

le magazine scientifique et de l'innovation
de l'Europôle de l'Arbois

Numéro 5
Juin 2007

ECHOS SCIENCE

ÉCOLOGIE

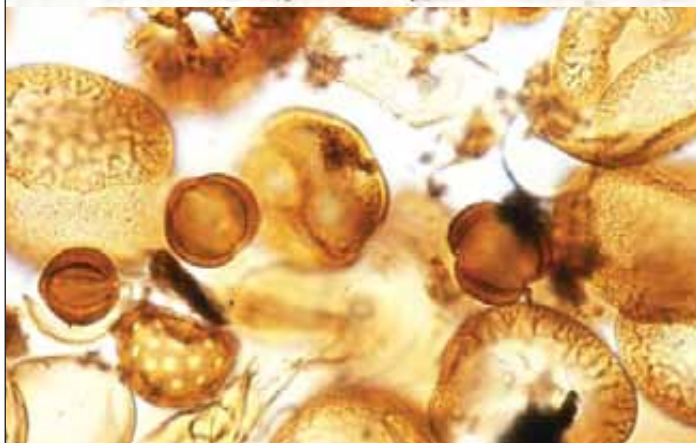
Comprendre le passé pour
mieux appréhender le présent



SOMMAIRE

ECHOS SCIENCE - Le magazine scientifique et de l'innovation de l'Europôle de l'Arbois - Numéro 5 / juin 2007

- 04 450 000 ans d'enregistrement climatique et écologique continu en France
- 07 Les îles : écosystèmes simplifiés mais questions complexes
- 10 Dynamique de la végétation et changements récents dans les paysages méditerranéens
- 13 La biodiversité végétale méditerranéenne : une évolution en crise



ECHOS SCIENCE

Directeur de la publication : Alexandre Medvedowsky

Directeur de la rédaction : Olivier Sana

Conseiller scientifique : Daniel Nahon

Rédaction : Valérie Andrieu-Ponel, Jacques-Louis de Beaulieu, Philippe Ponel, Frédéric Guiter, Michelle Leydet, Eric Vidal, Thierry Taton, Frédéric Médail

Ce magazine a été conçu et réalisé par MAYA press - www.mayapress.net - Tél. : 0811 651 605

Directeur Artistique : Sébastien Martorell

Mise en page : Béatrice Watellier, Delphine Giner

par **Alexandre Medvedowsky**
Président de l'Europôle Méditerranéen de l'Arbois



La connaissance scientifique repousse chaque jour les frontières du discours écologique



lors que l'on découvre environ trois nouvelles planètes par mois partout et dans toutes les directions de l'espace, on se soucie de plus en plus de la dégradation de notre Planète par l'homme. La science, penchée depuis longtemps sur ce grave problème de déséquilibre de la nature, se

fait déborder de toutes parts par le discours écologique. L'opinion publique mêle sa voix à celle du politique et, magnifiées par les médias, elles viennent dénoncer l'avance du progrès et du développement industriel. Tout laisse penser qu'à force de s'être tu, on ne sait plus s'arrêter de parler du désastre écologique que le XXI^e siècle s'apprête à découvrir. Certains scientifiques eux-mêmes s'y mettent et attisent les peurs. Les économistes s'interrogent. Faut-il avoir une économie à la mesure de nos moyens ou à la mesure de nos fins ? Devons-nous nous laisser entraîner dans un tel mouvement ? Doit-on penser comme Paul Valéry que "l'homme sait ce qu'il fait, mais il ne sait pas ce que font les choses qu'il fait".

Que le progrès ne soit ni linéaire, ni garanti, c'est une évidence. Mais faut-il pour autant confondre conviction et savoir ? *La connaissance scientifique repousse chaque jour les frontières du discours écologique.*

C'est en ce sens qu'elle grandit l'idée que l'on peut se faire du développement durable. A l'Europôle de l'Arbois, la mutualisation de compétences scientifiques diverses dédiées à l'étude de l'environnement et aux risques engendrés par l'action de l'homme, permet de conquérir de nouveaux espaces dans l'avance conceptuelle scientifique. Elle remet ainsi de la rigueur dans l'irrépressible marche en avant de la communication médiatique vers le catastrophisme. L'approche rationnelle par la science est plus que jamais une nécessité, car elle permet de définir sur une base réfléchie, les possibilités d'action et à en apprécier la portée et les implications pour notre société. Toutes les institutions qui participent à la vie sociale et politique de la nation devraient s'y référer. Il est indispensable de reprendre conscience des menaces qui pèsent sur l'écosys-

tème à la lumière de l'expérience et de l'avancée des connaissances. Sans engouements excessifs et sans excès. Pour mieux comprendre le fait scientifique, ce qui est, les chercheurs s'attèlent à la compréhension du passé, de ce qui était. La complexité d'aujourd'hui s'explique dans l'héritage. Aborder l'écologie, c'est avant tout en étudiant le patrimoine passé, la paléoécologie.

“ La Méditerranée, véritable manteau d'Arlequin culturel et biologique ”

Ce nouveau numéro d'Echos Sciences est consacré aux recherches menées par l'Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie (IMEP) qui est une unité de recherche de l'Université Paul Cézanne associée au CNRS. Cet institut regroupe une centaine de chercheurs et techniciens autour de trois départements principaux : paléoenvironnements et biogéographie évolutive ; organisation et vulnérabilité des systèmes écologiques et processus fonctionnels et valorisation de la biodiversité. Comme son nom l'indique, l'objet principal des études demeure la région méditerranéenne, haut lieu mondial de la biodiversité et d'origine de nos civilisations. L'Europôle de l'Arbois est ancré au cœur de la Méditerranée, véritable manteau d'Arlequin culturel et biologique. Fernand Braudel voyait dans la Méditerranée "mille choses à la fois. Non pas un paysage mais d'innombrables paysages. Non pas une mer, mais une succession de mers. Non pas une civilisation, mais des civilisations entassées les unes sur les autres... la Méditerranée est un très vieux carrefour". Il nous faut s'y intéresser, il nous faut la préserver.

450 000 ans d'enregistrement climatique et écologique

Des périodes glaciaires plus chaudes que prévues

Grâce à l'étude des longues séquences lacustres continentales, on connaît désormais bien mieux les grandes lignes de l'évolution des écosystèmes européens au cours du dernier million d'années. Les végétations, les populations algales et les communautés d'arthropodes ont très clairement répondu aux rapides changements du dernier cycle climatique (les 140 000 dernières années). C'est le cas, en particulier, pendant la dernière glaciation, entre 45 000 et 25 000 ans avant le présent. On observe en effet que, pendant les phases de grosses décharges d'icebergs dans l'Atlantique-Nord (événement de Heinrich), les paysages sont entièrement occupés par une pelouse arctique, alors que pendant les courts épisodes de réchauffement (interstades de Dansgaard-Oeschger), des forêts boréales de conifères reprennent le dessus et colonisent les espaces antérieurement déforestés. Il

semble, aussi, que pendant ces périodes particulièrement rudes et climatiquement contrastées, des plantes et animaux thermophiles se soient maintenus en situation de refuge dans des zones d'abri locales ou peu éloignées des régions où ces éléments vivent actuellement sous climat tempéré.

