

# PERTURBATIONS ET FORET: ACCIDENTS OU NÉCESSITÉS ?

Jacques Blondel

CEFE – CNRS, Montpellier

## Quelques fondamentaux

Le thème des chablis, ouragans, tempêtes, inondations et autres catastrophes naturelles plus ou moins destructrices est diversement perçu selon qu'on est forestier, écologue évolutionniste, gestionnaire, naturaliste ou autre usager des espaces forestiers. Il est donc utile de revenir sur quelques travaux fondateurs qui précisent ce que sont les perturbations et leurs fonctions dans les écosystèmes. C'est un sujet difficile (cf. par exemple Blondel, 2003), sur lequel il n'est pas toujours facile de trouver un consensus, mais qu'on ne peut éviter quand on parle de naturalité. Par perturbation, j'entendrai ici, avec White (1979), « tout événement discret (au sens physique du terme) dans l'espace et dans le temps qui déstructure un écosystème, une communauté ou une population et modifie les ressources, le substrat ou l'environnement physique » (traduction de l'auteur). Cette définition, à dessein très générale, s'applique à toute une gamme d'échelles d'espace et de temps ainsi qu'à toutes sortes d'agents perturbateurs, qu'ils soient physiques ou biotiques.

Une petite recherche épistémologique révélerait le rôle majeur que ce thème des perturbations a joué dans l'histoire des deux grands paradigmes qui se sont succédé au cours de la seconde moitié du XX<sup>ème</sup> siècle, période fondatrice de l'écologie moderne. Le premier paradigme, dit des « équilibres dynamiques », issu de la théorie de la niche (Hutchinson 1959), dispose que les communautés vivantes sont des assemblages d'espèces « en équilibre » qui saturent leur milieu de sorte qu'une espèce ne peut entrer dans le système que si une autre le quitte sous l'effet de la compétition ou par émigration ou extinction. Dans cette perspective, les communautés sont stables et en équilibre, et les perturbations ne sont qu'un épiphénomène, sorte de bruit de fond gênant pour leur étude et qui ralentissent le développement de l'écosystème (*sensu* Odum, 1969), mais qui n'ont pas d'influence durable sur la trajectoire de ce dernier. Cette vision a été vigoureusement remise en cause au début des années 1980 par un groupe de chercheurs qui défendent au contraire l'idée selon laquelle les systèmes écologiques sont en état permanent de déséquilibre parce que périodiquement « secoués » par toutes sortes d'événements qui empêchent les populations de saturer leur niche et les espèces de saturer les communautés. C'est le paradigme des « déséquilibres permanents » qui, contrairement au précédent, dispose que les populations n'atteignent jamais un état de saturation, que l'espace écologique n'est jamais saturé et qu'**un renouvellement des populations et des communautés assure à l'échelle des paysages, par immigration/dispersion/émigration, un brassage permanent des organismes** (Strong *et al.*, 1984). Le premier paradigme est déterministe alors que le second est probabiliste.

C'est dans cette perspective que s'inscrit le concept de « *intermediate disturbance hypothesis* » (Connell, 1978) selon lequel la diversité biologique d'un système biologique serait maximale à des intensités et fréquences moyennes de perturbation. Cette hypothèse célèbre – elle a été citée plus de 1000 fois rien qu'au cours des cinq dernières années – se fonde sur les compromis entre processus de compétition en situation de saturation et processus de colonisation consécutive à la mise à disposition (par la perturbation) de nouvelles ressources/espaces à exploiter. C'est dans ce contexte que, s'appuyant sur de nombreux travaux réalisés en milieu forestier, Pickett et White (1985) formalisent la théorie de la dynamique des taches (*patch dynamics*) qui met l'accent sur le rôle essentiel des

perturbations dans la construction de l'hétérogénéité des paysages qui conditionne la diversité des habitats et des espèces qui les colonisent.

