En europe, la forêt primaire

Septembre 1996 Par Annik Schnitzler-Lenoble

L'Ancien Continent a conservé des lambeaux de son immense forêt primitive. On peut y étudier un fonctionnement sylvigénétique équilibré et durable. D'études récentes émerge le constat que les perturbations climatiques n'y sont pas une catastrophe, mais un ressort essentiel de la dynamique forestière. Les surfaces de forêt primaire sont cependant infimes en Europe : leur rôle de réservoir de biodiversité, leur intérêt scientifique et leur utilité pédagogique plaident pour un accroissement significatif de leurs superficies.

En Europe, l'écrasante majorité des forêts a été façonnée par la sylviculture, et il n'y subsiste que des vestiges de forêts primaires. Les plus importantes se trouvent en Scandinavie, totalisant des surfaces de plus de 100 000 hectares (99 000 ha à Uhro Kekknen en Finlande). En Europe centrale, la forêt marécageuse à aulnes, épicéas, bouleaux et pins en vallée alluviale de la Berezina en Biélorussie couvre 20 000 ha et celle de Bialowieza à l'est de la Pologne intègre 2 800 ha de réserve intégrale strictement protégée dans une forêt exploitée de 1 250 km2. Mais ces forêts restent livrées à la chasse, pratiquée parfois trop intensément, comme en Biélorussie. En Slovaquie, 74 sites totalisent 26 686 ha dont seulement quatre sites dépassent 1 000 ha. La réserve intégrale du Parc national de Bavière (6 400 ha exempts de toute intervention humaine depuis 1986) ne peut être considérée comme primaire car l'arrêt de l'exploitation y est trop récent. De plus, elle souffre des pluies acides et d'un manque de grands animaux. Elle n'en constitue pas moins une forêt en voie de renaturation remarquable par sa superficie en movenne Europe. Dans l'ex-Yougoslavie, à Ragusa, à l'ouest de Dubrovnik, subsiste peut-être une yeuseraie (forêt de chênes verts, *Quercus Ilex*) remarquablement conservée sur 1 171 ha. Dans cette contrée subsiste peut-être une très belle hêtraie-sapinière primaire couvrant 786 ha, où vivent des ours et des loups. De telles surfaces sont cependant rares. La plupart des forêts dites anciennes ne couvrent que 20 à 300 ha, ce qui ne leur permet pas d'accomplir toutes leurs potentialités. En France, dont près de 15 millions d'hectares sont boisés, le total des réserves intégrales, toutes de trop petite taille, ne dépasse pas 1 000 ha. La plus grande, la réserve du Ventron (300 ha), se situe dans les Hautes Vosges.

D'autres forêts, dites subnaturelles, évoluent vers un stade dit *« naturel»* à partir d'anciennes prairies, ou par abandon total de la sylviculture. Pour acquérir un aspect proche de la naturalité, il faut probablement près de deux siècles, selon le climat, l'état initial, la surface forestière, la présence de semenciers et les potentialités du sol. Mais de telles forêts peuvent se développer en moins d'un siècle. Un bel exemple est la forêt de Coetquidan, située dans le Morbihan en Bretagne. Cette forêt s'est développée spontanément à partir de cultures abandonnées après l'expropriation des habitants en 1912 par l'armée. La recolonisation de près de 2 000 ha a été spec- taculaire sur ces terres fertiles.

La variété paysagère des forêts primaires européennes dépend tout d'abord de la richesse des paramètres écologiques : les dénivelés du sol, sa granulométrie, sa teneur en éléments minéraux et en eau, influent sur la composition spécifique et la structure des communautés végétales.

Les forêts primaires présentent aussi des variations de structure forestière, c'est-à-dire de la position des éléments qui composent la forêt : arbres et arbustes de toutes tailles et de tous âges, lianes, herbacées. A l'horizontale, l'hétérogénéité découle de la succession des faciès de plantes agencées en petites mosaïques. A la verticale, les strates se multiplient du sol vers la voûte selon les tailles des

arbres, déterminées par leurs potentialités génétiques par leur âge(1) et leur compétition intraspécifique.