Les études récentes montrent que les glaciations, en particulier la dernière, ne furent pas aussi destructrices sur le monde vivant qu'on le croyait auparavant. Pendant ces épisodes particu-

“ Les études récentes montrent que les glaciations, en particulier la dernière, ne furent pas aussi destructrices sur le monde vivant qu'on le croyait auparavant ”



Sondage réalisé dans le lac volcanique du Bouchet (Massif Central) à l'aide de la foreuse Sédidrill. La base du remplissage sédimentaire frôle les 300 000 ans.

lièrement hostiles à la vie, on sait que des foyers biologiques se sont maintenus, soit sur place (falaises, versants sud), soit dans les péninsules méditerranéennes (toujours, actuellement, de hauts-lieux de biodiversité), et qu'ils ont pu sortir de leurs abris et regagner leurs biotopes dès les premiers réchauffements.

Les travaux basés sur l'identification de coléoptères fossiles piégés dans les sédiments continentaux (voir encadré), ont montré que la sortie des glaciations était toujours rapide et pouvait se faire en moins de 50 ans. Les plantes, qui sont moins mobiles que les insectes, répondent avec un retard sensible à l'élévation des températures. On peut prendre l'exemple de la situation qui existait à la sortie de la dernière glaciation, il y a 13 000 ans, alors que les températures étaient aussi élevées que de nos jours ; les insectes présents à cette époque étaient les mêmes que ceux existant à présent dans notre interglaciaire, alors qu'au même endroit, les végétations étaient composées d'arbustes pionniers et d'herbacées de milieux ouverts très ressemblantes à celles de régions de transition entre la toundra et la taïga, au nord de l'Europe.



par (de gauche à droite)

Valérie Andrieu-Ponel valerie.andrieu@univ-cezanne.fr

Jean-Louis de Beaulieu jacques-louis.de-beaulieu@univ-cezanne.fr

Philippe Poneil philippe.poneil@univ-cezanne.fr

Frédéric Guiter frederic.guiter@univ-cezanne.fr

Michelle Leydet michelle.leydet@univ-cezanne.fr

continu en France

Coléoptères fossiles, paléoenvironnements, paléoclimats



FIGURE 1 :
Un redoutable Coléoptère prédateur, *Lophyridia littoralis* (photo F. Guiter et S. Fadda).

FIGURE 2 : Un assemblage de Coléoptères fossiles.



FIGURE 3 : *Helophorus glacialis*, sa répartition actuelle et son habitat (Sierra Nevada, Espagne).

Cet insecte ne peut boucler son cycle biologique qu'en présence de neige fondante pendant l'été puisque sa larve se développe exclusivement dans la boue liquide imbibée d'eau glacée en périphérie des névés. Cet insecte présente aujourd'hui une répartition fragmentée, et il est aujourd'hui cantonné aux hautes altitudes, dans le sud de son aire de répartition, alors qu'il atteint le niveau de la mer dans le nord de la Scandinavie. Un assemblage de Coléoptères subfossiles contenant cette espèce suggère ainsi que des névés persistaient tard en été et que les températures moyennes de juillet ne dépassaient pas 10°C, dans un paysage complètement ouvert.

Le rôle croissant des insectes, et en particulier des Coléoptères (c'est-à-dire les insectes munis d'élytres comme les cétoines, hannetons, carabes...) (Fig. 1) dans le domaine des sciences du Quaternaire est lié à un certain nombre de caractéristiques remarquables, qui permettent d'élever ces petits animaux au rang de marqueurs paléoécologiques de grande précision.

Parmi ces caractéristiques, il faut citer la constitution robuste de leur exosquelette, à base de chitine, substance fort résistante qui leur permet de supporter sans dommage la fossilisation. Dans des conditions favorables, il n'est ainsi pas rare d'obtenir des assemblages fossiles de centaines d'espèces, sous forme de milliers de fragments, souvent en excellent état de conservation (Fig. 2).

On sait maintenant que ces insectes n'ont pas subi d'évolution morphologique et écologique significatives au cours du Quaternaire. Il est donc possible de tirer de tels assemblages une somme extraordinaire d'informations paléoenvironnementales, souvent extrêmement fines. Il suffit en effet de transposer aux communautés fossiles les données écologiques et climatiques qu'il est possible de tirer de l'étude d'insectes vivants dans les écosystèmes actuels. Les informations les plus précises sont évidemment obtenues grâce aux espèces de Coléoptères dont les exigences écologiques sont les plus étroites : les insectes phytophages, monophages ou oligophages permettent, par exemple, de déduire la nature du couvert végétal. La proportion d'insectes forestiers ou steppiques permet de reconstruire la structure du paysage ; les insectes à exigences thermiques bien définies permettent de reconstituer les températures atmosphériques (Fig. 3) ; les insectes aquatiques fournissent des données sur la vitesse du courant, la température de l'eau, son degré de turbidité, la nature du substrat...

Les interglaciaires passés : une fantastique réserve biologique

Les archives polliniques traduisent très clairement l'impact très sévère et constant des populations humaines sur les végétations.

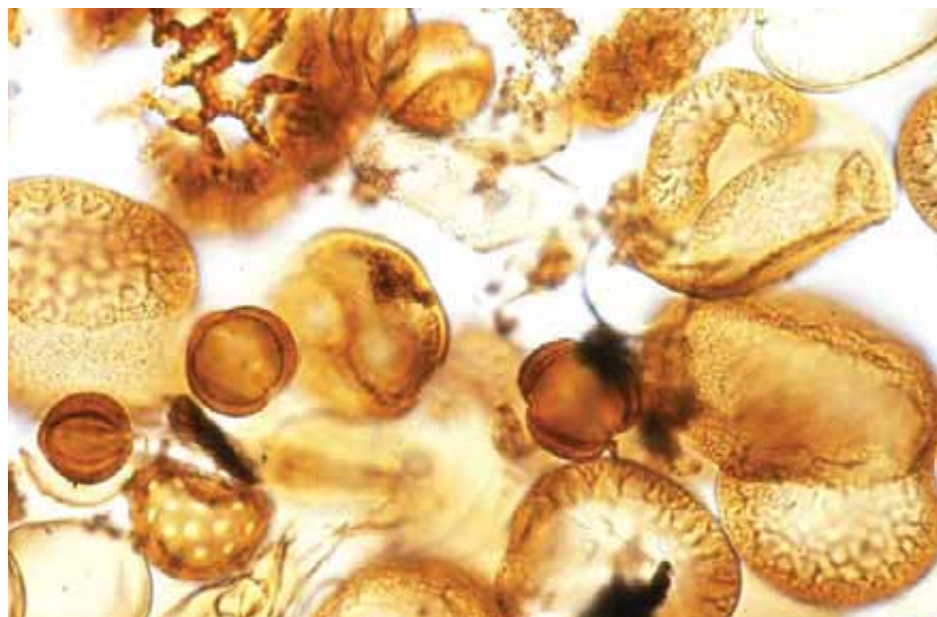
Au cours des cinq derniers interglaciaires qui se sont succédé depuis 450 000 ans en Europe occidentale, les dynamiques végétales sont, dans l'ensemble, stéréotypées d'un interglaciaire à l'autre. Un interglaciaire-type montre une succession marquée par l'installation de forêts d'arbres à feuilles caduques (espèces caducifoliées) pendant les maximums thermiques et d'insolation, puis la mise en place de forêts mixtes qui associent feuillus et conifères et correspond à une phase d'optimum de la diversité biologique. Lorsque le climat devient beaucoup plus froid, ces structures forestières sont remplacées par des forêts boréales à résineux, tout d'abord denses puis avec des clairières en fin d'interglaciaire. Dans le détail cependant, d'importantes différences floristiques et faunistiques existent et délivrent à chaque interglaciaire sa particularité biologique. On sait, par exemple, que le hêtre était totalement absent des forêts ouest-euro-

