

NATURALITÉ ET BIODIVERSITÉ : DES RELATIONS À PRÉCISER POUR PENSER LA VALEUR DE CONSERVATION DES ÉCOSYSTÈMES EN LIBRE ÉVOLUTION

LOÏS MOREL^a – SIMON CHOLLET^a

Bien que l'on retrouve rarement dans la littérature scientifique des propos opposant directement les approches conservatoires recherchant le développement de la biodiversité, à celles visant à favoriser la naturalité, ces questions sont parfois posées de manière assez manichéenne dans les cercles gestionnaires et naturalistes lorsque la perspective du laisser-faire et de la libre évolution est proposée comme stratégie de conservation d'un site. Ainsi, il nous faudrait choisir : la naturalité et l'altérité dont elle est porteuse ou la biodiversité et les services qu'elle assure. Dans la vieille Europe de l'Anthropocène, nous ne pourrions avoir les deux, tant les écosystèmes historiques ont été modifiés par l'homme, les condamnant à une forme d'assistantat pour se substituer aux processus écologiques qui — à l'origine — permettaient le maintien des cortèges spécialisés tels que ceux des milieux pionniers ou des forêts primaires disparues.

Dans cette perspective, l'afforestation spontanée qui résulte des stratégies de laisser-faire peut être envisagée de deux manières. D'un côté, considérant qu'elle présente peu d'intérêt du point de vue biologique, elle est perçue comme une menace pour la conservation des milieux agropastoraux traditionnels, dont les richesses spécifiques favorisées par l'entretien d'un régime de *perturbation intermédiaire* les érigent aux palmarès des *hotspots* de biodiversité (figure 1a, p. 294). C'est l'héritage d'une pensée conservacionniste qui considère caduque et anachronique de penser la valeur patrimoniale à travers la dualité homme / nature : l'homme est un vivant parmi les vivants et les écosystèmes qu'il a modifiés durant des siècles n'ont pas moins de valeurs que ceux d'hypothétiques jardins d'Eden qu'il aurait oubliés (Lévêque, 2017). Dès lors, la protection d'un *tout échappant à la volonté de l'homme* ne fait plus sens et il devient plus rationnel et plus censé de se concentrer sur la seule diversité biologique.

Une autre manière d'envisager le laisser-faire considère au contraire que le pilotage des écosystèmes et leur biodiversification⁽¹⁾ n'est pas toujours possible ni souhaitable : en effet les échecs sont nombreux (la diversité biologique continue de régresser, même au sein de l'Europe qui s'est pourtant dotée de nombreux outils de conservation plus ou moins interventionnistes) et penser la conservation uniquement à travers le prisme comptable de la biodiversité apparaît souvent comme trop réducteur (*quid* des milieux *naturellement* peu diversifiés ainsi que des fonctions, des espèces et des habitats ordinaires ?). Dans ce contexte, il a alors été proposé de rechercher (aussi) la valeur des écosystèmes dans l'altérité, l'autonomie et la spontanéité des processus écosystémiques. Pour le dire autrement, nous n'aurions pas seulement besoin « de » *biodiversité*, mais aussi « de » *nature*, peu importe de quoi elle est faite. C'est l'idée encapsulée dans les concepts de féralité

^a Université de Rennes 1, F-35000 Rennes, France

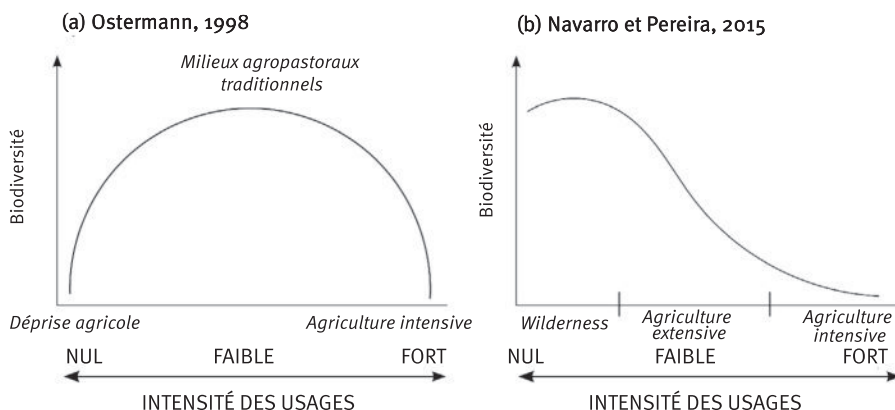
(1) C'est-à-dire la recherche systématique d'un niveau élevé de biodiversité (que ce soit en termes spécifique, écosystémique, génétique voire fonctionnel).

ou de nouveaux écosystèmes, où il n'est plus seulement question de valoriser des états proches de références historiques mais aussi la résilience et les processus autogéniques des écosystèmes qui de plus assurent plusieurs services majeurs tels que le stockage de carbone, la conservation d'un potentiel évolutif ou la régulation des flux hydriques (Schnitzler & Génot, 2012 ; cf. aussi leur article dans le présent numéro).

En parallèle de ces deux paradigmes volontairement mis en tension ici⁽²⁾, une troisième voie a émergé au cours de ces dernières décennies pour prendre la forme d'une vision qui se veut plus fédératrice et considère que la biodiversité comme la naturalité sont deux qualités qui peuvent bénéficier des stratégies de laisser-faire. Cette voie c'est celle du ré-ensauvagement (*rewilding*)⁽³⁾ qui fait l'hypothèse qu'en retrouvant une certaine spontanéité, les écosystèmes peuvent recouvrir plus facilement l'abondance et la diversité qui caractérisent les systèmes vivants (Cochet & Kremer-Cochet, 2020).