Dans une forêt non exploitée par l'homme, forces de construction (jeunesse et maturité) et forces de décomposition (sénescence et mort) se distribuent de façon équilibrée dans l'espace(2). Elles assurent la pérennité du système forestier. Une forêt primaire ne meurt donc pas, sauf dans les cas de modifications climatiques extrêmes.

La phase de jeunesse se traduit par la régénération constituée de semis et de jeunes arbres. Ce qu'on appelle la phase de maturité se caractérise par un mélange d'individus de diverses essences, en pleine croissance et n'ayant pas tous atteint leur hauteur maximale, et d'individus plus âgés, ayant atteint leur hauteur maximale et s'investissant dans l'élargissement de leurs troncs.

Dans la phase de sénescence, tous les arbres ont atteint leur hauteur maximale. Cette phase se compose d'arbres en pleine maturité, c'est-à-dire augmentant leur diamètre, et d'arbres sénescents souvent malades, à tronc creux ou encore cassés. Mais un arbre malade peut survivre plusieurs décennies, même cassé, même déraciné, même à moitié suspendu sur d'autres troncs. Les hêtres des Carpates (Fagus sylvatica) et les sapins blancs (Abies alba) atteignent 350 ans ; les pins de Finlande arctique (Pinus sylvestris) 400 ans.

Dans la phase de mort, la plupart des arbres meurent à la suite d'attaques du coeur ou des racines par des insectes ou des champignons. Ils peuvent mourir debout, avec perte progressive de l'écorce et des branches qui jonchent le sol ou restent accrochées aux arbres vivants des alentours. Ils peuvent aussi être entraînés par la chute d'un arbre voisin, déracinés par le vent, fendus et brûlés par la foudre. Le feu et la tempête créent des trouées forestières. Dans les plaines fluviales, les inondations emportent les arbres, et les déposent plus en aval.

Dans les parties les plus âgées de la forêt, la proportion de bois mort augmente jusqu'à parfois dépasser la biomasse des arbres vivants. En forêt de Bialowieza, en Pologne, les aulnaies à frênes et les chênaies à tilleuls incluent jusqu'à 6 00 m3/ha de bois mort(3). Il s'ensuit une longue période de transformation des éléments organiques en éléments minéraux. En pays tempéré froid, la disparition totale des géants prend de deux à quatre siècles : coléoptères, champignons, bactéries, araignées, acariens et autres convives se succèdent par centaines de milliers pour recycler les composants du bois

Cette phase de mort est fondamentale pour l'équilibre biologique de l'écosystème, car les nutriments des arbres morts sont rendus à d'autres formes de vie, par absorption racinaire et redistribution par la litière. Une nouvelle phase de jeunesse s'enchaîne très rapidement, les jeunes plants apparaissant autour des troncs morts, voire directement dessus.

Ces quatre phases s'indentent en mosaïque à l'intérieur de l'écosystème, constituant ainsi une grande variété paysagère.

La trouée dans la voûte forestière, permettant à la lumière d'arriver largement au sol, est le moteur de la régénération. Un concept majeur qui émerge des études récentes est en effet celui de l'héritage biologique. L'héritage vivant est constitué des organismes qui ont survécu à la perturbation grâce à des stratégies telles que la régénération par multiplication végétative ou sexuée. En forêt primaire de Bialowieza, Janusz-Bogdan Falinski conclut ainsi à la présence permanente dans le sol de semences de nombreuses espèces constituant une communauté végétale sous-jacente(4). Par ailleurs, les branches et arbres morts jonchant la trouée constituent un stock de nutriments ; leur décomposition est activée par l'augmentation de la lumière incidente et de la température et par la diminution de l'humidité provoquées par l'ouverture de la voûte.