### **Perturbations et dynamique des écosystèmes forestiers : quelles échelles ?**

Les processus de naissance, de croissance, de mort puis de remplacement des individus sont à la base de la dynamique et de l'hétérogénéité de tout système biologique. Mais le cas extrême où cette dynamique est entièrement fonction de la mortalité des individus, fussent-ils de grands arbres, est plus l'exception que la règle. Dans ce cas et en postulant que tous les individus n'ont pas le même âge, donc que leur dynamique démographique est asynchrone, l'échelle d'hétérogénéité et de dynamique du système se réalise à maille fine, l'espace étant ponctué de nombreuses petites taches d'habitat créées par de petites perturbations (les chablis). Mais dans la plupart des systèmes biologiques, d'autres facteurs que la seule démographie des arbres assurent cette dynamique ; ce sont des perturbations exogènes, le plus souvent d'origine climatique. C'est le cas par exemple d'un incendie qui, s'il parcourt de très grandes surfaces, crée de l'hétérogénéité à maille beaucoup plus lâche, ouvrant des espaces pouvant couvrir plusieurs centaines, voire milliers d'ha. Quel que soit le type d'événement perturbateur, qu'il soit physique ou biotique, il est générateur de taches d'habitat qui, à l'échelle d'un paysage, réalisent sous l'effet de processus successionnels **des « mosaïques tournantes »** (c'est la *shifting mosaic* de Bormann & Likens, 1979). Dans ce contexte théorique, une tache d'habitat doit répondre aux trois critères suivants : i) c'est une entité d'espace discrète, donc de structure différente de celle de la matrice forestière qui l'entoure, ii) elle doit être connectée par l'aptitude à la dispersion des organismes qui l'habitent à d'autres taches de même structure, et iii) elle doit être soumise à une dynamique successionnelle. Les perturbations spontanées et la dynamique des taches qu'elle génère sont caractéristiques d'une région ou d'un biome donné, définissant un *régime de perturbation* propre à chaque région (Blondel, 1995, Tableau 1).

Tableau 1. Caractères des régimes de perturbation dans quelques grands biomes forestiers (on notera la décroissance en latitude des superficies des espaces concernés).

|                         | Type de perturbation  | Fréquence                   | Superficies                                       |
|-------------------------|-----------------------|-----------------------------|---|
| <u>Forêt boréale:</u>   | Incendies             | Décennale à Séculaire       | Grandes à très grandes : dizaines à milliers d'ha |
| <u>Forêt tempérée:</u>  | Tempêtes, inondations | Décennale à pluri-décennale | Moyennes : quelques ares à quelques dizaines d'ha |
| <u>Forêt tropicale:</u> | Chablis               | Annuelle                    | Quelques ares                                     |

### **Gros temps sur la forêt pour que naisse et se renouvelle la biodiversité**

Le concept de « mosaïque tournante » implique l'existence de stades successionnels (taches d'habitat) prédictibles dont la distribution spatiale est constante, cette distribution dépendant du régime régional de perturbation. Cette condition est suffisante et nécessaire pour que les régimes de sélection propres à chaque type d'habitat sélectionnent des organismes qui soient adaptés à chacun. En parlant « d'organismes », de manière très générale, on veut signifier que les processus en cause s'appliquent, *mutatis mutandis*, à tous les groupes animaux et végétaux qui peuplent la forêt. D'où l'importance, sur le temps long de l'évolution, de ces processus : **ce sont les perturbations génératrices de successions qui sont à l'origine de la**

**biodiversité des différents types d'habitats** qui se succèdent dans le temps puis, par extension, du paysage forestier dans son ensemble. La diversité biologique à l'échelle d'un paysage forestier (diversité gamma) intègre toutes les biodiversités qui se réalisent sur l'ensemble des étapes du processus (diversités alpha). Sans entrer dans les mécanismes un peu complexes qui sont à l'origine de la différenciation évolutive associée aux successions initiées par les perturbations, on sait que **les processus d'extinction/recolonisation** dans les mosaïques tournantes d'habitats **entraînent une augmentation de la variance génétique entre populations, ce qui permet une divergence adaptative (spéciation)** produite par ce que l'évolutionniste Sewall Wright (1982) appelle une « sélection interdémique ». C'est donc ainsi, grâce aux perturbations, que s'est constituée la diversité spécifique des paysages forestiers. Notons que si les processus prédits par le paradigme des déséquilibres permanents se vérifient à l'échelle locale où tout est imprévisible à petite échelle d'espace et de temps, une prévisibilité à l'échelle de vastes paysages est une condition nécessaire au fonctionnement à long terme des systèmes forestiers. Autrement dit, l'occurrence simultanée de déséquilibres locaux (du fait des perturbations) et d'un équilibre à vaste échelle souligne, une fois de plus, l'importance des emboîtements d'échelle dans l'interprétation des systèmes naturels : la dynamique à petite échelle détermine les stades à grande échelle (Allen & Starr, 1982). Dit autrement, **la stabilité à l'échelle d'un vaste paysage forestier se nourrit d'instabilités locales.**