FIGURE 1 **CONCEPTUALISATION DES RELATIONS ENTRE LES GRADIENTS D'USAGES**
(qui peuvent être considérés comme une approximation de la naturalité)
ET LA BIODIVERSITÉ AUX ÉCHELLES LOCALES (a) ET RÉGIONALES
SI LES EXTINCTIONS DE L'HOLOCÈNE N'AVAIENT PAS EU LIEU (b)
 (adapté de Pereira & Navarro, 2015)

À l'échelle locale, il est ainsi considéré que les milieux agropastoraux soumis à un régime de *perturbation intermédiaire* sont potentiellement plus riches que les milieux en libre évolution (cf. Ostermann, 1998 in Russo, 2007). Cette relation a été principalement mise en évidence dans le cas des organismes sessiles (comme les plantes), même si d'autres cas ont été rapportés (Navarro & Pereira in Pereira & Navarro, 2015). À une échelle régionale en revanche, cette relation apparaît différente surtout si l'on adopte une vision historique plus large en prenant comme référence temporelle les écosystèmes forestiers qui se sont développés en Europe continentale à partir de la dernière période glaciaire (\pm 12000 BP). Ces écosystèmes, qui sont restés exempts d'influences anthropiques majeures au moins jusqu'à la sédentarisation des sociétés (\pm 6000 BP), nous apparaissent en effet — à la lumière des archives paléocéologiques — comme moins contraints et plus diversifiés (notamment au regard de la grande faune — Auroch, Bison, Élan, Loup, Lynx, Ours, Tarpan... — dont la présence au cours du Néolithique sont attestées en Europe de l'Ouest ; Carcaillet & Talon, 2003).



(2) Dans les faits, les sites en libre évolution — potentielle ou effective — ne recouvrent pas systématiquement des enjeux patrimoniaux.
 (3) Il existe plusieurs courants de ré-ensauvagement dont les principaux sont : le ré-ensauvagement passif (*passive rewilding*), qui consiste à laisser un territoire évoluer naturellement suite à l'arrêt des activités humaines, et le ré-ensauvagement trophique (*trophic rewilding*) dont l'idée est de réintroduire des organismes, principalement des animaux de grandes tailles, considérés comme clés dans le fonctionnement des écosystèmes, afin de pouvoir ensuite rétablir le fonctionnement autonome des écosystèmes (pour plus de détails voir Pettorelli *et al.*, 2019).

Ici, les références historiques sont de nouveau convoquées mais elles sont déplacées de la période préindustrielle vers des périodes plus anciennes (du Pléistocène à la fin de l'Holocène ; Pettorelli *et al.*, 2019) afin de tenir compte de la richesse écologique des écosystèmes passés que nous aurions oubliée de génération en génération (c'est le phénomène d'*amnésie écologique*). Ainsi, selon cette vision, la biodiversité est potentiellement plus importante lorsque les forçages anthropiques sont réduits au point de ne plus influencer la trajectoire des écosystèmes (figure 1b, p. 294).

Ce rapide survol de ces visions plus ou moins opposées, nécessairement caricaturales, peut nous amener à formaliser un constat qui sera pour nous la base des réflexions que nous tenons ici : les relations entre la naturalité et la biodiversité ne font pas consensus chez les gestionnaires d'espaces et chez les scientifiques⁽⁴⁾. Or, comprendre comment la naturalité influence la structuration et la dynamique de la biodiversité représente un enjeu de connaissance important dans le contexte actuel, où les solutions basées sur la nature (*nature-based solutions*) sont de plus en plus mises en avant pour répondre aux enjeux des changements globaux (voir par exemple Mori, 2020). Elles sont présentées comme des alternatives plus efficaces, moins coûteuses et moins énergivores que les approches interventionnistes (par exemple plantations versus afforestation spontanée) et seraient plus en adéquation avec la demande sociétale croissante, en Occident du moins, de transformation de nos rapports au vivant et à *la part sauvage du monde* (Maris, 2018 ; voir article Maris & Beau dans le présent numéro). Une analyse de la littérature scientifique peut-elle nous éclairer sur ces interrogations ainsi (re)formulées ? C'est la question à laquelle nous proposons ici quelques éléments de réponse.

LA POLYSÉMIE DU CONCEPT DE NATURALITÉ DANS LA LITTÉRATURE (ÉCOLOGIQUE) REND LA SYNTHÈSE DES CONNAISSANCES DIFFICILE

Une recherche dans les bases de données bibliographiques internationales nous apprend que la naturalité est un concept qui a des racines relativement anciennes (début des années 1990). Cependant, le premier constat qui apparaît après un rapide tour d'horizon de cette littérature scientifique est la grande polysémie du concept de naturalité. En effet, malgré l'existence d'une définition intuitive assez bien acceptée qui décrit la naturalité comme la qualité des écosystèmes d'être proche d'un état naturel (c'est-à-dire pas ou peu influencé par des forçages anthropiques ; Guetté *et al.*, 2018), plusieurs auteurs pointent des difficultés pour l'évaluer de manière pratique (voir par exemple Winter, 2012). Ainsi, comme l'expliquait déjà Machado (2004), une partie de ces difficultés vient du fait que le terme naturalité peut à la fois faire référence à une valeur de conservation (issu d'un sens à l'origine principalement philosophique) et à un paramètre ou un état descriptif des écosystèmes (issu d'un sens plus écologique). L'utilisation du même terme pour désigner ces deux significations peut ainsi participer à la confusion que l'on retrouve parfois dans la littérature (Machado, 2004). Afin d'éviter ces confusions, et en particulier afin de pouvoir évaluer le lien qui existe entre naturalité et biodiversité, nous pensons qu'il est nécessaire de dissocier ces deux dimensions. Par souci de clarification, nous proposons, en référence au vocabulaire statistique, de considérer la naturalité à la fois comme une variable dépendante (c'est-à-dire que l'on cherche à expliquer) et qui peut donc comprendre divers indicateurs, tels que des données de biodiversité (par exemple diversité, patrimonialité et degrés de spécialisation des espèces), des paramètres environnementaux (par exemple hétérogénéité des habitats, complexité structurale, surfaces...) ou des informations relatives à la dimension philosophique et émotionnelle (« sentiment de nature »), mais également comme variable indépendante (= explicative). Dans ce dernier cas, la naturalité servira à expliquer les variations d'une variable dépendante, comme différentes métriques de

(4) À titre d'exemple, l'hypothèse de la perturbation intermédiaire, encore souvent évoquée pour justifier la nécessité d'intervenir pour favoriser la diversité biologique, ne fait pas consensus dans la littérature scientifique. Pour certains auteurs, elle ne résisterait pas à l'épreuve des faits et de la modélisation et devrait donc être abandonné (Fox, 2013).

biodiversité telles que la richesse en espèces aux échelles locales et globales (diversité *alpha* et *gamma*) ou la dissimilarité inter- et intracommunauté (diversité *beta*)⁽⁵⁾. Dans la suite de cet article, nous ne nous intéresserons à la naturalité uniquement comme variable indépendante, et nous n'évoquerons pas les différents indicateurs qui ont été développés afin de la quantifier (voir article Savoie *et al.* dans le présent numéro).