La trouée est rapidement colonisée. Des travaux déjà anciens ont réparti les espèces forestières en espèces pionnières et non pionnières (celles-ci appelées dryades)(5). Ces catégories se retrouvent aussi bien en forêt tropicale(6) qu'en forêt tempérée. En Europe, les espèces pionnières arborescentes sont principalement le saule, le peuplier, l'aulne et le bouleau. Elles ont une

croissance rapide, profitent de l'absence de concurrents, recherchent une grande luminosité et résistent bien au stress hydrique et à la carence en nutriments. Leur dissémination, opérée par le vent et l'eau courante, est massive et précoce. Les pionnières atteignent rarement de grandes dimensions et ne vivent jamais au-delà de 150 ans. Elles ne se reproduisent qu'à la faveur de trouées de grande dimension.

A l'opposé, les dryades (sapin, hêtre, épicéa, houx, if) germent à l'ombre des sous-bois, dans des niches écologiques plus spécialisées, et dans une intense compétition racinaire. Si la croissance des jeunes plants est faible, leur espérance de vie est élevée.

Décrit par Van Steenis(7), un troisième groupe est constitué des postpionnières ou nomades, représentées en Europe par le chêne, le charme, le merisier, le frêne, l'érable, l'orme, le tilleul, le pin, le mélèze. Ces essences atteignent pour la plupart de grandes dimensions grâce à une grande longévité. Elles présentent une fécondité élevée. Elles peuvent s'installer en pleine lumière lorsque les conditions nutritionnelles sont bonnes, concurrençant les espèces strictement pionnières. Mais leurs semis prospèrent aussi sous la lumière tamisée des sous-bois.

Les trouées peuvent être provoquées, on l'a vu, par la mort lente d'arbres âgés ou par un événement brutal. Ce dernier cas a longtemps été considéré comme une catastrophe. Mais il s'agit d'un processus fondamental, source de biodiversité animale et végétale. Les perturbations réalisent un continuum allant des zones souvent perturbées aux zones particulièrement protégées, les deux extrêmes de ce continuum jouant un rôle de refuge et de source de semences, l'un pour les essences pionnières et nomades, l'autre pour les dryades. On ne considère maintenant comme véritablement destructrices que les perturbations auxquelles les communautés végétales ne sont pas adaptées, le plus souvent induites par les activités humaines : pluies acides, prélèvement intense de biomasse et de bois mort, introduction d'espèces étrangères au milieu, épandage d'herbicides.

La taille de la trouée détermine la façon dont va se poursuivre la sylvigenèse : si elle ne mesure que quelques ares, elle est comblée par la croissance latérale des couronnes d'arbres et par la croissance des jeunes tiges et des semis des sous-bois. En revanche, les grandes trouées sont favorables aux espèces pionnières ou aux nomades. La fréquence des perturbations retentit également sur la composition des communautés végétales. Si elle est faible, les espèces pionnières sont rares. Dans les forêts stables, soumises à des fluctuations lentes s'étendant sur des millénaires, la perpétuation s'opère par de peti- tes ouvertures dues à la mort d'un ou deux arbres. En Amérique du Nord, des trouées de 0,01 à 0,03 ha provoquées par la mort de vieux arbres suffisent à la régénération des dryades de *Tsuga canadensis*, tandis que les espèces plus exigeantes en lumière (*Acer rubrum, Tilia heterophylla*) peuvent se régénérer dans des trouées de 0,04 ha provoquées par le vent(8).

En milieu instable (plaine fluviale, ravins, pentes), les perturbations extérieures placent les communautés dans une situation permanente de croissance et de reconquête. En milieu fluvial, même les parties protégées par l'éloignement du fleuve sont exposées à des destructions massives lors des inondations séculaires ou millénaires. Aussi la composition spécifique de ces milieux inondés est-elle dominée par des espèces pionnières de faible longévité, telles que saules et peupliers.

Comme les perturbations climatiques, les attaques parasitaires affectent l'évolution sylvigénétique. Elles peuvent être favorisées par un affaiblissement dû, par exemple, à une sécheresse sévère. Mais dans le milieu naturel, l'attaque des parasites, même les plus virulents, ne peut faire disparaître intégralement les populations d'arbres. En effet, les individus qui les composent présentent une sensibilité variable. Lors d'une attaque parasitaire, les individus sensibles sont éliminés, mais il restera toujours un noyau d'individus résistants à partir desquels l'espèce se reconstituera. Le parasite réplique, grâce à une égale hétérogénéité génétique, au moyen de gènes de virulence capables de surmonter la résistance développée chez l'hôte. C'est pourquoi ni les hôtes ni les parasites ne disparaissent de l'écosystème. Seules varient les densités de population.