péennes non méditerranéennes pendant l'avant-dernier interglaciaire, entre 127 000 ans et 110 000 ans; en revanche, il était présent dans la péninsule italienne. L'épicéa, le charme ou le sapin montrent une présence variable en France au cours des cinq derniers interglaciaires dont l'Holocène, l'interglaciaire dans lequel nous vivons actuellement. Les données palynologiques montrent que l'épicéa et le charme arrivent tardivement en France, entre 4 000 et 2 000 ans avant le présent. Un autre exemple concerne un arbre de la famille du noyer, *Pterocarya*, qui fut présent en Europe de la moitié supérieure du Tertiaire à la fin de l'interglaciaire Holsteinien (410 000 ans avant le présent). Cet arbre n'a pas disparu de la planète, il a quitté l'espace européen pour se réfugier en Asie, sur les rives sud de la Caspienne, dans les forêts inondées du Caucase et dans quelques localités de Turquie.

Notre interglaciaire actuel, dramatiquement modifié par l'Homme

A l'aube du XXI^e siècle, quel est l'état des paysages en Europe occidentale ? Il suffit de survoler ce vaste espace de Moscou à la pointe du Raz puis de Stockholm à Gibraltar pour se rendre compte que là où les populations humaines pouvaient cultiver ou pratiquer l'élevage, elles l'ont fait, à grande échelle, depuis le Néolithique, d'abord pour des raisons de survie, puis pour des raisons commerciales. Les paysages européens sont majoritairement composés à l'heure actuelle de milieux ouverts, cultivés, pâturés ou urbanisés. Il ne reste plus de forêts anciennes contrairement à ce que l'on peut voir, encore, dans l'hémisphère sud.

Les archives polliniques traduisent très clairement l'impact très sévère et constant des populations humaines sur les végétations et montrent qu'au Moyen-Âge, et surtout au XVIII^e siècle, la France était un pays presque entièrement déforesté. On peut facilement imaginer que les paysages de cette époque étaient peu différents de ceux que l'on observe de nos jours dans les grandes plaines céréalières du bassin parisien et du bassin d'Aquitaine. En France, cette situation dramatique a conduit les autorités politiques à prendre des mesures draconiennes et des reboisements massifs - en résineux principalement - ont été pratiqués dès le règne de Napoléon III. Au XX^e siècle, les guerres et les changements de politiques économique et agricole ont fait le reste : les campagnes se sont vidées de leurs paysans. La fermeture des milieux ouverts par des sys-



Assemblage pollinique typique des périodes de fin de glaciation (Tardiglaciaire). On note la présence d'éléments forestiers comme les pins, associés à des herbacées de milieux ouverts (*Artemisia*, *Armeria*, *Chenopodiaceae*, *Thalictrum*, *Poaceae*).

tèmes forestiers jeunes provoque de grands émois chez de nombreux écologistes, gestionnaires des milieux naturels ou acteurs politiques locaux qui assistent à la rétraction de la distribution d'espèces animales et végétales liées aux zones ensoleillées (espèces héliophiles), ou à la disparition des paysages tels qu'eux-mêmes ou leurs grands-parents les ont connus. L'histoire des écosystèmes nous permet de comprendre que l'abondance et l'extension géographique des plantes ou animaux hé-

liophiles sont tout simplement la conséquence de processus qui ont conduit ces espèces à une dynamique expansionniste liée à l'existence de paysages très largement ouverts.

La connaissance des anciens environnements est loin d'être parfaitement connue, mais elle permet de mieux comprendre les dynamiques écologiques actuelles et d'amener un éclairage supplémentaire dans la compréhension de la crise actuelle d'érosion de la biodiversité.



Les îles, écosystèmes simplifiés mais questions complexes

Depuis Darwin, à qui elles ont suggéré les bases de la théorie de l'évolution, les particularités écologiques des systèmes insulaires peuplent encore aujourd'hui les interrogations des scientifiques. Par leur originalité et leur simplicité, les îles constituent des écosystèmes incomparables pour l'étude de phénomènes écologiques complexes, notamment ceux liés à l'extinction ou l'implantation d'espèces et leurs conséquences sur la réorganisation des communautés vivantes.

“ Les îles sont classiquement considérées comme des «laboratoires naturels».”



Un des nombreux îlots de l'archipel toscan (Italie)



Les îles sont classiquement considérées comme des “laboratoires naturels” incomparables pour l'étude des processus écologiques, notamment en raison de la simplification des communautés biologiques et des interactions biotiques qui y règnent. Du fait de leur isolement et des contraintes originales que l'on y rencontre, les écosystèmes insulaires abritent fréquemment des espèces endémiques ou nettement différenciées d'un point de vue génétique, ainsi que des assemblages “dysharmoniques” d'espèces, caractérisés notamment par l'absence de prédateurs. Ainsi, au moins depuis Darwin, les îles ont été le support de travaux majeurs et d'avancées décisives en matière de connaissance des processus écologiques ou évolu-

tifs. Des études insulaires récentes ont par exemple permis d'éclaircir le rôle de la biodiversité dans le fonctionnement des écosystèmes, la dynamique des interactions au sein des réseaux trophiques ou encore le rôle fondamental des apports de nutriments marins vers les écosystèmes terrestres.