Une conséquence supplémentaire du flou sémantique qui règne autour du concept de naturalité dans la littérature est que l'utilisation de ce terme dans les recherches bibliographiques conduit à l'omission d'un nombre important de travaux qui pourtant devraient clairement être rapprochés de cette thématique. Ainsi, dans les résultats de nos requêtes bibliographiques, des articles clés sur les conséquences de la gestion ou de l'ancienneté sont absents des résultats, alors qu'il est absolument fondamental d'intégrer ces résultats si l'on veut comprendre comment la naturalité influence la biodiversité forestière. Pour parvenir à appréhender les effets de la naturalité, il apparaît donc nécessaire de la décomposer en éléments de base, correspondant à différentes dimensions qui ont été précédemment étudiées de manière indépendante. Dans un article récent, Guetté *et al.* (2018) font eux aussi le constat de la polysémie du terme de naturalité et de la profusion des métriques pour la mesurer. Dans un but opérationnel, ils proposent de décomposer la naturalité en trois grands gradients : l'intégrité biophysique, la continuité spatiotemporelle et la spontanéité (cf. les articles de Gosselin *et al.*, et de Benest *et al.* dans le présent numéro). Pour répondre à l'objectif que nous nous sommes fixés, à savoir de proposer un cadre conceptuel pour faciliter l'étude des effets de la naturalité sur la biodiversité, il nous semble que la continuité spatiotemporelle et la spontanéité correspondent aux deux composantes élémentaires de la naturalité. Nous choisissons ici de ne pas traiter l'intégrité biophysique, car cette dernière étant définie par les auteurs simplement comme l'inverse de l'hémérobie⁽⁶⁾, elle est, selon nous, une conséquence plutôt qu'une cause, et ne fait donc pas partie des facteurs structurant la biodiversité. Dans la suite de l'article, nous allons donc essayer de faire un état des lieux des connaissances expliquant comment les deux grands gradients de naturalité (continuité spatiotemporelle et spontanéité) influencent la biodiversité forestière. Notre objectif n'est pas ici de faire une revue exhaustive de la littérature scientifique, cela étant presque impossible vu la non-uniformité des termes utilisés, mais plutôt de proposer un cadre de réflexion sur le sujet, en nous basant sur les connaissances disponibles, mais également de pointer les manques de connaissances qui jusqu'à présent persistent.

SYNTHÈSE DES CONNAISSANCES SUR LES EFFETS DES DIFFÉRENTES COMPOSANTES DE LA NATURALITÉ SUR LA BIODIVERSITÉ FORESTIÈRE

Les continuités spatiotemporelles

Classiquement, les effets des continuités spatiales et temporelles sont des sujets étudiés respectivement par l'écologie du paysage et l'écologie historique. Par le passé, l'ensemble de ces recherches n'ont pas systématiquement été rapprochées de la thématique de la naturalité. Pourtant, en Europe de l'Ouest au moins, il semble évident, d'après les travaux paléoécologiques, que l'état écologique qui a prédominé pendant la mise en place des massifs forestiers durant le Quaternaire est une importante continuité spatiotemporelle forestière. Ainsi, depuis le début du Pléistocène il y a quelque 2,6 millions d'années, à chaque phase interglaciaire, des assemblages forestiers

(5) Par souci de simplification et de concision, la majorité des exemples présentés dans l'article abordent la biodiversité à l'échelle des communautés écologiques au niveau taxonomique. Les autres composantes de la diversité biologique — les échelles génétique et écosystémique ainsi que les dimensions fonctionnelle et phylogénétique — sont évoquées plus ponctuellement, illustrant la diversité des réponses du vivant à la naturalité et l'intérêt de poursuivre de telles recherches scientifiques et d'en dresser des synthèses.

(6) Hémérobie : terme fréquemment utilisé dans la littérature anglo-saxonne, qui désigne le degré d'impact humain sur un système naturel ; l'hémérobie est souvent évaluée en comparant le type de végétation observée avec celui que l'on pourrait attendre si l'écosystème n'avait pas été soumis à l'influence anthropique.

présentant de grandes similitudes avec nos systèmes forestiers actuels recolonisaient l'ensemble de l'Europe à l'exception de certaines zones aux conditions stationnelles rendant la croissance des arbres impossible (Birks & Tinner, 2016). Même s'il est maintenant évident que la recolonisation forestière de l'Europe suite au dernier maximum glaciaire, il y a 20 000 ans, a été fortement modifiée par les activités humaines, il est également démontré que c'est principalement au cours des six derniers millénaires que la couverture forestière a été fortement réduite par nos ancêtres (Zanon *et al.*, 2018). Par conséquent, si nous souhaitons comprendre les liens entre naturalité et biodiversité forestière, il est nécessaire de commencer par examiner les conséquences de la réduction des continuités spatiotemporelles puisque les faunes et les flores actuelles se sont mises en place dans un contexte de fortes connectivités forestières (voir article Robin dans le présent numéro).