Un paysage forestier est donc une mosaïque de compartiments d'âge et de structure très divers. Comme chaque étape ou « stade » du processus successional est habité par des cortèges d'espèces qui lui sont adaptées, **la diversité biologique à l'échelle d'un paysage forestier ne peut se maintenir que s'il existe en permanence au sein de ce dernier un échantillon de tous les stades de la succession**, donc une récurrence statistiquement prévisible de perturbations. Lorsque la dynamique du système transforme l'habitat d'une espèce au point de le rendre impropre à sa survie, celle-ci ne peut persister que si elle trouve dans le voisinage, c'est-à-dire dans les limites de son propre rayon de dispersion, un habitat semblable qui n'existe que si une autre succession s'est déclenchée un peu plus tard dans le paysage. Les différentes populations d'une même espèce qui, à l'échelle du paysage, sont interconnectées par dispersion sont des *métapopulations*, faisant elles-mêmes partie de *métapeuplements* qui se déploient dans cet espace hétérogène qu'est un *métaclimax* (Blondel, 1995).

## **Conclusion**

Tels sont quelques éléments à retenir sur le rôle des perturbations dans la construction puis l'entretien de la biodiversité qui est associée à ces milieux. Deux leçons sont à tirer de l'observation attentive du fonctionnement des systèmes forestiers naturels. D'abord, leur fonctionnement s'inscrit dans des échelles d'espace et de temps bien plus vastes que celles qui sont habituellement retenues dans les plans de gestion, y compris dans la définition des réserves. Il faut de grands espaces et de longues durées pour que s'expriment les agents qui garantissent les dynamiques de ces systèmes, leur naturalité. La deuxième leçon est que la dynamique structurante de ces espaces est nécessaire au maintien de la diversité biologique qui les caractérise. **Par les mosaïques d'habitats qu'elles génèrent et entretiennent, les perturbations sont génératrices de biodiversité** à l'échelle du temps de l'évolution et régulatrices de cette même biodiversité à l'échelle du temps écologique. C'est dire l'importance de la prise en compte des perturbations dans les plans de gestion de ces espaces.

## Références

- Allen, T. H. & Starr, T. B. (1982). *Hierarchy : Perspectives for Ecological Complexity*. Chicago, Univ. Chicago Press.
- Blondel, J. (1995). *Biogéographie. Approche écologique et évolutive*. Paris, Masson.
- Blondel, J. (2003). Les perturbations spontanées, moteur de la dynamique forestière. Pages 43-50 in D. Vallauri (ed.), *Livre Blanc sur la protection des forêts naturelles en France*. Ed. Tec & Doc, Paris.
- Bormann, F. H. & Likens, G. E. (1979). *Patterns and Process in a Forested Ecosystem*. New York, Berlin, Springer-Verlag.
- Connell, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199, 1302-1309.
- Hutchinson, G. E. (1959) Hommage to Santa Rosalia of why are there so many kinds of animals ? *Am. Nat.* 93, 145-159.
- Odum, E. P. (1969). The strategy of ecosystem development. *Science* 164, 262-270.
- Pickett, S. T. A. & White, P. S. (1985). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. New York, Academic Press.
- Strong, D. R., Simberloff, D., Abele, L. G. & Thistle, A. B. (1984). *Ecological Communities. Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton, N.J., Princeton Univ. Press.
- White, P. S. (1979). Pattern, process and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.* 45, 220-299.