Les îles, fragiles et menacées

L'insularité, si elle conduit à l'originalité des faunes et des flores, constitue également un profond facteur d'accentuation de la fragilité de ces milieux. Ainsi, les écosystèmes insulaires ont connu des phénomènes d'extinction d'origine anthropique particulièrement précoces et sévères et les îles comportent actuellement une part importante des espèces mondialement menacées d'extinc-

¹ Ce texte a été écrit à partir de travaux réalisés en collaboration avec L. Affre, E. Bonnaud, K. Bourgeois, C. Duhem, J. Icard, J. Legrand, F. Magnin, F. Médail, J. Orgeas, P. Roche, L. Ruffino, C.M. Suehs, T. Tatoni et F. Torre.

tion ou récemment éteintes. A titre d'illustration, 93 % des espèces ou sous-espèces d'oiseaux éteintes depuis l'an 1600 vivaient exclusivement sur des îles.

Du fait de la forte interdépendance et connectivité des espèces entre-elles au sein des réseaux écologiques, l'ajout d'une espèce (lors d'une invasion par exemple) ou sa suppression (suite à son extinction), peuvent entraîner d'importants effets écologiques en cascade. Cette interruption ou apparition de relations biotiques peut conduire à une réorganisation profonde des communautés. Ainsi, l'introduction d'espèces invasives peut interrompre ou du moins remodeler les relations écologiques entre espèces, réorganiser les relations proies-prédateurs ou provoquer des extinctions d'espèces autochtones. La prise en compte des interactions entre espèces est maintenant devenue un élément déterminant dans les opérations de restauration écologique des écosystèmes insulaires.

Quand les espèces étrangères ("aliens") s'entraident pour augmenter leur pouvoir d'invasion

De plus en plus d'espèces sont transportées puis introduites par l'homme au sein d'écosystèmes insulaires de plus en plus "envahis". Ainsi, une question scientifique centrale correspond à l'étude de la possibilité pour des espèces invasives, introduites en un même lieu, de faciliter mutuellement l'invasion de



L'île de Bagaud, réserve intégrale au sein du Parc National de Port-Cros.

l'autre, en établissant entre elles des relations écologiques à bénéfice réciproque. Des investigations conduites par l'IMEP, sur des îles littorales du sud-est de la France, ont permis de mettre en évidence des cas de mutualisme entre des mammifères introduits et les griffes-de-sorcières (genre *Carpobrotus*), plantes grasses envahissantes d'origine sud-Africaine. Les rats et les lapins constituent des agents de dispersion primaires des graines de griffes-de-sorcières en situation insulaire, alors qu'aucune dispersion semblable n'a pu être détectée sur la zone continentale adjacente. Le passage des graines par le système digestif des mammifères améliore fortement la germination, malgré une réduction de la taille des graines. En retour, les griffes-de-sorcières constituent, pour les mammifères, une ressource hydrique et énergétique cruciale



Le rat noir, rongeur originaire d'Asie, a été introduit par l'homme sur de nombreuses îles de Méditerranée avec d'importantes conséquences sur les espèces indigènes.

au cours de la saison sèche estivale. Dans une situation plus complexe encore, avec la présence supplémentaire dans le système d'un super-prédateur allochtone, le chat haret, nous avons pu identifier un cas unique d'interactions entre trois espèces introduites impliquant trois niveaux trophiques différents ; le super-prédateur assurant par consommation du rongeur la dispersion secondaire des graines de griffes-de-sorcières (Figure 1).

Les habitats insulaires représentent souvent des territoires refuges pour la persistance d'espèces éteintes ou devenues relictuelles sur le continent. De fait, en dépit de leurs tailles réduites, les enjeux de conservation de ces territoires isolés apparaissent prioritaires. Dans le cadre d'un programme européen LIFE, dont l'IMEP a assuré les volets scientifiques, une attention particulière a été portée au puffin yelkouan, véritable albatros miniature, strictement endémique de Méditerranée et menacé. Cette espèce présente actuellement un effectif mondial réduit, distribué en quelques dizaines de colonies épar-

Unique en France et dans le sud de l'Europe, **ALIENS*** : invasions des îles françaises

Avec plus de 2000 îles et îlots répartis sur tous les océans du globe et toutes les latitudes, la France possède un patrimoine biologique unique, mais également une responsabilité extrêmement forte dans la préservation et l'étude de la biodiversité insulaire mondiale. En partenariat avec d'autres laboratoires, l'IMEP prend actuellement une part active dans un vaste programme scientifique piloté par le laboratoire "Ecologie, Systématique et Evolution" et financé par l'Agence Nationale de la Recherche. Ce programme baptisé "ALIENS" va permettre de mieux comprendre l'impact des espèces introduites sur le fonctionnement des écosystèmes insulaires de la planète et la dynamique des espèces indigènes. Il va également permettre de dégager des priorités en termes de restauration écologique des îles les plus menacées. Les missions de terrain conduiront notamment les chercheurs dans les Terres Australes françaises, les îles Eparses de l'Océan Indien, les îlots français des Caraïbes, Clipperton et l'archipel de Saint-Pierre et Miquelon.

* ALIENS : Assessment and Limitation of the Impacts of Exotic species in Nationwide insular Systems.



Puffin yelkouan, oiseau marin endémique et menacé, dans son site de nidification (îles d'Hyères).

ses. Sur les îles de Méditerranée, la persistance de cette espèce à démographie peu dynamique, malgré plusieurs millénaires de cohabitation avec des prédateurs introduits par l'homme (rats noirs en particulier) constitue une situation paradoxale et singulière. La survie et la distribution spatiale de ces oiseaux dans l'archipel des îles d'Hyères semblent être en partie le résultat d'une sélection d'habitats de reproduction particuliers, qui tend à limiter significativement les interactions avec les prédateurs introduits. Cette straté-

gie, dont nous faisons l'hypothèse qu'elle est une adaptation à la prédation de longue date par les rats, a pu être mise en évidence à deux échelles spatiales, 1) le choix préférentiel de cavités de nidification profondes et sinueuses, moins accessibles aux rongeurs introduits et permettant un succès de reproduction plus élevé, et 2) l'implantation des colonies au niveau de micro-secteurs des îles, qui favorisent la présence et la stabilité de telles cavités. Une modélisation de l'habitat de nidification a montré que cet oiseau n'utilise actuellement plus qu'une faible part de son habitat potentiellement favorable ; les capacités "d'accueil" des sites considérés sont aussi nettement au-delà des effectifs observés actuellement. Ceci suggère la persistance des populations insulaires de puffins au sein de "poches refuges". Il devient alors envisageable de dynamiser ces populations par le contrôle des prédateurs introduits.

De plus en plus d'espèces sont transportées puis introduites par l'homme au sein d'écosystèmes insulaires.