- *Les continuités spatiales*

L'intérêt pour comprendre les conséquences de la fragmentation des habitats forestiers, c'est-à-dire d'une réduction de la continuité spatiale, sur la faune et la flore est relativement ancien, et il existe désormais une très large littérature montrant son rôle sur la structuration de la biodiversité forestière (Honnay *et al.*, 2005 ; Haddad *et al.*, 2015). L'idée sous-jacente est que des petits *patches* d'habitats ne peuvent accueillir que de petites populations, qui par conséquent sont plus soumises à la stochasticité démographique et donc, *in fine*, possèdent un risque d'extinction locale plus élevé, ceci même si la qualité de l'habitat est optimale pour l'espèce considérée (Honnay *et al.*, 2005). Cette probabilité d'extinction est d'autant plus élevée que les *patches* sont isolés les uns des autres car peu d'individus immigrants pourront venir coloniser et renforcer les populations locales (Haddad *et al.*, 2015). De plus, la diminution de la taille des populations et l'augmentation de l'isolement ont des conséquences bien connues en génétique des populations avec en particulier un déclin attendu de la diversité génétique lié à l'augmentation de la dérive, de la consanguinité et la réduction de la migration. La conséquence ultime de cette diminution de la viabilité génétique des populations dans les petits fragments isolés est également l'extinction locale, ce qui conduit par conséquent à un changement de composition des communautés. Une étude récente de plusieurs populations européennes de loir gris (*Glis glis*) a ainsi permis de montrer que la structure génétique de ce mammifère forestier est fortement influencée par les déboisements anthropiques, du fait qu'ils peuvent conduire à de nombreuses extinctions locales (Michaux *et al.*, 2019). Ces extinctions locales sont maintenant bien documentées, aussi bien pour la faune que pour la flore ou les champignons (Haddad *et al.*, 2015). En plus de cet effet direct de la fragmentation et de l'isolement, de nombreux travaux ont pu mettre en évidence des réactions en cascade liées aux extinctions locales. Ainsi les études montrent que, pour la flore du sous-bois, l'un des effets négatifs majeurs de la fragmentation est indirect, car lié au déclin de la pollinisation, en raison de la difficulté des pollinisateurs à se maintenir dans des *patches* isolés et de petite taille (Aguilar *et al.*, 2006). Une autre évidence que l'on peut tirer de la littérature est que, s'il existe bien globalement un effet négatif de la fragmentation et de l'isolement pour la biodiversité forestière, les différences entre taxons sont très importantes. Ainsi, chez les plantes, les espèces les plus négativement affectées par la diminution de la continuité spatiale sont les espèces clonales spécialistes des forêts⁽⁷⁾ qui sont caractérisées par une faible taille, une production de grosses diaspores en faible quantité, une pollinisation par les insectes et une faible persistance de la banque de graines (Kolb et Diekmann, 2005). Chez les vertébrés, les différences de sensibilité à la diminution de la continuité spatiale sont également importantes et il a pu être démontré que les espèces spécialistes et rares y sont particulièrement sensibles (Keinath *et al.*, 2017). Un dernier élément important lié à la continuité spatiale est la modification des conditions biophysiques liées à l'augmentation de la surface des bordures. En effet, réduire la continuité spatiale amène nécessairement à augmenter la proportion d'habitat forestier soumis aux effets bordures (*edge effect*) et donc à modifier la

(7) Les espèces clonales sont des plantes qui se reproduisent principalement par multiplication végétative à partir d'un seul individu ; tous les individus sont alors génétiquement identiques. Ici, il s'agit d'espèces spécialistes de forêts (qui ne vivent presque exclusivement dans des habitats forestiers) telles que le Muguet (*Convallaria majalis*) ou l'Aspérule odorante (*Galium odoratum*).

distribution des organismes qui vivent en forêt. Ainsi, il a pu être montré que de nombreuses espèces présentent une distribution non aléatoire dans les forêts, certaines étant typiques des bordures (jusqu'à 700 m de distance de la lisière) alors que d'autres, au contraire, se retrouvent préférentiellement à l'intérieur des forêts (Haddad *et al.*, 2015).

Pour résumer, la littérature scientifique produite ces dernières décennies illustre clairement que la continuité spatiale est un facteur-clé de la naturalité des écosystèmes forestiers, qui influence fortement la distribution et la structuration de la biodiversité forestière. Les forêts vastes et continues, qui ont donc un degré de naturalité élevé pour cette dimension, accueillent des communautés biologiques généralement plus complètes, plus complexes, plus typiques et plus spécialisées (par exemple les grandes forêts némorales⁽⁸⁾ d'Europe centrale qui accueillent plusieurs grandes espèces de prédateurs et d'herbivores qui ont besoin de très vastes surfaces pour assurer leurs cycles biologiques ; Cochet & Kremer-Cochet, 2020). Augmenter la continuité spatiale entre les boisements peut donc être un levier d'action pour éviter le déclin de la biodiversité forestière, en particulier dans les zones de fragmentation extrême telles que dans le Nord-Ouest de la France. Cependant une telle augmentation de la connexion entre les forêts permettra de limiter les conséquences négatives⁽⁹⁾ uniquement pour celles liées à la réduction de la dispersion mais restera bien entendu inefficace concernant les modifications des conditions abiotiques.

- *Les continuités temporelles*

Contrairement aux travaux sur la continuité spatiale, ceux concernant les continuités temporelles ont plus souvent été mis en relation avec la naturalité (voir le numéro thématique de 2017 de la *Revue forestière française* sur les forêts anciennes) et dans certains cas, la naturalité est même considérée comme un synonyme de l'ancienneté. L'ancienneté se réfère à la continuité temporelle de l'état boisé, c'est-à-dire au maintien dans le temps de l'usage forestier du sol. Les forêts anciennes sont généralement considérées comme des forêts à plus forte naturalité, du moins en Europe où les forêts dites originelles (ou primaires), au sein desquelles les activités humaines sont restées marginales, ont largement diminué depuis le Néolithique pour n'exister plus que sous la forme de reliques (soit 0,7 % du territoire européen, Sabatini *et al.*, 2018)⁽¹⁰⁾. Cette vision résulte du constat que le maintien de la continuité temporelle forestière est un facteur explicatif important de la structure et de la composition des communautés d'espèces des forêts (Bergès et Dupouey, 2017). Alors que la comparaison entre forêts anciennes et récentes (issues par exemple de l'abandon de zones cultivées) montre qu'après environ 100 ans la majorité des espèces d'arbres typiques (Chênes, Hêtre, Tilleuls ou Érables...) seront de retour, ceci est loin d'être le cas pour la flore herbacée (Hermey et Verheyen, 2007). Ainsi, certaines espèces du sous-bois sont donc significativement plus fréquentes en forêts anciennes et présentent des caractéristiques écologiques (traits ou stratégie de vie) particulières. C'est le cas par exemple du Muguet (*Convallaria majalis*), espèce à large amplitude écologique d'Europe de l'Ouest mais que l'on retrouve préférentiellement dans des forêts où la continuité forestière s'est maintenue depuis plus de deux siècles⁽¹¹⁾ (Dupouey *et al.*, 2002a). Comment expliquer la rareté relative de ces espèces spécialistes des forêts anciennes dans les forêts récentes ? Deux facteurs principaux peuvent être impliqués : la limitation de dispersion et la limitation de recrutement. Dans le premier cas, ce qui expliquerait la faible occurrence des espèces spécialistes de forêts anciennes dans les forêts récentes ce sont les faibles capacités de colonisation de ces espèces. Dans la seconde hypothèse, à l'inverse, les espèces seraient capables

