; OZENDA, 1982...) annoncent une évolution conjointe du sol et de la végétation. Il semble (LUCOT, communication personnelle) que ces évolutions soient impossibles, les sols ne pouvant changer sans raison de pédogénèse et ne pouvant évoluer que beaucoup plus lentement que la végétation.

III.4.5. Validité du concept de climax

L'idée même de climax induit une idée de nature faite d'équilibre qui n'évoluerait que pour atteindre un stade ultime d'évolution. Plusieurs problèmes se posent si l'on admet ce postulat.

• Le **climat évolue de manière assez rapide**, ce qui fait que la composition en essences dans un endroit donné évolue aussi (variations de l'ordre du millénaire). Pour se convaincre de cette évolution, il suffit de regarder les analyses polliniques de tourbières qui montrent des évolutions importantes en ce qui concerne la composition en essences. Ainsi, il est difficile de concevoir une composition spécifique climacique donnée fixée une bonne fois pour toutes.

• Le climax étant le stade final d'évolution, on devrait trouver des forêts dans lesquelles ne subsistent **que des essences dryades**, les pionnières et post-pionnières ayant disparu, ou étant excessivement peu représentées. Or, on peut constater que les saules, bouleaux, aulnes, trembles, érables, frênes... sont bien présents dans les forêts françaises.

Le concept de *métaclimax* a permis de lever ces ambiguïtés. Le métaclimax correspond à un climax dynamique qui intègre les perturbations et les évolutions dans l'espace et le temps. Ainsi, si l'on considère une hêtraie-sapinière naturelle, on constate qu'il existe dans le temps une succession de phases (ou *éco-unités*, par exemple phase jardinée, phase opti-

male stratifiée, phase de dépérissement...) modélisée par les c*ycles sylvigénétiques*. On ne considère pas alors la phase optimale stratifiée comme le climax, mais l'ensemble des cycles sylvigénétiques comme un méta-climax. En un même lieu, on retrouve une *chrono-séquence* qui conduit vers le climax et en des lieux différents, on trouve différents degrés d'évolution (notion de *spatio-séquence*).

III.4.6. La cartographie de la végétation

Des cartes de végétation ont été établies par des botanistes (OZENDA, 1982). Les principales sont les cartes de végétation au 1/200 000ème construites par le CNRS.

Ce type de carte est fondé sur la représentation des séries de végétation (donc sur la végétation théorique). Des conventions permettent aussi de faire figurer les formations végétales. Ces cartes étant au 1/200 000ème, elles donnent une idée de la végétation potentielle d'une région, mais intéressent très peu souvent le forestier car elles ne sont pas assez précises pour lui. Il préfère construire des cartes de stations qui sont plus précises et répondent mieux à ses besoins.

IV. Les niveaux d'intégration supérieurs à la biocénose

Les niveaux d'organisation du monde végétal présentés pour l'instant ont été celui de la population ou de l'espèce, puis celui de la phytocénose. On va s'intéresser ici à des niveaux supérieurs d'intégration et voir quelle peut être alors la structuration du tapis végétal.

IV.1. Ecocomplexes et écologie du paysage

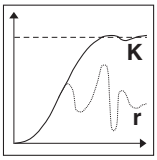
IV.1.1. La notion d'écocomplexe

Les écosystèmes sont formés d'une biocénose et d'un biotope. Ils résultent souvent de l'organisation des êtres vivants et notamment de leurs relations trophiques. Si un écosystème a une certaine autonomie de fonctionnement, il échange néanmoins de la matière et de l'énergie avec d'autres écosystèmes. C'est pour cela que l'on considère en écologie des écocomplexes, c'est-à-dire des *ensembles d'écosystèmes ayant des relations entre eux*. L'écocomplexe se situe à l'échelle géographique du *paysage*. C'est pour cela que l'on parle d'écologie du paysage lors de l'étude des écocomplexes.

IV.1.2. La structure des écocomplexes

IV.1.2.1. Le rôle des perturbations dans les écocomplexes

Les perturbations sont des événements qui modifient une population, un écosystème ou un paysage et qui en changent la structure (DAJOZ, 1996). Les perturbations augmentent l'hétérogénéité des paysages et



favorisent le morcellement. Souvent, les perturbations créent de nouveaux milieux qui permettent l'installation d'espèces spécialisées. L'Homme peut créer des perturbations ce qui augmente la biodiversité. Il peut aussi parfois homogénéiser les milieux ce qui produit l'effet contraire. Par exemple, les arbres morts et les chablis sont souvent systématiquement éliminés par le forestier. Cela homogénéise le milieu et provoque la disparition d'insectes dont les arbres morts ou déracinés sont le milieu de vie.

IV.1.2.2. La structure spatiale des paysages

Les spécialistes des paysages distinguent trois éléments différents dans les paysages (DAJOZ, 1996 ; FISCHESSER et DUPUIS-TATE, 1996) :

• la **matrice**, qui est la partie la plus étendue du paysage et qui en constitue le fond (elle peut être composée de champs, de forêts, de villages...),

• les **taches**, qui correspondent à des éléments isolés (bosquet, plantation en timbre poste, parcelle en friche...),

• les **corridors**, qui sont des éléments linéaires du paysage (haies, forêts riveraines, rivières...).

Les corridors ont une importance particulière car ils permettent la *circulation* d'énergie et d'espèces. Par exemple, des réseaux de haies permettent à des insectes forestiers de s'éloigner de leur milieu d'origine et d'en coloniser d'autres dont ils n'auraient pas pu s'approcher sans haie.

IV.1.3. L'importance particulière des écotones

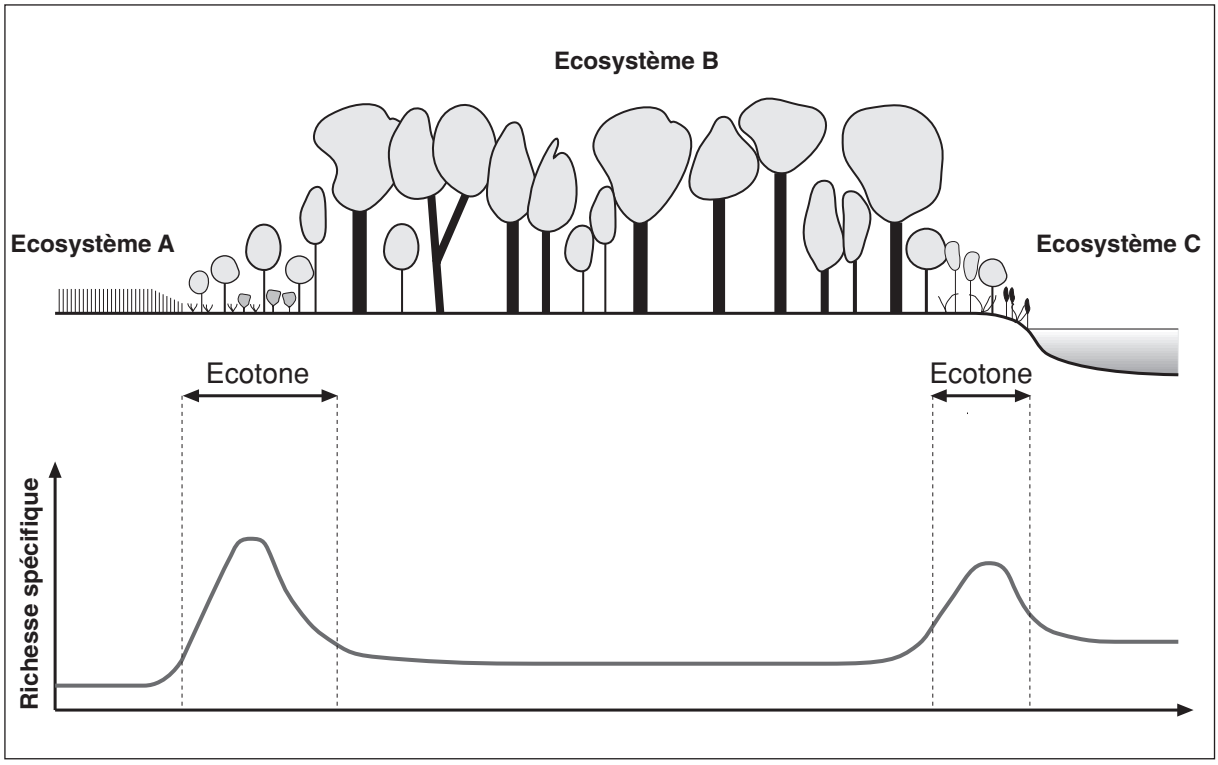
Les *écotones* sont les zones de transition entre écosystèmes. Ces zones ont une importance toute particulière car ce sont des milieux riches, de *grande diversité biologique*. En effet, elles présentent des espèces présentes dans les deux écosystèmes, voire des espèces qui leur sont propres (espèces de lisière). Voir schéma ci-contre.

Il convient de savoir respecter les écotones pour préserver ces zones de richesse importante. Par exemple, on trouve normalement en lisière de forêts deux formations végétales :

• le **manteau forestier**, composé de ligneux et de semi-ligneux,

• l'**ourlet** comportant des herbacées et des arbustes.

Très souvent, on cherche à avoir des lisières nettes ce qui conduit à la disparition du manteau et au passage de l'ourlet sous le couvert forestier. On a alors suppression de la lisière et diminution de la biodiversité.



IV.2. Quelques éléments de phytogéographie

IV.2.1. Territoires floraux et cortèges floristiques

IV.2.1.1. Notion de territoire floral

IV.2.1.1.1. Mise en évidence

L'établissement, puis la comparaison des aires de répartition font apparaître certaines correspondances dans la distribution des végétaux. On peut ainsi définir des *territoires floraux* caractérisés par l'endémisme de certaines plantes ou certains groupes de plantes (OZENDA, 1982).

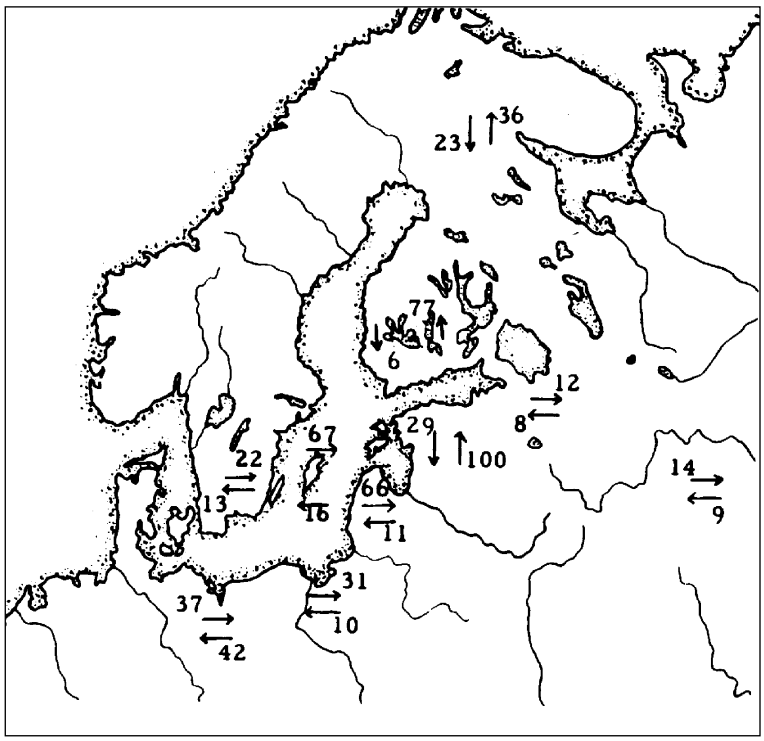
La présence des territoires floraux peut également être constatée sur le terrain : on voit en effet un passage assez brusque quand on descend la vallée du Rhône entre la végétation eurosibérienne et la végétation méditerranéenne.