Les goélands, traits d'union entre le continent et ses décharges

Physiquement isolées du continent depuis la dernière remontée du niveau de la mer Méditerranée, il y a 8 000 ans environ, les nombreuses îles des côtes provençales connaissent, depuis quelques décennies, un phénomène écologique aussi inattendu qu'inquiétant. En installant sur le continent de nombreuses et importantes décharges à ciel ouvert, l'homme a entraîné une véritable explosion démographique des populations régionales de goélands leucophées, dont les effectifs ont été multipliés par plus de 300 en un siècle. Bien que s'alimentant sur les décharges, ces oiseaux ont installé leurs colonies de nidification sur les îles provençales et effectuent quotidiennement des allers-retours avec le continent. Ce flux d'oiseaux constitue un véritable "corridor biologique" avec les îles et entraîne de profonds bouleversements écologiques. L'apport massif de matières minérales et organiques par les oiseaux, sur des écosystèmes auparavant extrêmement pauvres, facilite l'implantation de nombreuses espèces végétales des zones perturbées en provenance du continent, qui entrent en compétition et font régresser, voire disparaître, les végétaux fragiles ou endémiques, qui avaient trouvé refuge sur ces îlots.

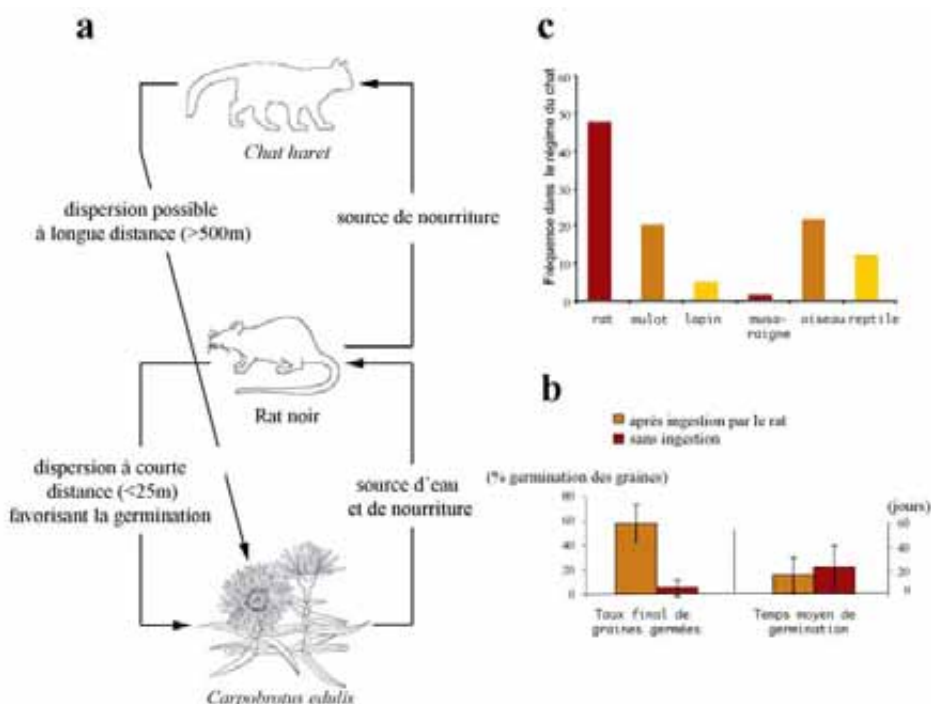


FIGURE 1 : a. Mutualisme invasif impliquant 3 espèces introduites correspondant à 3 niveaux trophiques différents : une plante du genre *Carpobrotus*, un rongeur, le rat noir et un super prédateur, le chat haret, sur une petite île méditerranéenne. **b.** L'ingestion des graines de *Carpobrotus* par les rats en améliore les performances, à savoir une augmentation des taux de germination et une diminution significative du temps de germination. **c.** Les chats harets, dont le régime est en grande partie constitué de rats introduits, assurent une dispersion secondaire de graines de *Carpobrotus* intactes et viables à des distances 20 fois supérieures à celle induite par les rats, disperseurs primaires (d'après Bourgeois et al., 2004).

Dynamique de la vé

et changements récents dans les paysages méditerranéens

Structuration du paysage méditerranéen

Les paysages méditerranéens ont été grandement modifiés depuis le Néolithique sous l'effet d'une importante pression humaine agro-sylvo-pastorale. Cette "révolution néolithique" est le premier effet majeur de l'homme sur la végétation. Il faut attendre la révolution industrielle de la fin du XIX^e siècle pour qu'un autre bouleversement aussi important apparaisse. Le contexte socio-économique commence à changer en France, avec l'apparition de la déprise agricole qui va s'accroître au cours du XX^e siècle, provoquant un véritable exode rural à partir des années soixante. Dans ce courant de déprise, on peut distinguer deux phases : avant et après la deuxième guerre mondiale. Depuis le début du XX^e siècle et

jusqu'aux années 1940-1950, ce sont essentiellement les grandes cultures annuelles qui sont abandonnées, tandis que les vignes et vergers se maintiennent ou sont même en légère augmentation. Par ailleurs, les taillis étaient encore traditionnellement

“ L'homme est à l'origine de la nature et de la structure des paysages méditerranéens ”

gérés comme coupes de bois communales et les garrigues utilisées pour le pâturage. A partir des années 1950, l'abandon se généralise à l'ensemble des pratiques agricoles se traduisant, au niveau du paysage, par



Conifères expansionnistes

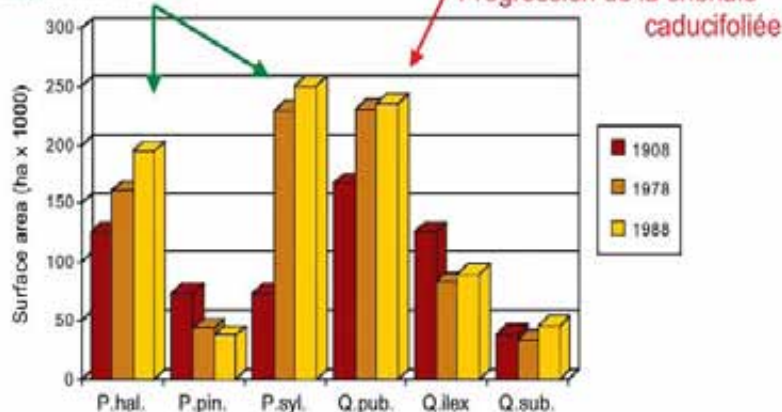


FIGURE 1. Evolution du couvert forestier en France méditerranéenne au cours du XX^e siècle

(P.hal. : pin d'Alep ; P.pin. : pin maritime ; P.syl. : pin sylvestre ; Q.pub. : chêne pubescent ; Q.ilex : chêne vert ; Q.sub. : chêne liège).

une extension des friches, puis, dans un second temps, par une forte croissance des surfaces forestières. Parmi les pays de l'ouest du bassin méditerranéen, la France est celui où le développement des surfaces boisées est le plus important. Cette extension forestière résulte essentiellement de la progression des conifères expansionnistes (pin d'Alep et pin sylvestre) surtout durant les années 1980-1990, avec l'abandon généralisé de l'espace rural (Figure 1).