(8) Caractérise les zones où croissent les forêts caducifoliées ; la zone némorale est ainsi située entre la zone boréale (forêts de résineux) et méditerranéenne (forêts sclérophylles).

(9) Si la matrice paysagère reste perméable et permet aux espèces de s'y déplacer sans trop de contraintes. À l'inverse, des *patches* forestiers relativement bien connectés mais situés dans un contexte très artificialisé (par exemple dense tissu urbain, agriculture intensive) resteront difficiles à coloniser pour de nombreux organismes.

(10) Il est à noter que les forêts anciennes ne sont pas nécessairement exemptes d'influences anthropiques et peuvent avoir été aussi fortement modifiées du fait de la sylviculture et des usages extractivistes passés (chasse, glanage...).

(11) La période de deux siècles est souvent utilisée en France car elle correspond à la disponibilité des cartes anciennes d'occupation des sols telles que les cadastres napoléoniens. Il ne s'agit donc pas d'un seuil écologique mais plutôt une limite liée à une disponibilité en matériaux historiques. Pour cette raison les dates utilisées pour définir les forêts anciennes diffèrent entre les pays.

de disperser dans les forêts récentes mais les modifications des conditions écologiques, en particulier édaphiques, par des usages anthropiques anciens, empêcheraient l'installation et donc la croissance de ces espèces. Bien que l'influence relative de ces deux contraintes dépende des contextes, les résultats convergents de nombreux travaux semblent indiquer que la limitation de dispersion joue un rôle prédominant dans ces différences entre forêts anciennes et récentes (voir Bergès & Dupouey, 2017 et références). C'est principalement grâce à des expériences de transplantation qu'il a été possible d'obtenir ces résultats. Ainsi, l'apport de graines ou d'individus dans des forêts récentes permet de montrer que la croissance des espèces typiques des forêts anciennes est possible, ce qui démontre que leur absence dans les forêts récentes est due à leur incapacité à s'y disperser, et non pas à y croître. Cependant, s'il semble que la limitation de dispersion est le facteur principal expliquant l'influence de la continuité temporelle, ceci ne veut pas dire que les modifications des conditions abiotiques ne peuvent pas aussi être à l'origine de changements importants de composition des communautés forestières. En effet, il est également évident dans la littérature que la rupture de la continuité forestière est à l'origine de modifications profondes du fonctionnement des sols (changement minéralogique et des communautés microbiennes) et que ceci peut avoir des conséquences à très long terme. Des travaux fondateurs ont ainsi pu mettre en évidence que les déboisements et les mises en culture à la période romaine avaient des conséquences persistantes sur la trophie et le pH des sols jusqu'à nos jours, et cela malgré un retour de la forêt depuis plusieurs siècles (Dupouey *et al.*, 2002b). Il est donc bien démontré que la mise en culture des sols forestiers a pour conséquence une modification de la disponibilité en nutriments, en particulier du phosphore, un élément souvent naturellement limitant de la croissance des plantes (Bergès & Dupouey, 2017). Bien que les évidences concernant la présence préférentielle de certaines espèces (végétales mais aussi animales⁽¹²⁾) dans les forêts anciennes soient nombreuses, ceci n'est bien entendu pas le cas de toutes les espèces, notamment les taxons moins spécialisés ou bénéficiant de grandes capacités de dispersion. Il faut de plus noter que cette classification entre espèces de forêt ancienne ou de forêt récente est variable selon les régions. Par exemple la Jacinthe des bois (*Hyacinthoides non-scripta*), considérée dans certains territoires comme une espèce spécialiste de forêt ancienne, peut être plus abondante dans les boisements récents d'autres régions hyperatlantiques où elle trouve son optimum écologique. Il apparaît ainsi clair, à la lumière de ces travaux, que l'ancienneté — une des composantes clés de la naturalité — peut influencer de manière très importante la structuration et la dynamique de la biodiversité à l'échelle d'un territoire. De fait, il apparaît essentiel de poursuivre ces recherches, notamment en complétant les listes régionales (faune et flore) afin de favoriser leurs prises en compte dans les documents de planification (trame verte et bleue par exemple).

La spontanéité écologique

Intuitivement, la spontanéité écologique est une composante qui semble fondamentale dans la définition de la naturalité. En effet, plus la spontanéité d'un écosystème (forestier) sera forte et plus sa composition et son fonctionnement pourront être qualifiés de naturel (*self-organized*). Dans la littérature scientifique, la spontanéité n'a cependant pas forcément fait l'objet de nombreux travaux. En tout cas, en Europe, son rapport à la naturalité n'a pas été systématiquement fait. L'une des raisons pour ce manque apparent de recherches sur le sujet nous semble provenir, une fois de plus, d'un problème sémantique puisque la spontanéité n'a que rarement été étudiée en tant que telle dans la littérature. Pourtant, comme le rappellent Guetté *et al.* (2018) dans leur proposition de définition, c'est la littérature anglophone qui fait le plus référence au terme de *wilderness* pour intégrer cette composante. Or la *wilderness* a fait l'objet de nombreuses investigations dans la littérature nord-américaine. Cependant, la majorité des travaux sur le sujet concerne une approche

(12) L'influence de la rupture de la continuité temporelle sur la faune et la flore non-vasculaire a été mis en évidence pour de nombreux groupes, même si l'intensité des effets diffère fortement d'un groupe à l'autre (Spake *et al.*, 2015 et section dédiée dans Bergès & Dupouey, 2017).