La forêt primaire manifeste une grande efficacité de fonctionnement, non seulement pour sa

perpétuation, mais également dans ses relations avec le sol et la vie animale. Cette efficacité se mesure par le fait qu'un écosystème forestier parvenu à maturité conserve l'essentiel de ses éléments minéraux, n'apportant aux eaux de drainage que des minéraux en excès comme la silice ou l'aluminium.

Cette efficacité s'observe aussi au niveau des relations entre forêt et sol. Quoique seulement 20 % de la biomasse d'une forêt soit souterraine (sous forme de racines), environ 75 % des produits résultant de la photosynthèse y sont stockés et utilisés, pour leur maintien, pour les échanges mycorhiziques (symbiose entre le mycélium d'un champi-gnon et les racines), et pour les échanges entre radicelles et colloïdes (particules fines et chargées électriquement) du sol.

La complexité forestière se mesure enfin à sa biodiversité, c'est-à-dire sa richesse spécifique et sa variabilité génétique intraspécifique. La richesse en niches écologiques favorise de multiples formes de vie. Le grand nombre d'arbres creux (jusqu'à 70 cavités à l'hectare en forêt de Bialowieza, par exemple) se traduit notamment par la nidification de nombreux oiseaux cavernicoles (pic tridactyle, chouette de Tengmalm, chouette de l'Oural). De grands mammifères comme le bison d'Europe, le loup et le lynx sont également présents.

La grande forêt de Bialowieza, qui couvre 1 250 km2 dont 580 en Pologne, comprend 170 espèces d'oiseaux nicheurs. En comparaison, l'avifaune forestière nicheuse de Grande-Bretagne se limite à 75 espèces. Très caractéristiques à Bialowieza sont la coexistence de huit espèces de pics dont le très rare pic à dos blanc (*Dendrocopos leucotos*) et la présence conjointe de la cigogne noire, de la grue cendrée, du grand tétras, du hibou grand duc. L'avifaune des forêts primaires présente également une plus faible proportion (30 %) d'espèces adaptées à la niche écologique que représente la lisière des forêts et d'espèces adaptées à la phase de jeunesse des forêts. Cette proportion atteint 80 % en forêts gérées en raison de la dominance exclusive des phases de régénération et de jeune maturité de leur morcellement plus grand. Les forêts tem- pérées n'atteignent pas la complexité des forêts naturelles tropicales humides. Elles s'en différencient par une série de simplifications d'autant plus prononcées que la latitude augmente(9). Cette différenciation des espèces forestières s'est opérée lors des grands changements climatiques de la fin de l'ère Tertiaire.

En Europe, la simplification des modèles forestiers est plus accentuée que dans d'autres régions tempérées du globe, suite à une moindre richesse floristique, particulièrement en éléments ligneux. L'appauvrissement de la dendroflore* en Europe est nette au nord-ouest de l'arc alpin, où la totalité des éléments ligneux ne dépasse pas 60 espèces, soit moitié moins que dans les forêts caducifoliées est-asiatiques et nord-américaines. Trois facteurs expliquent cette particularité(10). Tout d'abord, les moyennes estivales de température sont plus basses en Europe. Ensuite, les zones refuges disponibles pour les plantes lors des grands froids de l'ère Quaternaire (commencée voici deux millions d'années) ont été moins nombreuses. Ces refuges étaient plus abondants sur les continents est-asiatique et nord-américain, grâce à la disposition méridienne des obstacles naturels (montagnes Rocheuses, Appalaches). Au contraire, en Europe, les reliefs disposés d'est en ouest (Pyrénées, Alpes, Carpates) font barrière aux migrations floristiques.