Sur l'ensemble du XX^e siècle, la déprise agricole profite sensiblement aux chênes caducifoliés (*Quercus pubescens*) qui progressent de 113 557 hectares en France méditerranéenne, tandis que les chênes à feuillage persistant ont tendance à régresser. Malgré la progression des surfaces boisées au nord-ouest de la Méditerranée, la forêt méditerranéenne, dans son ensemble, garde l'empreinte de son utilisation antérieure, en particulier au niveau de la diversité de ses écosystèmes. L'homme est en fait à l'origine



gétation



Chêne pubescent (*Quercus pubescens*)

de la nature et de la structure des paysages méditerranéens, depuis les milieux les plus ouverts jusqu'aux systèmes forestiers. Les perturbations apparaissent alors comme des composantes essentielles, au point que les formations qu'elles engendrent deviennent caractéristiques des écosystèmes méditerranéens. En outre, les territoires en déprise présentent une extrême sensibilité aux perturbations, notamment aux incendies. Les ligneux bas, présents en sous-étage des boisements, et l'augmentation de la biomasse végétale sont à l'origine de plus grandes inflammabilité et combustibilité. Par ailleurs, l'uniformisation forestière des paysages, résultant de l'abandon généralisé de l'espace rural, confère un caractère catastrophique à de nombreux incendies, en raison des vastes surfaces qu'ils affectent.

Successions secondaires en Provence

L'évolution des terrasses de culture après abandon permet de poser la réflexion sur les successions secondaires et sur la dynamique générale de la végétation en Provence. Les résultats obtenus sont regroupés dans la figure 2. Les principales voies dynamiques ainsi que les différents types de formations végétales concernées y sont schématisés. L'organigramme recoupe, d'une part, la synthèse des résultats obtenus, d'autre part, les hypothèses concernant le devenir de certaines formations (hypothèses matérialisées sur le schéma par les "indicateurs dynamiques théoriques"). Toutefois, pour ne pas le rendre trop complexe, le caractère "cyclique" des perturbations n'a pas été représenté. En outre, la notion de risque vis-à-vis des incendies n'a été mentionnée que pour les étapes de la première trajectoire dynamique, bien qu'elle concerne en fait, à des degrés divers, toutes les formations végétales de la région méditerranéenne. A partir d'une parcelle abandonnée au temps t_0 , on peut ainsi distinguer différentes trajectoires.

1. En l'absence de perturbation, la recolonisation post-culturale s'effectue progressivement, des friches herbacées aux formations forestières caducifoliées (chênaie pubescente). Les formations intermédiaires peuvent être de deux types suivant les conditions locales :

- dans les secteurs sensibles à l'expansion des conifères (le pin d'Alep pour la Provence, le pin sylvestre pour l'ar-



Terrasses de cultures envahies par le pin d'Alep en Provence

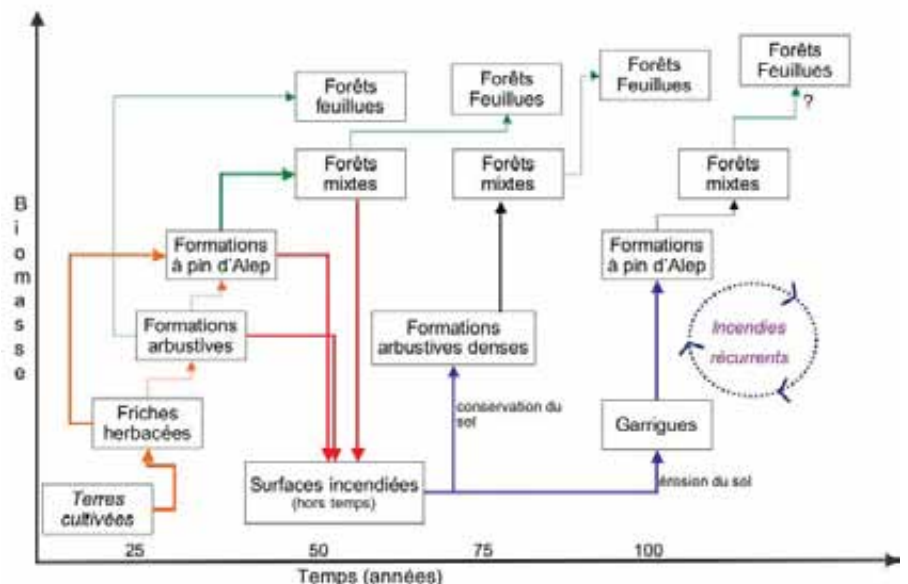


FIGURE 2. Synthèse schématique de la dynamique de la végétation en Provence calcaire.

rière pays méditerranéen), les terres abandonnées vont rapidement être recolonisées par ce type d'essence. Le stade "arbus" peut alors ne pas être représenté, et les formations de pins vont se développer jusqu'à former des futaies pouvant atteindre plus de vingt mètres de haut, les arbres poussant sans contraintes, sur des sols meubles. Ce stade "résineux" constitue un palier retardant considérablement l'installation de la forêt feuillue. Toutefois, les chênes, qui se sont souvent installés secondairement

aux pins, en sous-strate, annoncent l'évolution vers le stade ultime actuel de la dynamique ;

- sans une pression des résineux, les friches évoluent vers des formations arbustives généralement caducifoliées, celles-ci se transformant à leur tour en formations forestières (chênaie). Cette évolution peut être atteinte au bout d'une cinquantaine d'années.

2. L'intervention de perturbations à un stade quelconque de la dynamique progressive modifie cette dernière sensiblement. Les processus de récupération sont liés à l'état et au comportement des sols. Après le passage du feu, deux principales situations se distinguent :

- L'essentiel du sol reste en place, les ligneux bas (notamment l'ajonc en Basse Provence) recolonisent les surfaces incendiées, jusqu'à former assez rapidement des formations arbustives denses, pouvant être considérées comme pré-forestières. Dans ce cas de figure, la superposition de deux trajectoires dynamiques, post-culturale et post-in-

cendie, entraîne une forte augmentation du nombre d'espèces. De plus, la concurrence de plusieurs espèces inhibe les phénomènes de dominance trop marqués, ce qui confère à ces formations une importante diversité, à la fois spécifique et fonctionnelle ;

- la stabilité des couches superficielles du versant n'est plus assurée, la destruction de la couverture végétale s'accompagne de la perte du potentiel lié au sol (édaphique). Ces surfaces sont alors recolonisées par des espèces adaptées à ces conditions de vie "extrêmes", notamment par le chêne kermès (*Quercus coccifera*). Dans ce cas, les formations végétales résultantes sont des garrigues constituant un important palier

et retardant considérablement l'évolution post-culturale vers la chênaie caducifoliée. Cette situation s'observe rarement après un seul incendie, mais résulte soit d'une combinaison de perturbations (par exemple, lorsque les territoires incendiés sont immédiatement pâturés), soit d'incendies récurrents, avec un temps de révolution inférieur à 10-12 ans.