essentiellement philosophique alors que, du point de vue de l'écologie scientifique, la spontanéité peut être vue comme la simple absence d'intervention humaine dans le fonctionnement des processus écologiques. Pour comprendre les résultats disponibles sur le sujet, il nous semble là aussi nécessaire de décomposer le concept dans lequel nous distinguons deux dimensions importantes : la spontanéité de fonctionnement et la spontanéité d'assemblage (ou d'origine). Ainsi, alors que la première peut être rapprochée des travaux sur la non-gestion, la seconde, comme nous allons le voir par la suite, correspond à la non-intervention des humains dans la mise en place des assemblages d'espèces. Bien que ces deux dimensions de la spontanéité soient étroitement liées, il existe de nombreux cas où il en va autrement. Ainsi, une forêt non gérée peut avoir une origine anthropique comme par exemple d'anciennes plantations abandonnées et, à l'inverse, un boisement spontané peut être géré et exploité au bout de nombreuses décennies de libre évolution. Ce constat nous amène à l'idée d'une nécessaire distinction entre les deux composantes de la spontanéité pour mieux cerner les mécanismes en jeu dans les dynamiques de biodiversité.

- *Spontanéité de fonctionnement*

En forêt, il existe une grande variabilité des interventions de gestion possible, ce qui induit par conséquent un gradient des niveaux de spontanéité de fonctionnement. Ainsi, une forêt où les parcelles connaissent de multiples coupes d'éclaircie et où les âges d'exploitation sont faibles, présentera une faible spontanéité de fonctionnement. À l'inverse, les systèmes d'exploitation plus extensifs augmenteront fortement cette spontanéité, et la libre évolution totale représente le niveau le plus élevé de spontanéité de fonctionnement possible (au sens où les écosystèmes évoluent librement sans être contraints par des interventions déterminées⁽¹³⁾).

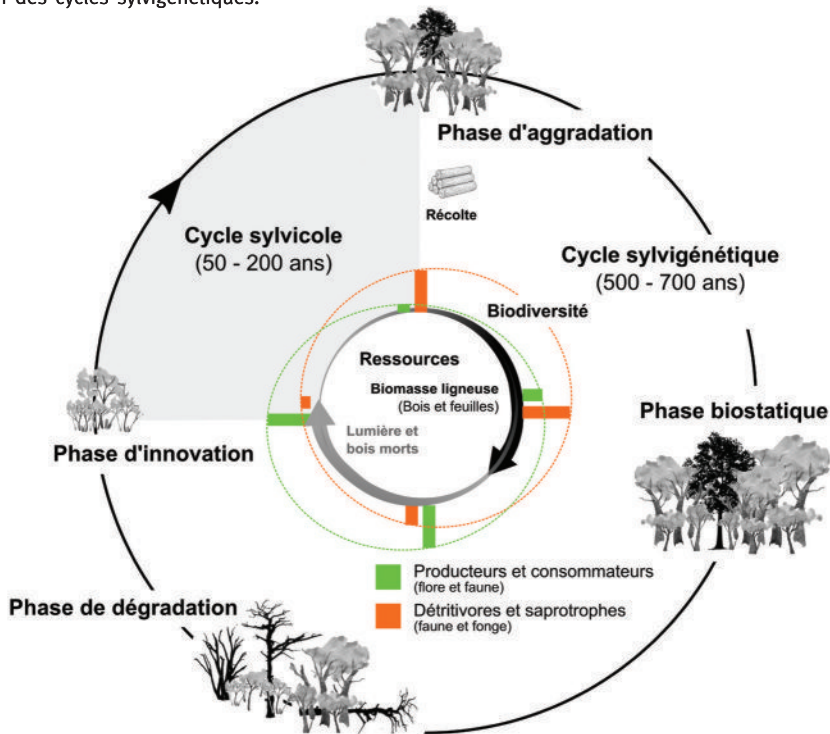
D'une manière générale, la comparaison entre forêts gérées et non gérées a mis en évidence un effet relativement faible mais significativement positif sur la richesse spécifique forestière (Paillet *et al.*, 2010). Un résultat important de ces travaux est que les effets positifs ou négatifs sur la richesse sont fortement dépendants des groupes taxonomiques considérés. Ainsi, il est maintenant bien démontré que les interventions de gestion forestière ont un effet négatif pour les organismes dépendants du bois mort ou des grands arbres (tels que bryophytes, lichens, champignons et coléoptères saproxyliques), des effets variables sur les oiseaux, et généralement des effets positifs pour les plantes du sous-bois (Paillet *et al.*, 2010). Toutefois, il est important de noter que la richesse spécifique n'est pas toujours une métrique pertinente pour évaluer la qualité écologique des écosystèmes ; à tout le moins elle doit être complétée d'autres indicateurs portant entre autres sur la composition et la représentativité des espèces. Par exemple en forêt de Compiègne, le passage répété des lourds engins de gestion forestière a modifié fortement le recouvrement des espèces herbacées, conduisant à une augmentation de la richesse spécifique locale du sous-bois entre 1970 et 2015, mais est à l'origine d'une homogénéisation des communautés principalement liée à la colonisation par des espèces généralistes au détriment des espèces spécialistes forestières, et ceci malgré l'absence de coupe sur la période (Closset-Kopp *et al.*, 2019).

Pour bien comprendre les conséquences de la sylviculture sur la biodiversité, il est important de s'intéresser à la maturité des peuplements forestiers, l'autre grande qualité (avec l'ancienneté) à prendre en compte pour penser la conservation des forêts (Cateau *et al.*, 2015). En effet, dans l'extrême majorité des cas en Europe de l'Ouest, l'exploitation forestière est réalisée à des stades relativement jeunes, presque systématiquement avant les stades de vieillissement, de sénescence et de mort des arbres qui composent la forêt (figure 2, p. 301). Ainsi, en France on considère que moins de 3 % de la surface forestière est couverte par des forêts matures, le reste correspondant à de jeunes forêts (Cateau *et al.*, 2015). De plus, il existe une forte disparité spatiale dans

(13) En revanche, il est évident que les trajectoires de ces écosystèmes restent influencées par les changements globaux induits par les activités humaines qui sont caractéristiques de l'Anthropocène tels l'augmentation du CO₂ et des polluants atmosphériques, l'homogénéisation des communautés biotiques due aux introductions d'espèces allochtones ou encore les modifications des flux hydriques à l'échelle des bassins versants.