IV.2.1.1.2. Délimitation par la méthode des aires

Les territoires floraux peuvent être délimités par la comparaison des aires des espèces les plus caractéristiques d'un lieu qui montrent souvent une bonne concordance entre elles.

IV.2.1.1.3. Délimitation par la chute floristique

La chute floristique correspond au nombre d'espèces qui disparaissent quand on parcourt une distance donnée (100 km le plus souvent). Quand cette chute floristique est importante, cela peut créer une coupure entre deux territoires.



Exemple de chutes floristiques dans les régions baltiques (d'après H. WALTER), in *OZENDA (1982).*

IV.2.1.2. Cortèges ou éléments floristiques

Un cortège (ou élément) floristique est l'ensemble des espèces qui caractérisent un territoire donné. Ainsi on désigne sous le nom de *cortège méditerranéen* les plantes trouvées sur le bassin méditerranéen.

On distingue souvent dans un territoire floristique une partie centrale où le cortège floristique prédomine largement et des parties périphériques où sa représentation va en diminuant (zones de transition).

IV.2.2. Les principales divisions floristiques du monde

IV.2.2.1. Les différents empires

Les variations des conditions écologiques à la surface du globe font qu'on peut distinguer 5 grandes zones ou *empires floraux* à la surface du globe. Ces empires floraux ont été construits grâce à l'endémisme de certains ordres ou de certaines familles. A titre d'exemple, l'*empire holarctique* - dans lequel se situe la France - est caractérisé par la présence des Bétulacées, des Salicacées et des Renonculacées. Il est divisé en 11 régions.

IV.2.2.2. Les subdivisions des empires

Tout comme en phytosociologie, on a créé des subdivisions successives ce qui donne la classification phytogéographique. On distingue donc, par ordre de taille :

• **La région :** c'est la subdivision de l'empire. Elle correspond à l'endémisme de familles ou de genres.

• **Le domaine :** c'est la subdivision de la région. Il correspond à l'endémisme de genres.

• **Le secteur :** c'est la subdivision du domaine. Il correspond à l'endémisme d'espèces.

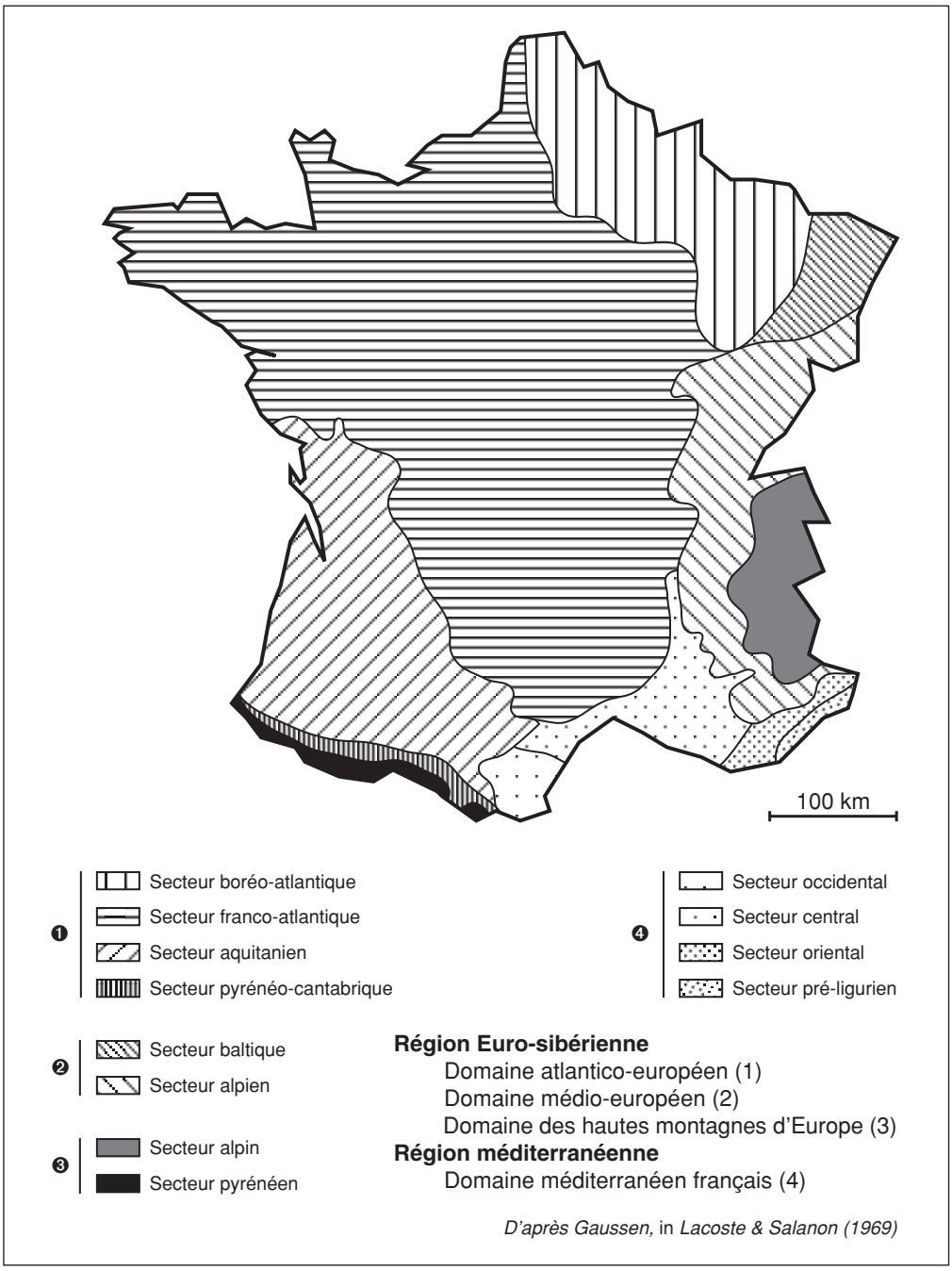
• **Le district :** c'est la subdivision du secteur et le dernier découpage. Il correspond à l'endémisme de sous-espèces.

IV.2.2.3 Les divisions phytogéographiques de la France

La France fait partie de l'empire holarctique et se trouve divisée inégalement en deux régions floristiques :

• la région eurosibérienne,

- domaine atlantico-européen,
- domaine médio-européen,
- domaine des hautes montagnes d'Europe



D'après Gaussen, in *Lacoste & Salanon (1969)*

- la région méditerranéenne,
  - domaine méditerranéen français,
  - domaine tyrrhénien.

Le découpage phytogéographique de la France se retrouve rapidement dès qu'on fait des relevés floristiques, tout du moins en ce qui concerne les régions. En effet, les flores méditerranéennes et eurosibériennes sont très différentes.

IV.3. Les régions naturelles forestières de l'IFN

Lorsqu'on s'intéresse aux milieux naturels forestiers, le découpage administratif ne convient pas. En effet, les limites de cantons, de départements ou de régions ne répondent pas à des facteurs naturels, biotiques ou abiotiques.

En s'inspirant de données géologiques, géomorphologiques, pédologiques, climatiques, phytogéographiques... l'IFN a découpé la France en 309 régions. Ces régions sont relativement homogènes et peuvent servir de base pour de nombreuses études. Par exemple, les catalogues de stations et les typologies de peuplements sont définis à l'échelle d'une région naturelle (voire parfois de plusieurs).

Les régions naturelles ne sont pas des niveaux d'intégration supérieurs à la phytocénose, mais sont plus ou moins issues du découpage phytogéographique et des données du milieu. C'est pour cela qu'elles sont présentées ici.

IV.4. Le forestier et la biodiversité

IV.4.1. Qu'est-ce que la biodiversité ?

La biodiversité peut être considérée comme *la diversité des éléments composant la vie à une échelle spatiale donnée* (ONF, 1993b). Ainsi, on peut s'intéresser à la biodiversité au niveau génétique, au niveau des espèces, des écosystèmes ou des écocomplexes. Par exemple, la diversité génétique peut être illustrée par l'exemple des essences forestières : on sait qu'il existe au sein de chaque essence un polymorphisme génétique ce qui induit une diversité.

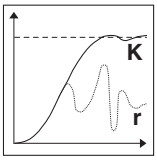
Si la biodiversité s'exprime souvent par le nombre de provenances, d'individus ou de populations différents, il faut savoir qu'elle induit également la diversité fonctionnelle. Ainsi, il peut exister plus de relations biotiques et abiotiques dans un écosystème très riche en espèces que dans un écosystème pauvre.

Une part importante de la biodiversité naît des phénomènes évolutifs. Ainsi, le nombre des espèces présentes à l'échelle du globe évolue sans cesse et nous sommes bien loin de connaître toutes les espèces présentes.

IV.4.2. Pourquoi s'inquiéter de la conservation de la biodiversité ?

L'Homme a acquis, au fil de l'évolution, une place très importante au sein de la biosphère. Il en résulte qu'il est désormais capable de *modifier de manière importante* les milieux et les espèces. Cela donne très souvent une simplification importante des milieux (en agriculture, par exemple), voire une artificialisation quasi-complète de ceux-ci (comme c'est le cas dans les villes). Les milieux naturels sont également menacés et on compte un grand nombre d'exterminations d'espèces, que ce soit sur terre ou dans les océans.

Ainsi, de plus en plus, on prend mesure de l'importance de la biodiversité et de sa conservation. Celle-ci doit en effet être protégée pour des raisons **éthiques** : l'Homme ne se donne pas le droit de vie ou de mort sur les espèces et doit vivre en harmonie avec son milieu. Elle peut l'être



également pour des raisons **écologiques** : exterminer une espèce peut fortement déséquilibrer un écosystème. Par exemple, la quasi-disparition des prédateurs naturels d'Europe rend la chasse obligatoire avec toutes les erreurs de gestion qu'elle provoque. Enfin, la conservation de la biodiversité est souvent également nécessaire d'un simple point de vue **économique**. Par exemple, 25 % des médicaments utilisés aux États-Unis sont d'origine végétale (DAJOZ, 1996). En détruisant à un rythme très rapide les forêts tropicales, on se prive sûrement de nouvelles découvertes et de produits pharmaceutiques importants.

IV.4.3. Les mesures à prendre pour maintenir la biodiversité forestière

En tant que gestionnaire d'espaces naturels, le forestier est confronté dans sa gestion de tous les jours au maintien de la biodiversité. Les forêts étant parmi les espaces peu modifiés et étant considérées par le grand public comme "naturelles", on demande de plus en plus au forestier d'être un gardien de la biodiversité.