Même si chaque passage d'incendie entraîne une augmentation, dans les mois qui suivent, du nombre d'espèces herbacées annuelles, ce stade reste très éphémère. A terme, la répétition des incendies

en un même lieu entraîne une forte diminution de la biodiversité et un appauvrissement général des ressources naturelles.

Le feu constitue une composante essentielle, naturelle ou anthropique, du milieu méditerranéen. Il apparaît comme un facteur majeur d'organisation des paysages, s'exprimant à travers les processus phytodynamiques qu'il engendre : processus de résilience, c'est-à-dire les modalités de récupération des systèmes perturbés. On peut dire que la forêt nord-méditerranéenne a été véritablement "agressée" sous l'action combinée des facteurs humains, du pastoralisme et des incendies, en précisant qu'elle l'est beaucoup moins actuellement du fait de sa non-utilisation. Les incendies constituent désormais la principale menace pour les systèmes forestiers. Mais, une nouvelle forme de pression anthropique se met en place à travers le mitage des zones "naturelles" par les zones d'habitation. L'abandon des terres agricoles supprime les surfaces "tampon" qui existaient entre ces deux zones. En considérant la forêt méditerranéenne dans son ensemble - c'est-à-dire les formations forestières mais aussi les différents stades des modèles dynamiques - si l'on peut encore parler de forêt agressée, c'est au regard de l'expansion des habitations, et non plus de l'intervention des incendies ou du pâturage.

“ La forêt nord-méditerranéenne a été véritablement «agressée» sous l'action combinée des facteurs humains, du pastoralisme et des incendies”



Vignoble en terrasse dans le parc national des Cinque Terre en Ligurie, Italie.



par **Frédéric Médail**
f.medail@univ-cezanne.fr



La biodiversité végétale méditerranéenne : une évolution en crise

Une histoire biogéographique
complexe, moteur de
cette biodiversité élevée

Une biodiversité méditerranéenne insoupçonnée

Les régions du monde à climat méditerranéen (bassin méditerranéen, Californie, Chili central, région du Cap en Afrique du Sud, sud-ouest de l'Australie) se caractérisent par une exceptionnelle biodiversité végétale, avec un nombre très élevé d'espèces dont environ 50 % ne se trouvant que dans ces régions (espèces dites endémiques). Avec 30 000 espèces et sous-espèces végétales, la région bioclimatique méditerranéenne comporte environ 10 % des végétaux supérieurs du globe, mais cantonnés à seulement 1,6 % de la surface terrestre. A titre d'illustration, la richesse totale en arbres est deux fois plus élevée dans les forêts méditerranéennes (290 ligneux) que dans celles d'Europe tempérée (135 ligneux). La disparité est encore plus nette si l'on considère les arbres endémiques, au nombre de 201 espèces en Méditerranée contre

seulement 46 en région médio-européenne. Deux pôles principaux de biodiversité végétale ont été identifiés, l'un occidental qui comprend la péninsule ibérique et le Maroc, et l'autre oriental avec la Turquie et la Grèce. En France, la région méditerranéenne ne représente que 11 % du territoire métropolitain, mais sur ce territoire réduit se rencontrent environ les trois-quarts des végétaux indigènes.

Les fortes hétérogénéités topographiques et climatiques du bassin méditerranéen, qui s'exercent souvent sur de courtes distances, expliquent pour partie cette haute biodiversité. Les végétaux méditerranéens sont aussi le fruit d'une histoire évolutive complexe et variée. Ce kaléidoscope de situations environnementales favorise la coexistence d'espèces issues de lignées biogéographiques différentes (tropicales, asiatiques ou méditerranéennes).

Les fortes hétérogénéités topographiques et climatiques du bassin méditerranéen, qui s'exercent souvent sur de courtes distances, expliquent pour partie cette haute biodiversité. Les végétaux méditerranéens sont aussi le fruit d'une histoire évolutive complexe et variée. Ce kaléidoscope de situations environnementales favorise la coexistence d'espèces issues de lignées biogéographiques différentes (tropicales, asiatiques ou méditerranéennes).

“ Les végétaux méditerranéens
sont le fruit d'une histoire
évolutive complexe et variée ”



Anémone couronnée.

Les flores et végétations méditerranéennes reflètent en partie l'héritage des instabilités climatiques et des changements paléogéographiques survenus dès le Miocène moyen, il y a 14 millions d'années (Ma). Voici 5 Ma, la crise de salinité du Messinien a eu un impact majeur dans l'évolution et la distribution des espèces. La biodiversité méditerranéenne actuelle n'est donc pas répartie au hasard ; elle se concentre notamment dans les zones refuges, territoires où des populations végétales ou anima-

les ont pu persister durant les sévères changements climatiques de la fin du Pliocène (vers 2,5 Ma) et du Pléistocène. Ces refuges se localisent en particulier sur les îles, dans les falaises et les gorges, là où règnent des conditions environnementales plus stables et une importante humidité atmosphérique locale.

Schématiquement, deux types de refuges peuvent être distingués. Tout d'abord les refuges passifs, qui n'ont pas favorisé la migration d'espèces et abritent des végétaux relictés d'origine tertiaire. Ces espèces nécessitent pour la plupart des conditions élevées de températures et d'humidité (espèces mégathermes) ; c'est le cas des divers représentants de la famille - essentiellement tropicale - des *Gesneriaceae*, piégés en Méditerranée, dans quelques gorges des Balkans ou des Pyrénées orientales (*Harberlea*, *Jankaea*, *Ramonda*). Ces espèces anciennes (paléoendémiques) constituent des témoins biogéographiques de premier ordre : en prenant en compte leurs affinités phylogénétiques, il devient alors possible de retracer leurs voies de colonisation et les épisodes de fragmentation d'aire à l'origine de la distribution d'un genre végétal (cas des saxifrages, des campanules...). Les refuges actifs, de leur côté, se caractérisent par une grande richesse en arbres caducifoliés et en herbacées tempérés ou thermophiles, et ils ont joué un rôle déterminant dans la dynamique de reforestation initiée vers 13 000 B.P (B.P = Before Present, avant le Présent).



Woodwardia radicans.

“Ce patrimoine biologique s'avère aujourd'hui fragilisé par la rapidité et l'ampleur des changements environnementaux”

Les zones refuges, pivots de la biodiversité méditerranéenne

Une synthèse des données génétiques, obtenues en fonction de la localisation et de l'histoire biogéographique des populations végétales (phylogéographie), nous a permis d'identifier en région méditerranéenne une cinquantaine de refuges phylogéographiques (Médail & Diadema, inéd.). Ces zones sont déterminantes dans l'organisation et l'originalité de la biodiversité méditerranéenne actuelle et pour la conservation de pools uniques de gènes (Figure 1). Les grandes péninsules épargnées par le front glaciaire (Ibérie, Italie, Balkans) jouent un rôle clé. Il se dessine aussi une séparation longitudinale

de la répartition des refuges, avec des refuges plus nombreux (32) et fragmentés à l'ouest du bassin méditerranéen, et des refuges orientaux de superficie plus importante mais moins nombreux (18). Ces résultats rejoignent ceux obtenus par B. Fady (INRA Avignon) sur les conifères, possédant une diversité génétique presque deux fois plus faible en Espagne et au Maghreb qu'au Moyen-Orient. La structuration est-ouest observée n'est pas liée à des pressions humaines différentes, mais semble plutôt imputable à l'impact plus élevé des glaciations dans la partie occidentale du bassin méditerranéen.