FIGURE 2 REPRÉSENTATION DES CYCLES SYLVICOLE (LIÉ À L'EXPLOITATION ANTHROPIQUE) ET SYLVIGÉNÉTIQUE

Les phases de la dynamique forestière (selon Oldeman, voir Schnitzler & Génot, 2012) ainsi que les principales tendances de variation des ressources et de la biodiversité associée (richesse spécifique ici) sont précisées (adapté de Hilmers *et al.*, 2018). Au moment où les arbres atteignent l'âge d'exploitabilité, la diversité des espèces floristiques et faunistiques exploitant la biomasse vivante est assez faible en comparaison avec d'autres stades du fait d'une relative rareté des ressources. À l'inverse, les groupes saprotrophes sont bien représentés dans ces stades. Par la suite, dans les forêts non-gérées, après quelques siècles de libre évolution, les niveaux de diversité de ces deux grandes guildes d'organismes s'inversent du fait d'un changement de disponibilité des différentes ressources. L'on voit donc ici que les stades les plus riches en biodiversité (à l'échelle des espèces mais aussi au niveau fonctionnel) sont les stades jeunes et les stades de sénescence (Hilmers *et al.*, 2018), illustrant ainsi tout l'intérêt biologique qu'il y a à conserver des forêts en libre évolution permettant la pleine expression des cycles sylvigénétiques.



la répartition de ces forêts matures puisqu'une majorité se rencontre dans des zones peu exploitables comme les zones de forêts montagnardes ou subalpines, mais sont quasiment inexistantes dans les régions de plaines (où elles ne sont presque exclusivement présentes que sur des très petites surfaces dans les réserves intégrales et les îlots de sénescence). Les conséquences de cette réduction de la maturité des peuplements sur la biodiversité forestière ont fait l'objet de nombreux travaux et il est maintenant bien démontré que cette forte réduction de la durée du cycle sylvigénétique a des conséquences négatives pour de nombreux taxons (Cateau *et al.*, 2015). Ainsi, une exploitation dans les stades précoces de développement forestier conduit à une diminution importante de la quantité de bois mort (sur pied et au sol). Cette réduction a des conséquences négatives pour de nombreux organismes, en particulier ceux qui en dépendent pour leur cycle de vie tels que les insectes saproxyliques, la fonge⁽¹⁴⁾ (saprophyte en particulier) ou encore les bryophytes

(14) Champignon.

et lichens utilisant le bois mort comme substrat (Sandström *et al.*, 2019). Les études sur les seuils de bois mort nécessaire pour maintenir ces organismes montrent que, dans la majorité des cas, des volumes de minimum 50-60 m³/ha sont nécessaires [pour les coléoptères saproxyliques, les picidés, les champignons (et en particulier les polypores)]. En plus de la réduction du volume de bois mort, l'exploitation forestière, en réduisant la présence d'arbres âgés, réduit la disponibilité en dendromicrohabitats, ce qui est défavorable à de nombreuses espèces faunistiques (Larrieu *et al.*, 2012). D'une manière générale, des études ont pu montrer que plus la maturité des forêts augmente, plus les bénéfices pour les lichens, les plantes du sous-bois (dont les bryophytes et les fougères), les mollusques ou encore les oiseaux sont positifs (Moning & Müller, 2009).

À la suite de cette rapide synthèse, il semble évident qu'une augmentation de la spontanéité de fonctionnement *via* la réduction, voire la suppression, de l'exploitation forestière sur des surfaces plus importantes des forêts françaises (*a minima* au sein des aires naturelles protégées) est une nécessité pour favoriser la biodiversité sensible à cette dimension de la naturalité. S'il est clair que ce type de mesures peut avoir des effets positifs majeurs pour de nombreuses espèces spécialistes forestières, il faut cependant garder en tête que le temps de libre évolution nécessaire avant de constater ces effets peut être très long (plusieurs décennies à plusieurs siècles en fonction des contextes).

- *La spontanéité d'assemblage (ou d'origine)*

La seconde composante du gradient de spontanéité écologique — que nous proposons de nommer la spontanéité d'assemblage — correspond à l'*origine* de l'écosystème forestier. Il s'agit donc d'un gradient qui influence principalement les phases de recrutement et d'établissement des communautés d'espèces alors que la spontanéité de fonctionnement conditionne surtout les mécanismes de maintien de ces communautés recrutées. Ce gradient différencie ainsi les milieux boisés d'origine artificielle ou contrainte, tels que des plantations ou des peuplements sélectionnés par coupes, des habitats forestiers dont les communautés ont été recrutées spontanément au sein du pool local, sans forçages anthropiques directs ou indirects par suppression ou ajout d'espèces (figure 3, p. 303).

À l'exception de quelques rares forêts primaires relictuelles, ces forêts d'origine spontanée sont, dans leur très grande majorité des cas, des écosystèmes dé-domestiqués, en particulier d'anciennes terres agricoles, même si cela peut aussi concerner d'anciens terrains urbains, industriels ou militaires (Schnitzler & Génot, 2012). Ces abandons sont en général relativement récents (datant de la seconde moitié du XX^e siècle), mais nous savons qu'un certain nombre de forêts considérées comme anciennes sont en réalité des forêts secondaires datant de l'Antiquité ou de l'époque médiévale (Cateau *et al.*, 2015).