Une troisième cause moins connue tient à l'extension, au cours du Quaternaire, d'une zone sèche méditerranéenne, qui a relégué à des enclaves la zone tempérée chaude et humide riche en espèces thermohygrophiles. C'est pourquoi des familles et genres entiers, bien représentés en Europe au Tertiaire, ont été éradiqués (Magnoliacées, Araliacées, Vitacées, Théacées, Aquifoliacées, Hamamelidacées). En Europe, les genres *Vitis, Juglans, Castanea*, reliques tertiaires, subsistent sous la forme d'une ou deux espèces. En revanche, les genres *Acer, Alnus, Carpinus, Quercus, Fraxinus* sont bien représentés, mais ils présentent beaucoup moins d'espèces qu'en Amérique ou en Asie.

Les forêts primaires d'Europe sont donc moins diversifiées que celles des régions tempérées américaines ou asiatiques, ce qui se répercute au niveau de la structure et de la dynamique forestière : les étagements des espèces d'arbres et les cycles forestiers sont plus simples.

Cette simplification fonctionnelle est parachevée par l'apparition d'une espèce agressive et hégémonique, le hêtre. Projetant une grande ombre au sol, le hêtre élimine nombre d'espèces pionnières ou opportunistes, qui ne subsistent que dans les trouées. En revanche, certaines espèces européennes (*Alnus, Corylus, Taxus, Sorbus*) atteignent des tailles supérieures sur ce continent du fait de l'extinction de concurrents anciens (*Liriodendron, Liquidambar, Carya*).

S'il ne reste aujourd'hui que des lambeaux de l'immense forêt primitive européenne, c'est, outre le besoin constant de bois, parce que la puissance végétative de la forêt européenne, qui s'incarnait en génie, nymphe, sorcière, méchant loup, enchanteur, a été associée à des forces surnaturelles et d'approche dangereuse. Vaincre la forêt, la défricher, la soumettre étaient considérés comme des actes de civilisation.

La conscience collective maintient ce modèle culturel, dominé par la peur de la nature(11). La peur de la forêt et l'ignorance de son fonctionnement transparaissent dans maintes affirmations écrites et orales des agents forestiers en France et en Europe, qui édictent très souvent que la forêt non entretenue court à sa perte, que sans l'homme elle étouffe et cesse de se régénérer.

On aurait cependant tort de négliger l'utilité des forêts primaires, même dans une optique productiviste. Elles constituent en effet le principal réservoir de variabilité génétique naturelle des espèces ligneuses. C'est également dans les forêts primaires que peuvent apparaître et s'épanouir spontanément de nouveaux écotypes. La restriction des activités humaines préserve la structuration de la communauté végétale, sa composition spécifique, les fonctions particulières qu'a développées chaque association forestière. La mise en « réserve intégrale » d'une forêt permet le développement de toutes les phases sylvigénétiques, l'instauration d'un équilibre avec les perturbations biologiques ou climati-ques, l'accroissement de la biodiversité animale. Les réserves intégrales sont indispensables à l'activité scientifique concernant l'analyse des processus sylvigénétiques. Elles peuvent également servir de référence à une gestion sylvicole moins pénalisante que celle actuellement pratiquée(12).

Si l'on veut intégrer toutes les échelles du fonctionnement des forêts, ces réser-ves doivent avoir une surface conséquente. De grandes étendues (idéalement, des dizaines de milliers d'hectares) permettent de préserver toutes les espè-ces, même les plus rares, qui sont inféodées au milieu forestier et aux perturbations dont il dépend(13). Les réserves intégrales devraient être plus larges que les plus grandes perturbations jusqu'à un million d'hectare selon George Peterken. La pollution génétique par les espèces cultivées envahissantes est également un facteur qui plaide pour le choix d'une surface significative. En Suède, on a constaté que pour protéger les peuplements forestiers indigènes de la pollinisation des espèces plantées qu'utilise l'exploitation forestière, la réserve devait compter au moins plusieurs milliers d'hectares(14).

Enfin, les forêts non exploitées pourraient jouer un rôle culturel et éducatif immense, ne serait-ce que pour contredire par des exemples concrets les sottises colportées sur les forêts primaires.