Anémone palmée.



1 Beira litoral	11 S. Pyrenees	21 N. Calabria	31 C. Greece (Pindos)	41 Israel/Palestine
2 Estremadura	12 S.E. Pyrenees	22 Sicilia	32 Peloponese	42 Cyprus
3 Algarve	13 S. Cévennes	23 Aspromonte	33 Crete	43 Cyrenaic (Lybia)
4 Cadiz/Algeciras region	14 Mont Ventoux	24 S. Puglia	34 Izmit region	44 Kroumiria/Cap Bon
5 Sierra Morena	15 Gorges du Verdon	25 Gargano	35 Bozi/Aydin dags	45 Petite Kabylie
6 Sierra Cazorla/Segura	16 Maritime Alps	26 N. Istria	36 S.W. Anatolia	46 Grande Kabylie
7 Sierra Nevada/Almeria	17 Corsica	27 Velebit mountains	37 C. Taurus	47 W. Atlas Tellien
8 Balearic islands	18 Sardinia	28 S. Bosnia/Biokovo	38 E. Taurus	48 Rif mountains
9 Ebro valley	19 Alpi Apuani	29 Montenegro	39 Amanus	49 Moyen Atlas
10 Sistema central	20 Napoli region	30 Olympe/Katalympos	40 Lebanon range	50 W. Anti Atlas

FIGURE 1. Carte de distribution des 50 refuges glaciaires principaux, identifiés en région méditerranéenne (limite en pointillés), grâce aux études de la distribution spatiale de la variation génétique (phylogéographie) chez les populations de 75 végétaux (d'après Médail & Diadema, inéd.).

Ces résultats sont importants à considérer pour mieux comprendre l'évolution et l'adaptation des végétaux et de leurs populations face aux changements environnementaux. En situation de refuge, les végétaux ont pu survivre durant plusieurs cycles de glaciations, migrer et se subdiviser durant les périodes glaciaires, mais se réunir et s'hybrider pendant les interglaciaires. Ces phénomènes ont provoqué des divergences ou des mélanges de génomes qui ont donné naissance à de nouveaux végétaux endémiques récents, géographiquement séparés mais écologiquement voisins (endémovariants).

Un héritage biologique menacé

L'ancienneté de l'impact humain a cependant eu de profondes conséquences sur la structure des paysages méditerranéens et dans la distribution des espèces. S'il a traversé avec plus ou moins de succès le crible des grandes crises environnementales du passé, ce patrimoine biologique s'avère aujourd'hui fragilisé par la rapidité et l'ampleur des changements environnementaux. A l'heure actuelle, se dessine une crise majeure, explicable par la grande disparité entre l'ampleur de la perte des habitats naturels et le pourcentage réduit des aires protégées. Les multiples impacts anthropiques menacent fortement cet héritage biologique et évolutif unique, car il ne subsisterait que 5 % de végétation qualifiée de naturelle.

Afin d'identifier les régions de plus haute priorité de conservation au niveau mondial, des "points-chauds" (hotspots) de biodiversité ont été définis. Secteurs de plus forte richesse en espèces et en endémiques, ils apparaissent aussi comme les plus menacés par l'homme. Trente quatre hotspots ont été recensés dans le monde par l'ONG Conservation International, dont celui du bassin méditerranéen. Mais à l'intérieur même d'un hotspot, cette biodiversité est inégalement répartie, et à une échelle spatiale plus fine, on peut distinguer des hotspots régionaux. Sur cette base, une dizaine de hotspots péri-méditerranéens ont été identifiés : ils abritent environ 5 500 végétaux endémiques, soit 44 % de la richesse floristique méditerranéenne répartie sur 22 % des terres. La localisation de ces hotspots régionaux méditerranéens coïncide nettement avec celle des zones refuges, et ils abritent d'ailleurs la majorité des ligneux méditerranéens endémiques à aire de répartition restreinte.

Par ailleurs, il existe une étroite concordance entre les zones densément peuplées et la cin-



Maquis thermo-méditerranéen à euphorbe arborescente et olivier sauvage.

quantaine de refuges phylogéographiques identifiés (Figure 1). Près de 25 % des refuges se situent sur le littoral, là où les densités démographiques sont les plus fortes (supérieures à 250 hab./km²). La majorité des refuges (83 %) se caractérise par une densité de population dépassant 50 hab./km², valeur un peu supérieure à la densité démographique moyenne des pays méditerranéens (47 hab./km²). Ces résultats corroborent plusieurs études montrant que les secteurs de plus haute biodiversité subissent les plus forts impacts humains.

“ Une démarche constructive devrait tendre vers une réelle coexistence entre l'homme et la biodiversité méditerranéenne, mais le défi reste complexe. ”

La place de l'homme dans l'environnement méditerranéen, par ses impacts et ses choix de gestion, détermine les dynamiques des écosystèmes et la magnitude des phénomènes de raréfaction ou d'extinction des espèces. Ainsi, si le bassin méditerranéen constitue un hot-

spot de biodiversité, il est aussi un hotspot de croissance démographique humaine, ce qui pose d'inévitables problèmes de conservation. Dès lors, seule une gestion globale et intégrée de la biodiversité, depuis les gènes jusqu'aux paysages écologiques, incluant les liens complexes entre l'homme et le vivant, sera susceptible d'entraver l'érosion de ce capital biologique. Déconnecter la préservation de la nature de l'homme s'avère cependant impossible. Depuis deux cents ans, l'impact humain est tel que l'on parle parfois d'anthropocène, pour qua-

lifier cette nouvelle époque où l'empreinte écologique de l'homme est omniprésente. On doit donc cesser d'opposer les préoccupations économiques, sociales et politiques aux nécessités écologiques de préservation du vivant. Une démarche construc-

tive, et probablement la seule, devrait tendre vers une réelle coexistence entre l'homme et la biodiversité méditerranéenne, mais le défi reste complexe dans ce creuset multiforme de civilisations et d'évolution du vivant.



Viperine.



Alexandre MEDVEDOWSKY, *Président*
Jean-Louis JAUBERT, *Directeur Général*
Pierre CHOVELON, *Directeur du Développement*
Olivier SANA, *Communication*

Tél : 04 42 97 17 00

Fax : 04 42 97 17 07

Email : info@europole-med-arbois.org

www.europole-med-arbois.org

EUROPOLE MÉDITERRANÉEN DE L'ARBOIS
Domaine du Petit Arbois - BP 67
13545 Aix-en-Provence Cedex 04