IV.4.3.1. Au niveau génétique

Les essences forestières présentent une diversité génétique assez forte. Généralement, les techniques sylvicoles utilisant la régénération naturelle modifient assez peu le spectre génétique des différentes essences, bien que les forestiers aient pratiqué de longue date une sélection phénotypique.

Depuis le XIXème siècle, on assiste à des reboisements sur des grandes surfaces, on introduit de nouvelles essences au détriment des essences autochtones. Ainsi, l'écotype de l'Epicéa commun vosgien qui occupe des stations marginales (éboulis, bordures de tourbières...) est menacé par les introductions massives d'épicéas allochtones (RAMEAU et OLIVIER, 1991). Les régions de provenance créées récemment - même si elles résultent peut-être au départ d'une conception productiviste - ont le mérite de protéger la biodiversité en restreignant les mélanges de provenances.

De plus, l'apparition d'essences sélectionnées génétiquement présente le risque d'appauvrir considérablement le *pool génique* des essences forestières et ne constitue peut-être pas une solution viable à long terme. Le forestier doit savoir aussi bien gérer l'écosystème que la production.

IV.4.3.2. Au niveau de l'espèce

En France, les milieux forestiers contiennent assez peu d'espèces rares. Celles-ci sont le plus souvent des espèces présentant une **marginalité chorologique** (espèces en limite de leur aire de répartition, comme le Bouleau nain) ou **écologique** (espèces vivant dans des conditions stationnelles très marquées). En revanche, les milieux liés à la forêt (pelouses, lisières, manteaux arbustifs, marais, tourbières, falaises, rochers, clairières...) sont souvent riches en espèces rares (RAMEAU et OLIVIER, 1991).

Il convient donc au forestier de savoir respecter ces zones en cherchant à ne pas vouloir à tout prix boiser les milieux difficiles. Souvent, ces milieux difficiles ne présentent d'ailleurs qu'une productivité faible... De même, il faut savoir respecter en forêt les zones ouvertes qui sont le siège d'une importante diversité. Le forestier a souvent « peur du vide » et cherche à reboiser toute place où il ne trouve pas d'arbres !

IV.4.3.3. Au niveau des écosystèmes

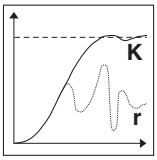
Il existe des écosystèmes forestiers remarquables, notamment en raison de mésoclimats ou microclimats particuliers ou bien de conditions stationnelles originales. Ainsi, les rares *forêts alluviales* conservées sont particulièrement diversifiées, tant en ce qui concerne la composition spécifique que la structure. Leur dynamique, liée à la dynamique fluviale leur confère une forte originalité (SCHNITZLER, 1990).

Le forestier doit savoir sauvegarder les milieux particuliers comme par exemple les tourbières, les écotones, les forêts alluviales... Cela peut passer par des mesures de protection et de mise en réserve intégrale.

Si la mise en réserve intégrale de zones forestières est hautement nécessaire pour sauvegarder la biodiversité et étudier les forêts naturelles, il ne faut pas non plus négliger la protection de la biodiversité dans la gestion quotidienne. Autrement dit, ce n'est pas parce qu'on protège d'un côté que tout est permis de l'autre !

Ainsi, l'introduction d'essences exotiques doit être raisonnée et non être considérée comme une solution de facilité. Créer des peuplements purs et réguliers de Douglas sur de grandes surfaces ne permet pas de maintenir la diversité. Il en est de même dans les Landes avec le Pin maritime. Un simple mélange d'essences serait déjà un grand pas vers un meilleur respect des équilibres naturels.

Outre la composition en essences, le maintien de la biodiversité passe également par le maintien d'arbres morts ou creux en forêt comme on peut en trouver dans les forêts naturelles. Cela permet la sauvegarde de très nombreuses espèces d'insectes ou de champignons, sans que cela nuise à l'écosystème (au contraire, on considère qu'il fonctionne mieux quand ces arbres morts sont présents).



V. Exemples de relations biotiques dans les écosystèmes forestiers

V.1. La compétition

V.1.1. Définitions

Il y a *compétition* quand deux ou plusieurs organismes (ou populations) :

• utilisent des ressources communes présentes en quantité limitée,

• utilisent des ressources communes présentes en grande quantité, mais dont la recherche implique une nuisance entre les organismes.

Par ressource, on entend des ressources :

- **trophiques** (eau, aliments, éléments minéraux),

- **d'ordre spatial** (site de ponte ou de nidification, abris),

- **d'ordre reproductif** (partenaires sexuels).

On distingue compétition *intra-spécifique* (il y a alors compétition entre individus de la même espèce) et compétition *inter-spécifique* (compétition entre individus d'espèces différentes).

V.1.2. Les effets de la compétition

D'une manière ou d'une autre, la compétition aboutit le plus souvent à une diminution de la contribution des individus à la génération suivante. Ainsi, un animal qui ne peut trouver de partenaire sexuel pour cause de concurrence ne se reproduit pas. De même, la concurrence entre prédateurs pour une proie qui se fait rare diminue le nombre de portées et la chance de survie des jeunes.

On admet habituellement que l'intensité de cet effet dépend de la densité. Ainsi, quand la compétition devient trop forte (dépassement d'un certain seuil, la *capacité biotique*, notée *K*), il y a régulation de la densité (diminution du nombre des individus). Bien entendu, lorsqu'on est en dessous de ce seuil, il y a augmentation de la population.

Les effets de la surdensité sur la qualité et les performances des individus sont multiples. On peut noter :

• un affaiblissement physiologique,

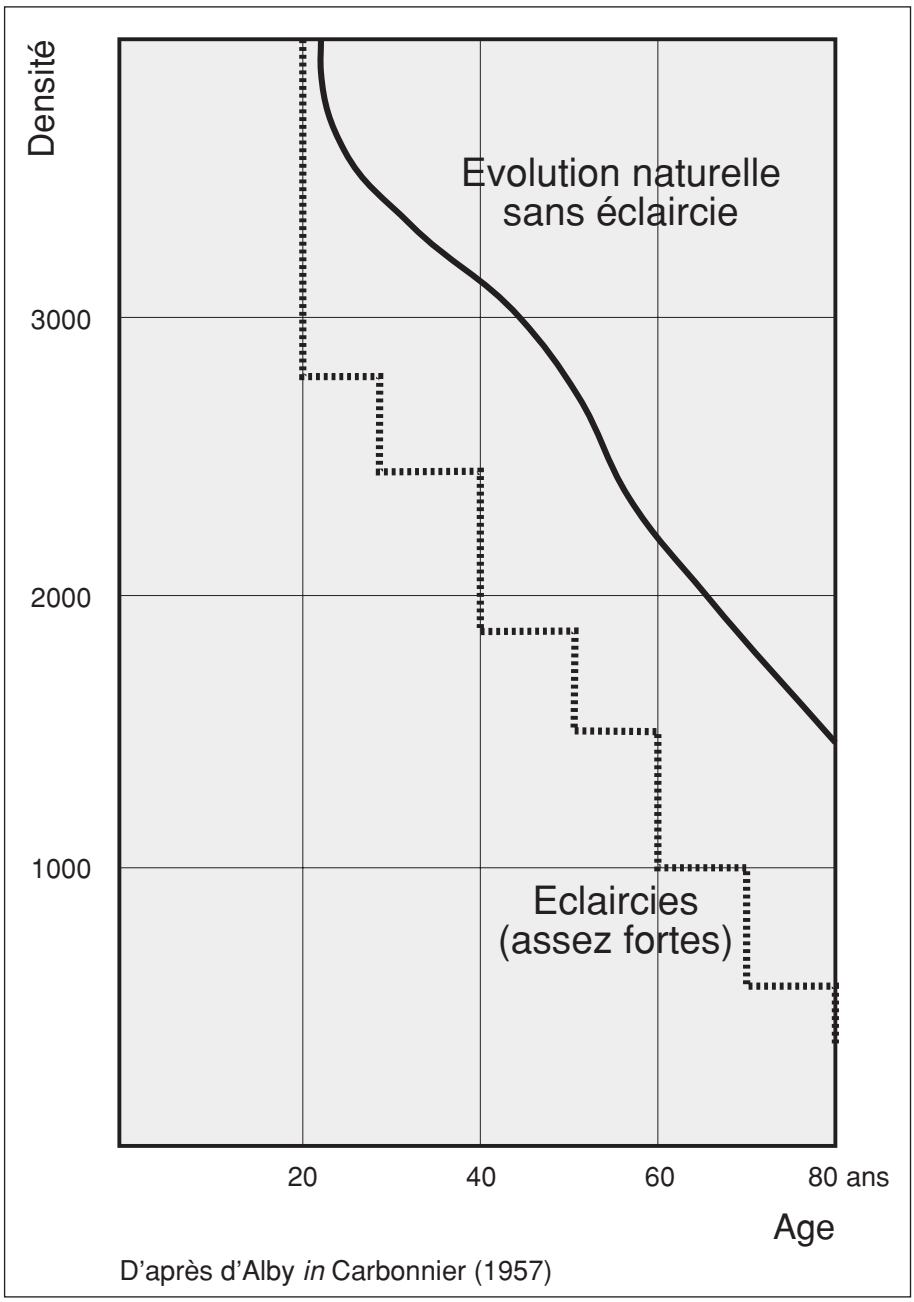
• un ralentissement de la croissance individuelle,

• une diminution de la longévité et de la fécondité,

• des modifications du comportement.

V.1.3. Exemple forestier de compétition intra-spécifique

On peut analyser l'évolution du nombre de tiges d'une plantation monospécifique d'Epicéa en fonction du temps. Cela donne les courbes présentées page suivante.