Contrairement à l'Allemagne, à la Suède ou à la Pologne, la France répugne aux grandes réserves intégrales, bien qu'elle compte parmi les pays les plus boisés d'Europe. Les organismes de gestion forestière, dont l'ONF (office national des forêts), en acceptent le principe, mais proposent essentiellement des surfaces restreintes (de 30 à 80 hectares), dans des milieux souvent peu productifs. Il serait scientifiquement plus approprié de réserver d'emblée de grandes surfaces d'un seul tenant, couvrant un minimum de 1 000 ha, représentant la variété des écosystèmes forestiers de notre pays.

Annik Schnitzler-Lenoble

Forêts vierge, primaire, naturelle...

Le terme de *forêt vierge* désigne la forêt originelle, non habitée. Elle n'existe plus en Europe depuis

le Néolithique.

Le terme est utilisé pour désigner les grandes forêts tropicales de la planète mais à tort, car l'homme a probablement parcouru ou habité toutes les forêts du monde.

Le terme de *forêt primaire* est plus restrictif : il s'applique aux forêts de grande étendue (plusieurs milliers d'hectares), à composition floristique et faunistique correspondant aux potentialités naturelles du milieu, et qui se renouvellent exclusivement par des processus sylvigénétiques autonomes, sans interférence humaine autre que ponctuelle.

Le terme de *forêt ancienne* désigne des forêts constituées de gros arbres et d'arbres morts, à structure complexe, et biologiquement très riches. Ces forêts anciennes correspondent aux vestiges des sylves originelles, et ne couvrent généralement que de petites surfaces, inférieures à la centaine d'hectares.

La *forêt naturelle* ou semi-naturelle est un terme vague, qui peut englober les forêts anciennes de même que les forêts récen- tes (moins de 100 ans) ayant reconquis naturellement un espace anciennement déboisé. La *forêt gérée* est assujettie à l'exploitation humaine, ce qui change notamment la composition de sa biodiversité.

A.S.-L.

- (1) E.W. Jones, « The structure and reproduction of the virgin forest of the North temperate zone », *The New Phytologist*, 44, 1945.
- (2) R.A.A. Oldeman, Forests: elements of silvology, Springer-Verlag, New York, 1990.
- (3) L. Tomialojc, Poland. Natural Area Journal, 7, 11, 1, 1991.
- (4) J.B. Falinski, *Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests*, Geobotany 8, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 1986.
- (5) F.E. Clements, *Plant succession, An analysis of the development of vegetation,* Carnegie Inst. Washington Publ., 1916; H.A. Gleason, « The individualistic concept of the plant association », *Bull. Torrey Bar. Club*, 53, 7-26, 1926.
- (6) D.-Y. Alexandre, « La survie de la forêt tropicale », La Recherche, 244, juin 1992.
- (7) C.G.J. Van Steenis, « Basic principles of rainforest sociology », *Study of tropical vegetation, Actes du colloque de Kandy*, Unesco, 1958.
- (8) R.T. Büsing, Vegetatio, 8, 1994.
- (9) F.Hallé, A.A. Oldeman et N. Tominson, *Tropical trees and forests : an architectural analysis*, Springer, 1978.
- (10) R. Carbiener, « Les écosystèmes forestiers : aspects fonctionnels liés à l'évolution biogéographique et aux influences anthropiques », *Colloques phytosociologiques* , XX, 1991.
- (11) F. Terrasson, La P eur de la nature, Sang de la Terre, 1988.
- (12) D. Carbiener, Les Arbres qui cachent la forêt, La gestion forestière à l'épreuve de l'écologie, Edisud, Aix-en-Provence, 1995.
- (13) L.D. Harris, *The fragmented forest*, Chicago Press, 1984.
- (14) R. Lofgren, « Importance et valeur d'un réseau de grandes forêts protégées. Situation des forêts anciennes naturelles et semi-naturelles d'Europe », *Collection Rencontre Environment*, Conseil Europe, 3, 1987.