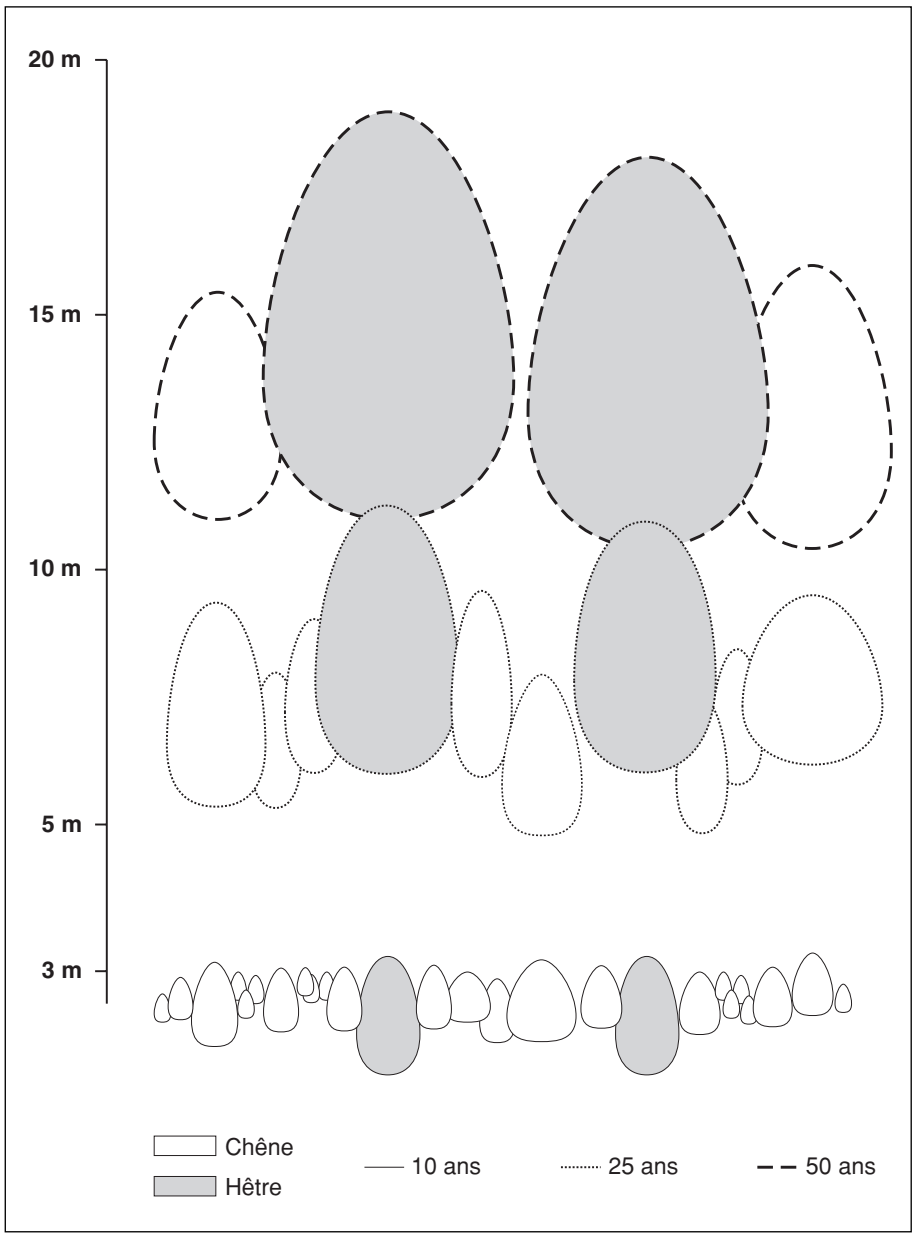


D'après d'Alby *in* Carbonnier (1957)

On constate que même en l'absence d'éclaircie, on a une diminution forte du nombre de tiges en fonction du temps. C'est là un effet de la compétition intra-spécifique. La *capacité biotique* du milieu évolue au cours du temps. En effet, les arbres étant de plus en plus grands, ils ont besoin d'un espace vital de plus en plus important (pour leur alimentation hydrique, minérale et pour la photosynthèse) et le nombre maximal que peut supporter une station donnée diminue.

V.1.4. Exemple forestier de compétion inter-spécifique

Les études synécologiques sont assez rares en forêt (tout du moins en ce qui concerne les essences forestières). Ainsi, la croissance des essences dans le jeune âge a été assez peu étudiée (JACOBÉE, 1993). On peut toutefois rassembler quelques constatations, comme le montre le schéma présenté page suivante (JENNY, 1995).



On peut ainsi remarquer que dans un peuplement régulier, le hêtre prend le dessus sur le chêne, en raison de sa vitesse de croissance supérieure. Cette sélection est d'autant plus rapide que la station est fertile, les différences de potentiels de croissance devenant plus importantes.

Cette constatation rejoint un principe connu en écologie sous le nom d'*exclusion compétitive*. En effet, si deux espèces écologiquement proches utilisent la même ressource dans un environnement stable, il y a disparition d'une des deux espèces. C'est donc la plus apte qui élimine l'autre et qui occupe à elle seule le milieu. La forêt n'étant pas un milieu stable dans le temps, ce principe peut parfois s'appliquer, mais n'est pas à généraliser. L'espèce dominée est rarement éliminée totalement. Il y a le plus souvent *partage* d'une façon ou d'une autre de l'espace et des ressources. La compétition ne se traduit pas le plus souvent par des disparitions d'espèces, mais par une structuration des peuplements.

V.2. La symbiose

V.2.1. Définition

On parle de *symbiose* (ou de mutualisme) quand il y a une association profitable entre deux espèces. On réserve généralement le terme de mutualisme aux associations qui ne sont pas obligatoires et celui de symbiose aux associations obligatoires. Dans le premier cas, les deux espèces peuvent vivre l'une sans l'autre, dans le second, c'est impossible.

V.2.2. Exemples forestiers de symbiose

V.2.2.1. Les relations symbiotiques lors de la reproduction des Angiospermes

Lors de la reproduction chez les Angiospermes, on peut avoir diverses formes de symbiose :

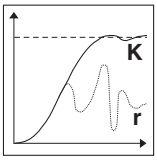
• La **pollinisation** est très souvent assurée par les insectes (dans 80 % des cas, FISCHESSER et DUPUIS-TATE, 1996). Il y a dans ce cas symbiose car la plante fournit des substances nutritives à l'insecte (nectar) et celui-ci allant de plante en plante transporte le pollen pour la plante. On a ainsi une pollinisation croisée très efficace. On constate même des phénomènes de co-évolution et de spécialisation de plantes et d'insectes (beaucoup d'insectes ne pollinisent qu'une espèce de plante dans une période de l'année donnée).

• La **dissémination** peut également résulter d'une symbiose. Le fruit permet la nourriture d'un animal qui en échange transporte la graine loin du pied-mère. Par exemple, les grives aident à la propagation de l'if et du gui en mangeant leurs baies. Les graines contenues sont protégées des sucs digestifs et rejetées dans les excréments. Elles peuvent ensuite germer.

V.2.2.2. Les associations mycorhiziennes

La plupart des arbres vivent en symbiose avec des champignons. Par exemple, le Mélèze s'associe au Bolet géant, l'Epicéa à l'Amanite tue-mouche, le Pin au Bolet jaune... Le résultat de cette association donne un organe complexe, résultant de l'association intime d'une racine *(-rhize)* et d'un champignon *(myco-)* réalisant une symbiose vraie (PIOU, 1989). Il peut y avoir seulement contact avec la création d'un manchon de mycélium autour des racines ou bien pénétration du champignon dans la racine.

L'arbre offre au champignon un support et des substances nutritives (sucres), le champignon facilite l'alimentation minérale et l'alimentation en eau. Les mycorhizes sont particulièrement efficaces et l'on cherche à favoriser leur développement, voire à les inoculer (en pépinière, par exemple).



V.2.2.3. Les essences fixatrices d'azote

Certaines essences ou plantes ont la faculté d'utiliser l'azote atmosphérique N_2 pour leur alimentation minérale, grâce à des bactéries symbiotes. Ainsi l'Aulne glutineux présente des nodosités au niveau racinaire dans lesquelles vivent des bactéries primitives (actinomycètes). Une aulnaie peut ainsi fixer 60 kg/ha/an d'azote d'où son comportement d'espèce améliorante. De même, les légumineuses hébergent dans des nodosités racinaires des bactéries du genre *Rhizobium*.

V.3. Le parasitisme

V.3.1. Définition

Les parasites vivent au moins une partie de leur vie aux dépens d'un organisme vivant (hôte). Toutefois leur présence ne signifie pas toujours la mort de l'hôte. En effet, un parasite peut infester un hôte et s'y développer sans qu'il y ait nécessairement mort de l'hôte.

Les parasites se caractérisent par une extrême *spécialisation* dans l'exploitation des ressources. Beaucoup d'espèces de parasites dépendent en effet d'une seule espèce-hôte, contrairement à la majorité des prédateurs et des herbivores non parasites qui apparaissent comme des consommateurs généralistes. La spécialisation n'implique pas seulement, lorsqu'elle est extrême, une dépendance totale du parasite vis-à-vis de l'hôte. Elle signifie aussi que l'espèce consommatrice a développé des *adaptations* morphologiques, biochimiques, physiologiques, éthologiques et démographiques qui interviennent de manière essentielle dans la dynamique et l'évolution de la relation parasite-hôte.

Un parasite se développe le plus souvent quand l'hôte est en état de faiblesse. Par exemple, les insectes « nuisibles » pour la forêt se développent à la suite de stress divers (tempêtes, sécheresse) ou bien lorsque les essences ne sont pas bien adaptées à la station (altitude, sol, pluviosité...). Cet état de faiblesse peut également résulter d'une surdensité de l'hôte (dépassement de la capacité biotique du milieu). La population renferme alors une proportion de plus en plus importante d'individus physiologiquement déficients.

V.3.2. Exemples forestiers de parasitisme (ABGRALL et SOUTRENON, 1991)

Des notions plus complètes seront données lors du MIL Pathologie forestière.

V.3.2.1. Maladie due à un champignon

V.3.2.1.1. Les particularités biologiques des champignons

Les champignons sont caractérisés par une grande diversité tant au niveau de leur mode de vie qu'à celui de leur mode de reproduction. Ils sont *hétérotrophes* car ils ne peuvent photosynthétiser. Ils se nourrissent

donc de matière organique vivante (parasitisme), déjà formée (morte) (saprophytisme) ou vivent en symbiose avec un autre être vivant.

Les champignons sont caractérisés par des spores, formes de dissémination qui sont transportés par le vent, l'eau ou les animaux. Ils peuvent aussi se propager par rhizomorphes (comme *Heterobasidion annosum*).

La lutte contre les champignons est souvent difficile car ils possèdent des formes de conservation. En effet, quand une partie de la plante hôte n'est pas disponible (bourgeon, feuille...), ils assurent leur pérennité sous forme :

• de mycelium dans les organes permanents de l'hôte,

• de saprophyte en vivant par exemple des feuilles mortes de la litière ou sur des branches mortes (ascomycètes),

• d'organes spéciaux résistants, sclérotes, rhizomorphes souterrains...

V.3.2.1.2. Les modes d'attaque des champignons

L'infection se fait généralement par le moyen d'un spore déposé sur un organe de l'hôte. Celui-ci donne un mycelium qui peut entrer soit par un orifice naturel (stomate, lenticelle), soit à l'aide d'enzymes qui détruisent la paroi de l'hôte, soit à la faveur de blessures. Une fois introduit dans la plante hôte, le mycelium se déplace en se nourrissant de cellules et produit des toxines qui provoquent des symptômes.

V.3.2.1.3. L'exemple de la maladie du rond *(Heterobasidion annosum* ou *Fomes annosus)*

• **Les essences concernées sont** (par ordre de sensibilité) :

L'Épicéa commun, l'Épicéa de Sitka, le Mélèze d'Europe, le Mélèze du Japon, le Douglas, le Pin weymouth, le Pin sylvestre, le Pin maritime, le Pin laricio, le Pin à crochets, le Sapin, le Cèdre, le Hêtre, l'Érable, le Bouleau, le Charme.

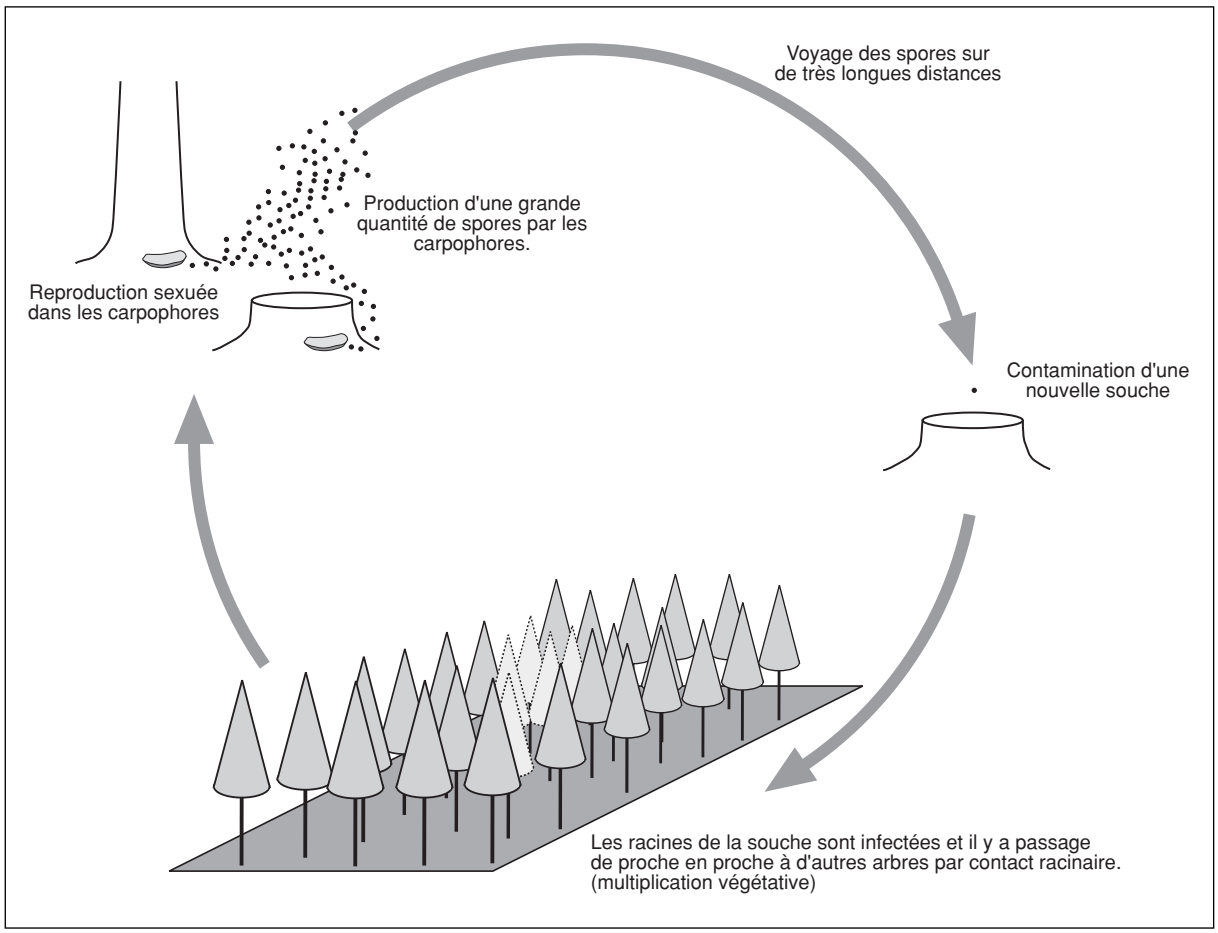
• **Particularités biologiques et écologiques**

La maladie du rond est due à un champignon : *Heterobasidion annosum* (anciennement *fomes annosus*). Celui-ci donne régulièrement des spores qui vont - transportées par le vent - infester les souches fraîches. Le mycelium peut également contaminer les arbres voisins par contact racinaire d'où le nom de maladie du rond.

• **Dégâts et éléments diagnostics**

- Sur pin (sauf Pin weymouth) : on assiste à un jaunissement des aiguilles et à un dépérissement progressif pouvant aller jusqu'à la mort de l'arbre.

- Sur Épicéa, Mélèze, Douglas, Sapin et Pin weymouth, l'attaque n'est pas mortelle. Le champignon se localise dans le cœur du bois où il provoque une pourriture rouge qui s'étend en diamètre et en hauteur parfois jusqu'à 5 ou 6 mètres.



• **Méthodes de lutte**

- Moyens mécaniques

Eviter la transmission par contact racinaire en creusant des fossés de 60 à 80 cm de profondeur tout autour de la tâche parasitée.

Lors d'une régénération artificielle, le dessouchage permet de réduire fortement les attaques ultérieures.

- Traitement chimique

En badigeonnant les souches fraîches avec une solution d'urée à 200 g/l à laquelle on adjoint un colorant, on favorise un champignon antagoniste et on empêche ainsi la contamination par le fomes.

• On retrouve dans la maladie du rond certaines **caractéristiques des parasites** :

- il y a *spécialisation* de ce parasite sur les essences forestières (bien que l'on trouve des parasites beaucoup plus sélectifs en forêt),

- on a *production d'une grande quantité de spores* pour assurer la survie du parasite,

- on a des *phases de multiplication végétative* importantes.

V.3.2.2. Maladie due à un insecte

V.3.2.2.1. Les particularités biologiques des insectes

Le développement des insectes est particulier car ils subissent des métamorphoses et passent par les stades œuf, larve, nymphe et adulte.

• On parle de **métamorphose complète** lorsque la larve est différente de l'adulte au niveau de son mode de vie et de ses pièces buccales. On a en général 5 ou 6 stades séparés par des mues et un stade immobile avant la dernière transformation donnant l'adulte.

• On parle de **métamorphose incomplète** lorsque la larve et l'adulte ont le même mode de vie et les mêmes pièces buccales. Le dernier stade larvaire est caractérisé par l'apparition des ailes sous la forme d'ébauches dorsales.

Les insectes sont caractérisés par leur grande diversité et la grande variabilité de leurs modes de vie et de leurs comportements. Les insectes sont également particuliers au niveau de leur cycle évolutif. Ils peuvent parfois se multiplier sans fécondation (parthénogenèse). La durée de leur cycle dépend de l'espèce et peut aller de quelques jours à plusieurs années. On peut trouver des pauses dans leur cycle régulées parfois par des facteurs climatiques (hivernation ou estivation).

V.3.2.2.2. Les modes d'attaque des insectes

• Les insectes à **pièces buccales broyeuses** peuvent être :

- des défoliateurs (chenilles de lépidoptères),

- des ravageurs de méristèmes (ils déforment les jeunes rameaux),

- des sous-corticoles (leurs pièces buccales servent à créer des galeries entre l'aubier et l'écorce [scolytes]),

- des xylophages (ils se nourrissent de bois et creusent à l'intérieur des arbres [saperde]).

• Les insectes à **pièces buccales piqueuses/suceuses** ont un mode d'action différent : ils sucent la sève (ils puisent la sève à l'aide de trompes guidées par des stylets qui servent à piquer), et peuvent de plus injecter des toxines (cochenille) entraînant la mort de l'arbre.

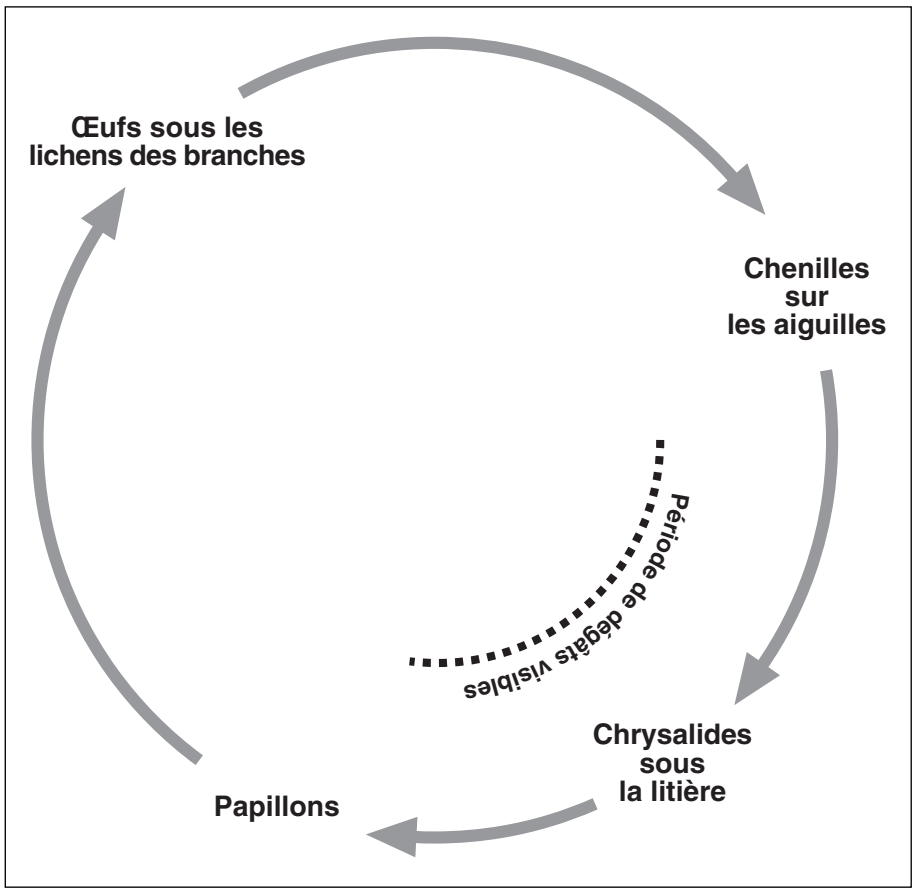
V.3.2.2.3. L'exemple de la tordeuse du Mélèze (*Zeiraphera diniana,* Gn.)

• Les essences concernées

La tordeuse grise est présente dans tout l'arc alpin. Elle s'attaque aux conifères, avec par ordre de préférence le Mélèze (tordeuse « forme mélèze »), puis le Pin cembro, le Pin sylvestre et occasionnellement le Pin à crochets (tordeuse « forme arolle »).

• Particularités biologiques et écologiques

Le cycle de développement de la tordeuse du Mélèze est présenté page suivante.



Le rythme des pullulations de la tordeuse du Mélèze est très marqué avec des périodes de culmination tous les 8 à 10 ans durant 2 à 3 ans. Les pullulations dépendent de facteurs climatiques, des prédateurs de cette espèce et surtout des variations physiologiques chez les arbres défeuillés modifiant la qualité alimentaire des aiguilles. Ainsi, les arbres fortement défeuillés ont des feuilles de moins bonne valeur nutritive et les populations de tordeuses régressent.

• Dégâts et éléments diagnostics

Les dégâts sont dus aux larves (chenilles) qui dévorent les aiguilles par la base après les avoir réunies au moyen de fils de soie. Ces défoliations induisent une chute de production ainsi qu'une réduction importante de la production des graines.

• Méthodes de lutte

Les périodes de gradation étant cycliques, on peut anticiper et augmenter la surveillance lorsque s'approchent les périodes à risque. On peut lutter de manière biologique à l'aide de *Bacillus thuringiensis*.

V.4. La prédation

V.4.1. Définition

On appelle prédateur tout organisme libre qui se nourrit aux dépens d'un autre (DAJOZ, 1996). Cette définition permet de considérer les animaux herbivores comme des prédateurs de végétaux. Elle élimine éga-

lement les parasites qui vivent au moins une partie de leur vie aux dépens d'un hôte (que ce soit en surface ou à l'intérieur de l'hôte) et ne sont donc pas libres.

V.4.2. Le cas particulier des herbivores

Les relations entre les Suidés et Cervidés et la végétation forestière seront traitées dans le MIL Cynégétique.

V.4.2.1. Comment est caractérisée la relation végétation/herbivore

La relation herbivore-plante de par les particularités de la proie est une relation de prédation particulière. En général, on constate que les *herbivores n'ont pas d'effet limitant* sur les populations végétales. En effet, dans les cas qui ont été étudiés, la consommation annuelle des herbivores dépasse rarement 15 % de la production primaire nette.

V.4.2.2. Les végétaux : une nourriture particulière

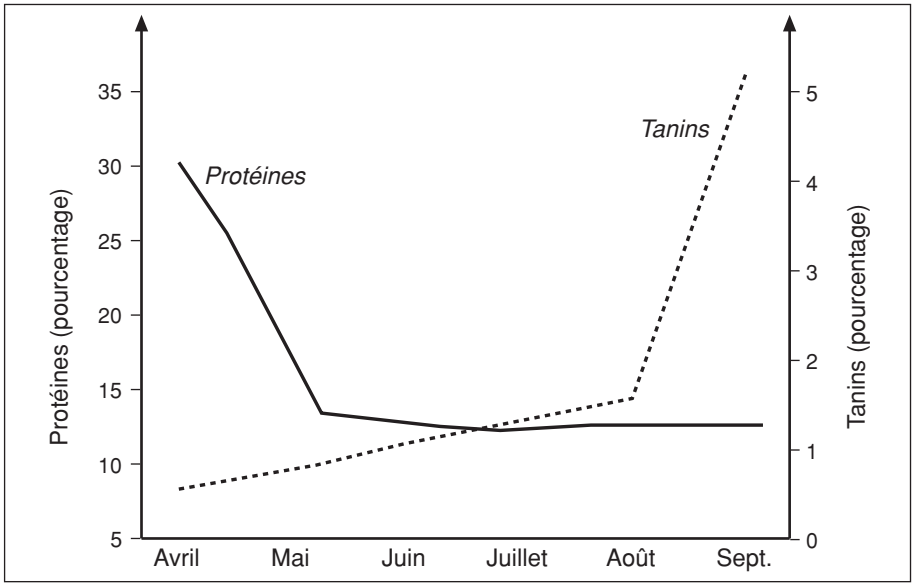
La valeur énergétique des végétaux est le plus souvent inférieure à celle des animaux. De plus, ils constituent des aliments pauvres en azote et particulièrement en certains acides aminés indispensables (les taux varient toutefois en fonction de la saison). Ainsi, bon nombre d'herbivores passent une bonne partie de leur temps à se nourrir...

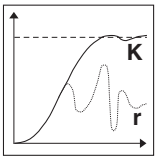
D'autre part, un grand nombre de plantes renferme des substances secondaires qui peuvent :

• être **toxiques** pour les animaux (alcaloïdes, glucosinates...),

• constituer avec d'autres substances organiques des complexes ayant pour effet de **réduire la digestibilité** de la plante pour l'organisme qui la consomme (tanins).

La courbe suivante (BARBAULT, 1990) montre pour le chêne pédonculé la variation des protéines et des tanins au cours de la saison. On constate que le taux de protéines est meilleur en début de saison et que le





taux de tanins est également le plus faible à ce moment là : c'est donc en début de saison que les herbivores trouveront la meilleure valeur nutritive.

Les végétaux représentent une importante réserve de nourriture. Toutefois, en raison de leur peu de valeur nutritive et des "barrières" (toxicité, faible digestibilité) qu'ils produisent, ils posent à leurs consommateurs de nombreux problèmes.

VI. Cycles et flux de matière dans les écosystèmes forestiers

VI.1. Les chaînes alimentaires et les réseaux trophiques

VI.1.1. La notion de chaîne alimentaire

VI.1.1.1. Définition et exemples

Une chaîne alimentaire est une suite d'êtres vivants dans laquelle le suivant mange le précédent. On peut avoir des chaînes alimentaires simples ou compliquées. On peut par exemple citer les deux chaînes suivantes :

• herbe, lapin, renard,

• pin sylvestre, puceron, coccinelle, araignée, oiseau insectivore, rapace.

VI.1.1.2. Les types de chaînes alimentaires

On différencie les chaînes alimentaires selon leur point de départ et la taille corporelle des différents êtres vivants qu'elles contiennent. Ainsi, on a :

• des chaînes alimentaires qui partent des végétaux, dans lesquelles on a de moins en moins d'individus, mais de plus en plus gros au fur et à mesure que l'on s'éloigne des végétaux,

• des chaînes alimentaires qui partent de la matière organique morte (rôle de décomposition),

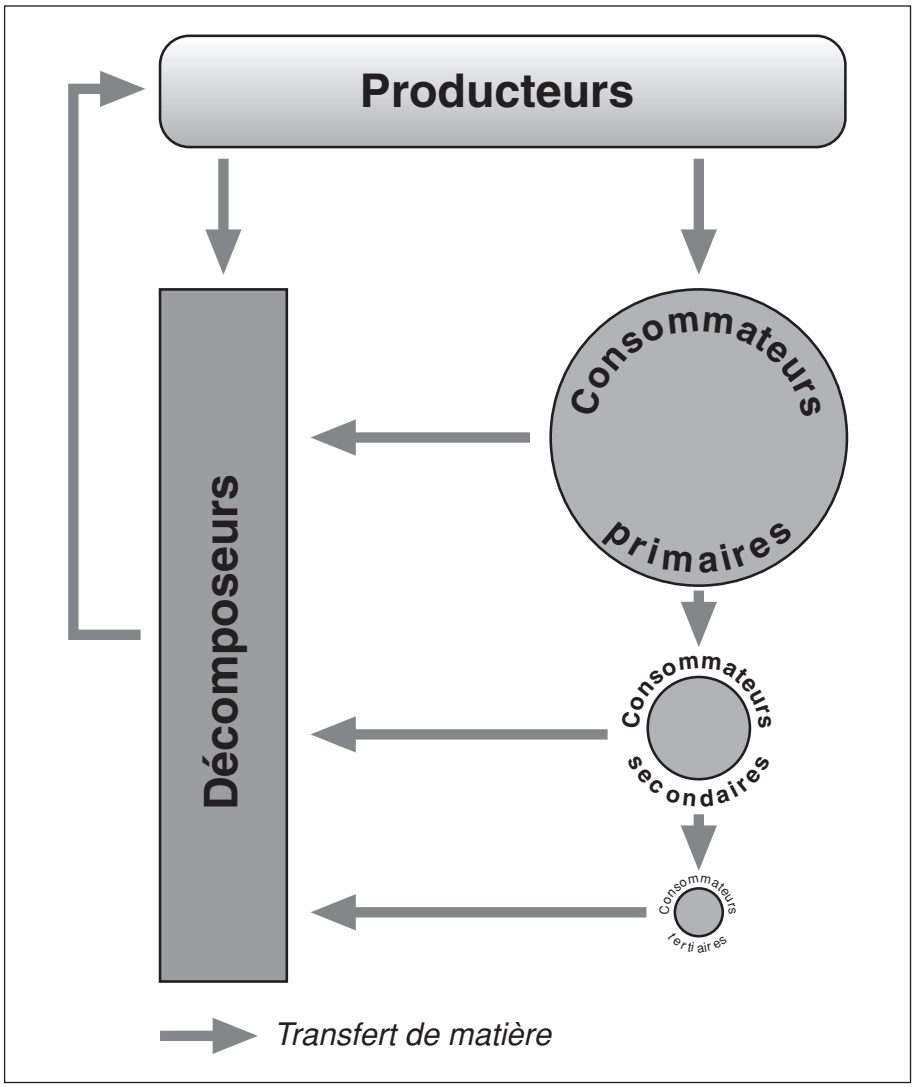
• des chaînes alimentaires qui partent d'organismes de grande taille et vont vers des organismes petits, voire minuscules (chaînes de parasites).

VI.1.2. Producteurs et consommateurs

D'après ce qui précède, on constate qu'il faut un point de départ pour chaque chaîne alimentaire. Seule la chaîne alimentaire qui utilise les végétaux permet de partir de rien. Les végétaux ont donc un rôle particulier dans les écosystèmes car ils sont *autotrophes*. C'est pour cela qu'on les appelle des **producteurs**. Les animaux et les champignons étant eux *hétérotrophes*, on les appelle des **consommateurs**.

VI.1.3. La notion de réseau trophique

Dans un écosystème, on trouve de très nombreuses chaînes alimentaires qui forment un réseau trophique. Ce réseau est agencé de la manière suivante :

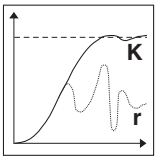


Ainsi dans les écosystèmes, et en particulier dans les écosystèmes forestiers, on a des flux de matière organique et de matière minérale (ainsi que des flux d'énergie). Ce sont les flux de matière organique et minérale qui vont être étudiés par la suite.

VI.2. Les cycles biogéochimiques

VI.2.1. Définition des cycles biogéochimiques

Les chaînes alimentaires prouvent qu'il existe des flux de matière organique et de matière minérale au niveau des écosystèmes. On donne le nom de *cycle biogéochimique* aux cycles qu'empruntent les éléments nécessaires à la vie (eau, carbone, azote, phosphore...). Ce nom provient du fait que les éléments se retrouvent tour à tour dans l'atmosphère, la lithosphère et la biosphère. On a la notion de cycle car contrairement à l'énergie, il n'y a pas de pertes et un élément ne peut qu'être recyclé.

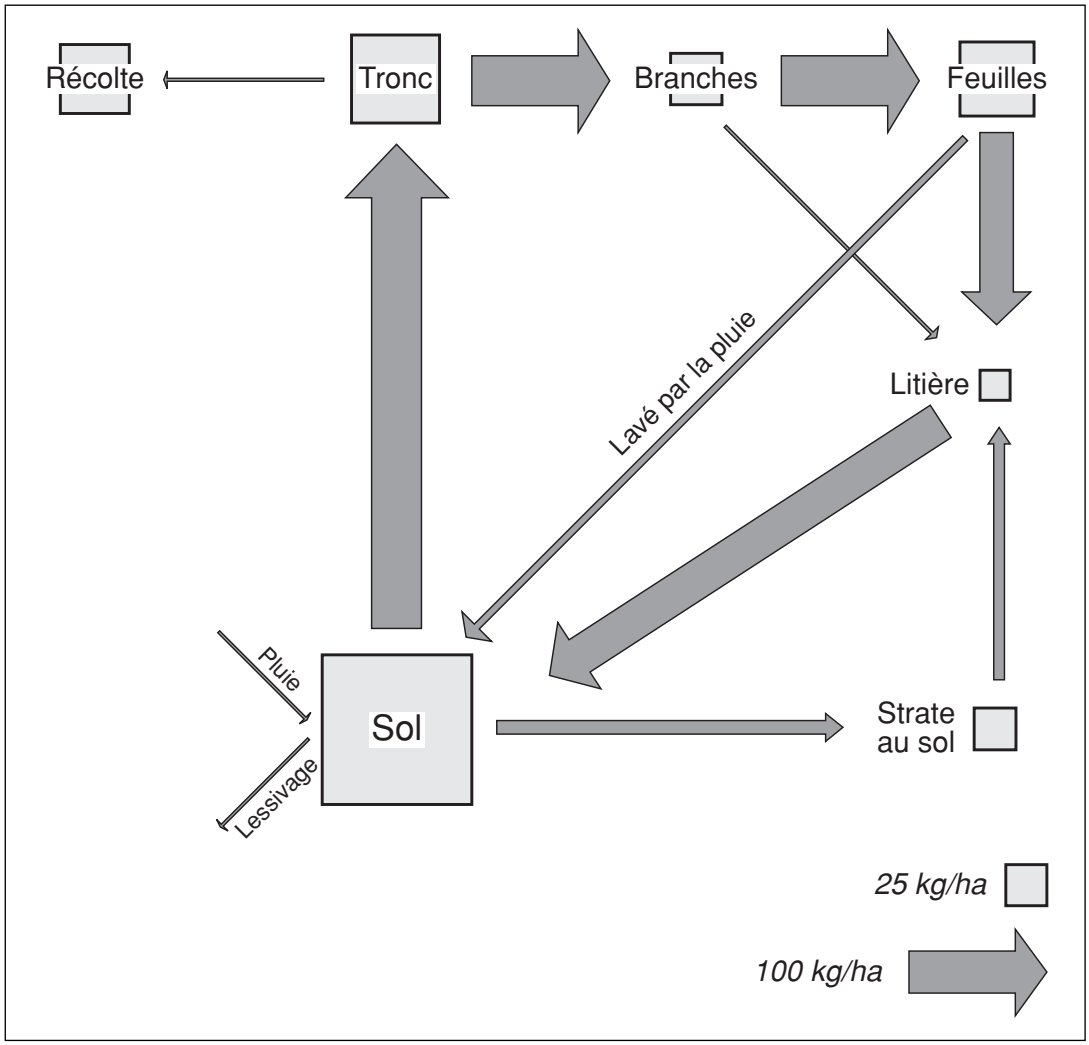


Ces cycles sont assez complexes. On pourra les consulter dans différents ouvrages (BARBAULT, 1990 ; DAJOZ, 1996 ; FISCHESSER et DUPUIS-TATE , 1996...).

VI.2.2. Les cycles biogéochimiques en forêt

VI.2.2.1. Exemple du cycle du potassium dans un peuplement forestier

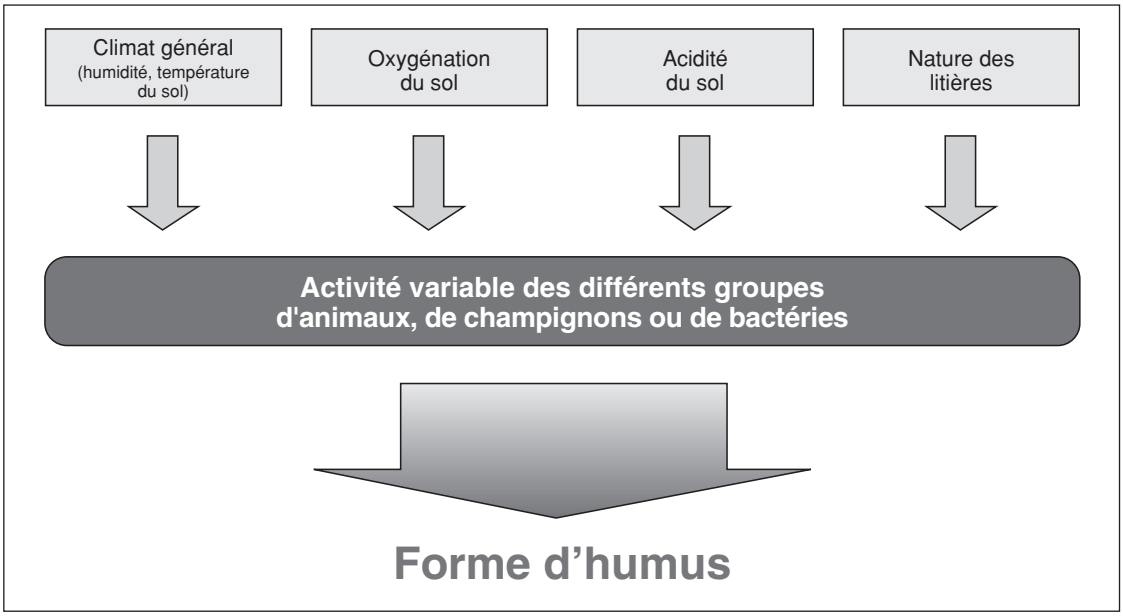
Le schéma suivant présente la distribution et les flux de potassium (K) dans une chênaie pédonculée âgée de 47 ans (DUVIGNEAUD, 1984). On constate que le potassium peut se trouver dans de nombreux compartiments, aussi bien dans les êtres vivants que dans le sol ou la litière. Chaque peuplement est un cas particulier.



VI.2.2.2. L'importance des humus forestiers

L'humus est particulièrement important dans les cycles biogéochimiques. En effet, il peut être le siège d'une minéralisation importante. La forme d'humus traduit la plus ou moins grande vitesse de minéralisation de la matière organique. Par exemple, un humus épais *(mor)* est synonyme d'une minéralisation lente. Un humus peu épais *(mull)* traduit lui une bonne décomposition.

La forme d'humus dépend de nombreux paramètres. Les principaux sont représentés par le schéma suivant (Jabiol *et al.*, 1995) :



L'intervention d'autres facteurs est plus complexe car ils ont une action indirecte. Par exemple, la lumière influe à la fois sur le pédoclimat et sur la végétation au sol ; la texture, la porosité et la compacité du sol interviennent également. Ainsi, la forme d'humus observée en un endroit donné traduit l'ensemble des facteurs du milieu pouvant intervenir sur l'activité biologique (Jabiol *et al.*, 1995).

VI.3. La productivité des écosystèmes forestiers

VI.3.1. Qu'est-ce que la productivité ?

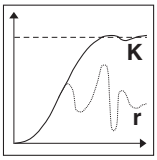
VI.3.1.1. Les notions de production et de productivité

VI.3.1.1.1. Définitions : production et productivité

Dans une chaîne alimentaire, les producteurs peuvent, en utilisant l'énergie fournie par la lumière (plantes vertes) ou par des réactions chimiques (micro-organismes), élaborer de la matière organique à partir de la matière minérale. Ils jouent donc un rôle fondamental dans l'écosystème.

On définit donc comme *production primaire* la matière organique fabriquée par les producteurs d'un écosystème. Cette production est le plus souvent mesurée en tonnes de biomasse (on parle généralement de poids de matière sèche).

La *productivité* correspond à une *production ramenée à une unité de temps*. On parle généralement de productivité en tonnes/ha/an. Les productivités, ramenées à l'hectare, permettent de comparer les « performances » respectives des écosystèmes.



VI.3.1.1.2. Les différents niveaux de production et de productivité

La *production primaire brute* (PPB) est la quantité totale de biomasse fabriquée par les producteurs. On peut la calculer à l'aide de différents modèles qui tiennent compte de l'activité photosynthétique.

La *production primaire nette* (PPN) correspond à la différence entre la quantité totale de biomasse produite et la quantité de matière détruite par les producteurs pour leur métabolisme (respiration, fermentation...). Par exemple, une plante grâce à la photosynthèse fabrique des corps organiques (PPB), mais une partie de ces corps organiques est utilisée pour la respiration. C'est ce qui reste une fois les besoins respiratoires assouvis qui constitue la PPN.

Tout comme pour les producteurs, on peut définir pour les consommateurs primaires une production et une productivité qu'on nomme secondaires. Ces productions et productivités secondaires sont beaucoup plus faibles que les primaires. Il y a en effet perte très importante de matière et d'énergie d'un niveau trophique à un autre.

VI.3.1.2. Quelle productivité étudier en forêt ?

On peut définir différents niveaux de production et de productivité en forêt (OZENDA, 1982). On peut par exemple s'intéresser à :

• la quantité totale de matière végétale, par hectare et par an, résultant de l'activité photosynthétique (PPB),

• la différence entre cette dernière et la quantité de matière détruite par les phénomènes de respiration et de fermentation (PPN),

• la différence entre la production primaire nette et la quantité de matière tombant au sol (feuilles, branches, fruits...) ou détruite par les animaux phytophages : il s'agit de l'accroissement du matériel ligneux (tiges et racines),

• l'accroissement ligneux exploitable, ne comprenant que les troncs et les branches de gros diamètre (par exemple à la découpe 7 cm).

En général, l'écologue s'intéresse à la seconde ou à la troisième possibilité et exprime la productivité en tonnes de matière sèche/ha/an. Le forestier utilise la quatrième possibilité et exprime la productivité forestière en m^3/ha/an.

VI.3.2. Exemple d'étude de la productivité d'un écosystème forestier

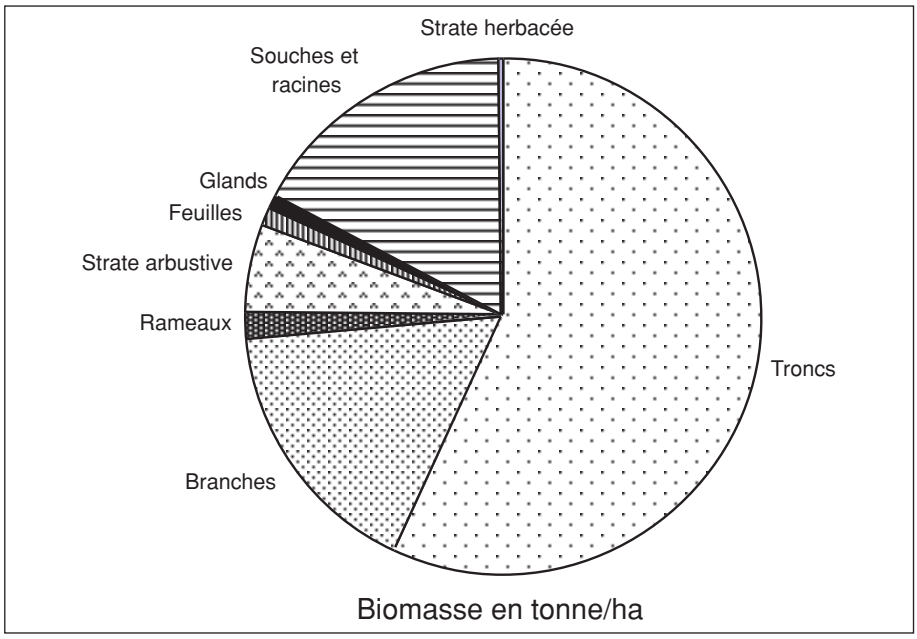
VI.3.2.1. Présentation du peuplement étudié

Divers auteurs (DUVIGNEAUD, 1972 *in* DAJOZ, 1996) se sont intéressés à la productivité des écosystèmes forestiers. Des mesures ont notamment été faites sur une Chênaie à Noisetier en Belgique. Les caractéristiques de ce peuplement sont les suivantes :

• Age moyen : 117 ans,

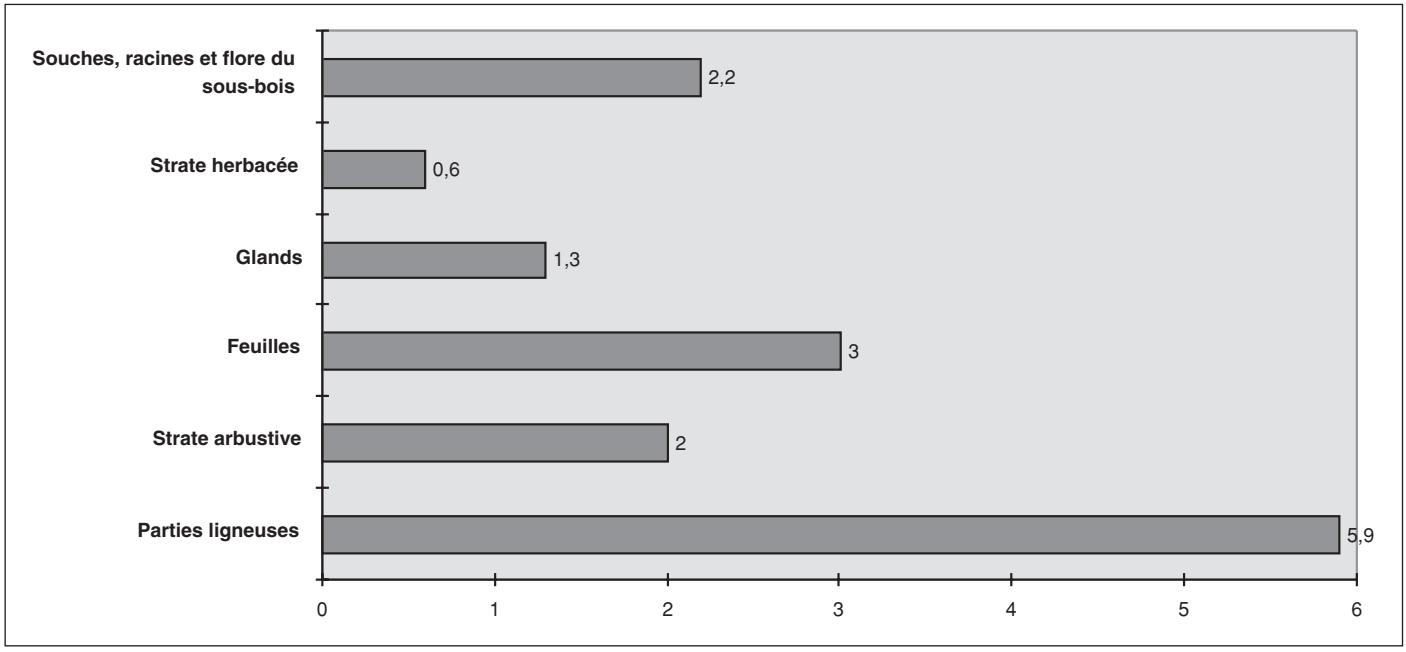
- Densité : 163 tiges/ha,
- Hauteur : 24 m,
- G : 24 m²/ha,
- Volume des troncs : 300 m³/ha.

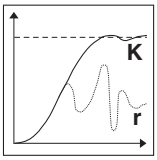
La biomasse totale de ce peuplement représente 316 tonnes/ha. Elle se répartit comme suit :



VI.3.2.2. Les résultats obtenus

La productivité totale de cet écosystème forestier est de 15 tonnes/ha/an. Elle correspond à 12,8 tonnes/ha/an pour les parties aériennes et à 2,2 tonnes/ha/an pour les parties souterraines. Le graphique suivant permet de visualiser les résultats pour diverses parties de végétaux.





De telles études sont particulièrement lourdes à conduire et sont donc assez peu nombreuses.

VI.3.3. Les relations station/production

VI.3.3.1. Principe

Le forestier ne s'intéresse pas à la biomasse, mais au volume produit. En effet, la biomasse est difficile à appréhender et le volume sert aux prévisions de récolte (aménagement) et aux transactions commerciales.

La productivité d'un écosystème forestier dépend :

• du climat général dans lequel on se trouve (les forêts équatoriales n'ont pas la même production que les forêts boréales !),

• des essences en place (des résineux produisent plus de volume en plaine que les feuillus),

• des stations forestières (potentialités hydriques et minérales du sol, mésoclimat et microclimat),

• de l'âge pour les peuplements réguliers (bien qu'à l'échelle d'une série équilibrée, l'accroissement varie très peu).

Outre ces facteurs, des modifications de l'environnement dues à l'Homme pourraient faire varier la production des forêts. Par exemple, l'élévation du taux de CO_2 (MORTIER, 1995) ou bien la pollution par les nitrates...

Les éléments dont dépend la production étant définis, on peut s'intéresser à la comparaison de la croissance des essences forestières sur différentes stations : c'est là le domaine d'étude des relations station/production. Ainsi, l'objectif est d'arriver à dire : le Pin sylvestre produit 5 m^3/ha/an sur station A, 7 m^3/ha/an sur station B...

VI.3.3.2. Les méthodes utilisées

Une méthode simplifiée et rapide est fournie en annexe (DOUSSOT et GRANDJEAN, 1988). Elle permet de classer assez facilement les stations selon leur fertilité sur une région naturelle donnée, mais ne donne pas avec exactitude les valeurs des productions. Les autres méthodes permettant de donner les relations entre stations et production sont plus lourdes (analyse de tiges...).

VI.3.3.3. Les limites de ce genre d'étude

Les études des relations station/production sont assez peu nombreuses et décevantes (DUMÉ, 1995). En effet, ces études sont impossibles à conduire sur des peuplements irréguliers et régularisés qui sont très représentés en France. Elles ne peuvent concerner que des peuplements réguliers (voire les vrais taillis-sous-futaie) et un nombre restreint d'essences. De plus, ces études ne sont pas très intéressantes pour les feuillus, essences pour lesquelles c'est plutôt la qualité que la quantité qui forme les prix (DUMÉ, 1995).

Conclusion

L'enseignement forestier attache de plus en plus d'importance à l'écologie. C'est une nécessité car de nombreuses pratiques sylvicoles découlent de l'écologie (par exemple l'étude des stations, la cynégétique, la pathologie forestière). De plus le forestier doit avoir de nos jours une culture générale en écologie afin d'être à même de comprendre les autres partenaires de la gestion des milieux naturels. Autrement dit, le forestier ne doit plus seulement s'intéresser aux applications productivistes de l'écologie, mais à sa globalité pour revendiquer le titre de gestionnaire d'espaces naturels.

Bibliographie

ABGRALL J.-F., SOUTRENON A. 1991 – La forêt et ses ennemis, CEMAGREF-Lavoisier (Tec & Doc), 3ème édition, 399 p.

BARBAULT R. 1990 – Ecologie générale, Structure et fonctionnement de la biosphère, Paris, Masson, 2nde édition, 269 p.

BLONDEL J. 1995 – Biogéographie, Approche écologique et évolutive, Paris, Masson, 297 p.

CARBIENER D. 1995 – Les arbres qui cachent la forêt. La gestion forestière à l'épreuve de l'écologie, Aix-en-Provence, Edisud, 243 p.

CEMAGREF 1991 – Amélioration des essences forestières, Les Barres, classeur de fiches présentant les régions de provenance, 21 fiches.

DAJOZ R. 1974 – Dynamique des populations, Paris, Masson, 301 p.

DAJOZ R. 1996 – Précis d'écologie, Paris, Dunod, 6ème édition, 551 p.

DELPECH *et al.* 1985 – Typologie des stations forestières, Vocabulaire, Paris, IDF, 243 p.

DOUSSOT R., GRANDJEAN G. 1988 – Méthode d'appréciation de la productivité des stations forestières applicable aux taillis avec réserves et aux futaies régulières adultes, Cours ENITEF, Les Barres, 13 p.

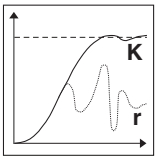
DOUSSOT R. 1991 – Nouvelle sylviculture : du rationalisme à la synécologie, La lettre de pro silva France, numéro 1, avril 1991, pp. 3-4.

DUMÉ G. 1995 – 100 ans de cinéma,... mais à peine 20 ans de typologie des stations forestières, Forêt-entreprise, n°102-1995/2, pp. 25-29.

DUVIGNEAUD P. 1984 – L'écosystème forêt, Nancy, ENGREF, 160 p.

FISCHESSER B., DUPUIS-TATE M.-F. 1996 – Le guide illustré de l'écologie, Editions de la Martinière, CEMAGREF éditions, 319 p.

FRONTIER S., PICHOD-VIALE D. 1993 – Ecosystèmes, Structure-fonctionnement-évolution, Paris, Masson, 2nde édition, 2ème tirage, 447 p.



GUINOCHET M. 1973 – Phytosociologie, Masson, 227 p. + carte.

JABIOL *et al.*, 1995 – L'humus sous toutes ses formes, Nancy, ENGREF, 63 p.

JACOBÉE F. 1993 – Contribution à la connaissance de la croissance différentielle de quelques essences feuillues dans le jeune âge, FIF-ENGREF, Nancy, Mémoire de troisième année, 215 p. et annexes.

JENNY B. 1995 – Gestion de la qualité et de la dynamique de croissance des jeunes peuplements de chêne et de hêtre, FIF-ENGREF, Nancy, Mémoire de troisième année, 103 p. et annexes.

KREMER A. 1989 – Cours de génétique forestière, Les Barres, Document interne ENITEF, 40 p.

LACOSTE A., SALANON R. 1969 – Eléments de biogéographie et d'écologie, Paris, Fernand Nathan, 189 p.

LUCOT E., GAIFFE M. 1994 – Cartographie de massifs forestiers témoins sur substrats calcaires du Nord-Est de la France, Intégration de l'indice de pierrosité dans la caractérisation des sols, Université de Franche-Comté, Laboratoire de pédologie, 12 p. et annexes.

MONCHAUX P. 1994 – Reboiser avec des variétés de clones d'Epicéa commun : pourquoi pas ?, Informations-Forêt, n°2-1994, pp. 117-126.

MORTIER F. 1995 – Le CO_2 et la forêt, Bulletin technique de l'ONF, n°29 (numéro spécial), 159 p.

ONF 1993a – Prise en compte de la diversité biologique dans l'aménagement et la gestion forestière - Instruction, document ONF, 18 p.

ONF 1993b – Prise en compte de la diversité biologique dans l'aménagement et la gestion forestière - Guide, document ONF, 32 p.

OZENDA P. 1982 – Les végétaux dans la biosphère, Paris, Douin, 431 p. (épuisé).

PIOU D. 1989 – Cours sur les mycorhizes, Les Barres, Document interne ENITEF, 12 p. et annexes.

RAMEAU J-C. *et al.* 1989 – Flore Forestière Française, Tome 1 : plaines et collines, Paris, IDF, 1785 p.

RAMEAU J-C. *et al.* 1993 - Flore Forestière Française, Tome 2 : montagnes, Paris, IDF, 2421 p.

RAMEAU J-C., OLIVIER L. 1991 – La biodiversité forestière et sa préservation. Intérêt patrimonial de la flore, de la végétation et des paysages forestiers, Revue Forestière Française, XLIII, numéro spécial 1991, pp. 19-27.

SCHNITZLER A. 1990 – Le problème de la dénaturation des forêts rhénanes, Bulletin de l'EUFORBE, numéro 0, novembre 1990, pp. 13-15.

Divers catalogues de stations.