L'étude de ces phénomènes de dé-domestication d'anciens agrosystèmes n'est pas récente. La déprise agricole constitue même l'un des premiers champs d'investigation de l'écologie scientifique. On se reportera aux travaux fondateurs sur les successions végétales de Frédéric Clements, Henry Gleason et Frank Egler (Cramer & Hobbs, 2007) ou des pionniers de la conservation et de la pensée du sauvage tels Henry David Thoreau et Aldo Leopold. Par conséquent, si l'on s'accorde sur une définition large de ce qu'est la spontanéité d'assemblage, à savoir un processus opposé à celui d'anthropisation, où les forçages anthropiques sont absents ou marginaux, on pourra rassembler dans un même corpus de très nombreux travaux. Ici, il ne s'agit plus de polysémie mais de polysynonymie : les forêts spontanées seront indistinctement appelées « nouvelles »⁽¹⁵⁾,

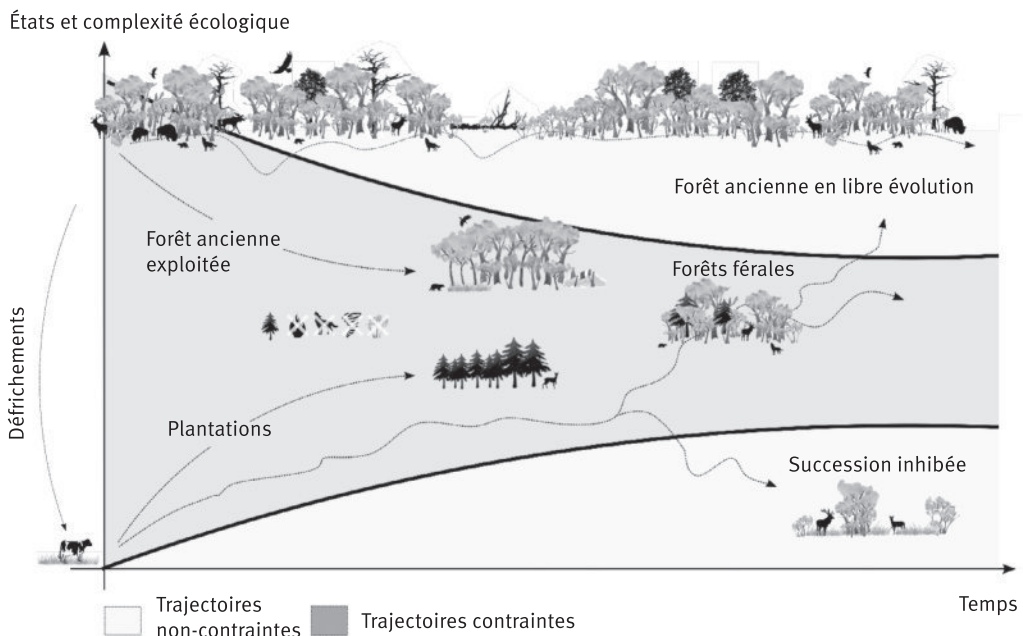
(15) Le concept de *novel ecosystems* a été proposé assez récemment par Hobbs *et al.* (2009). Il souligne le fait que certains écosystèmes soumis à de fortes influences anthropiques, telles que les friches agricoles par exemple, peuvent parfois diverger très fortement de leurs états historiques (tant en termes de composition que de fonctionnement) et que, par conséquent, il peut être utile de changer de système de référence pour penser l'écologie et la conservation de ces milieux.

« récentes », post-agriculture », « secondaires », « de déprise », « régénérées », « ré-ensauvagées », « (sub)naturelle », « maronnes »⁽¹⁶⁾...

Mais cette riche synonymie (qui est à relier avec la diversité des contextes historiques et sociétaux dans lesquels ces études ont été menées) masque en réalité des nuances importantes qui peuvent être à l'origine de confusions ou d'imprécisions dans la description et la compréhension des processus écologiques impliqués. Une forêt récente ou secondaire n'est pas nécessairement un espace abandonné, laissé en libre évolution. De même, la transition des stades d'enfrichement aux premiers stades boisés peut parfois prendre du temps en l'absence d'interventions, notamment du fait de mécanismes d'inhibition ou de blocages successionnels (contraintes édaphiques, stress hydrique, pression d'herbivorie, série régressive, invasions biologiques ; figure 3, ci-dessous). Dès lors, les effets de la spontanéité se confondent avec ceux des contingences historiques et environnementales, ce qui complique l'étude spécifique des réponses de la biodiversité à la spontanéité d'assemblage.

FIGURE 3
COMPARAISON DES TRAJECTOIRES ÉCOSYSTÉMIQUES
ET DES NIVEAUX DE COMPLEXITÉ ÉCOLOGIQUE – THÉORIQUES –
DE FORÊTS SPONTANÉES ET DE FORÊTS D'ORIGINES ARTIFICIELLES OU CONTRAINTES

Les trajectoires des forêts artificielles sont contrôlées (ajouts / suppression d'espèces, limitation de l'influence des perturbations telles que les feux et les tempêtes...) ce qui contraint le *champ des possibles* des trajectoires (l'hétérogénéité environnementale est alors réduite). À l'inverse, les forêts laissées en libre évolution peuvent emprunter une plus large gamme de trajectoires potentielles, depuis des états qui peuvent être assez simplifiés lorsque les successions sont inhibées (par exemple stades herbacés ou arbustifs contraints par des facteurs édaphiques), à des états plus complexes lorsque le recrutement des espèces n'est pas limité (et notamment lorsque la colonisation par des espèces ingénieurs telles que les grands prédateurs et la grande faune herbivore est possible).



(16) Ces termes sont surtout utilisés dans leurs versions anglophones.

Nous ne sommes cependant pas complètement démunis face à ces questions : les nombreux travaux relatifs aux effets de la déprise agricole sur la biodiversité constituent une source d'informations précieuse pour nous aider à mieux comprendre comment la spontanéité influence la structuration et la dynamique de la biodiversité. La synthèse n'est toutefois pas aisée car la caractérisation de ces effets est très dépendante des contextes et des descripteurs utilisés. En Europe par exemple, où gestionnaires et naturalistes se sont accordés à reconnaître une grande valeur patrimoniale aux paysages ruraux traditionnels, la déprise agricole a été principalement décrite comme un facteur supplémentaire de réduction de la diversité biologique (Queiroz *et al.*, 2014). Mais cette vision n'est pas partagée partout dans le monde et — même au sein de l'Europe — la France, si attachée à ses terroirs, fait figure d'exception (Barnaud *et al.*, 2021). Globalement dans ces travaux, les écosystèmes féraux — friches et boisements divers — sont étudiés de manière indirecte, à titre de comparaison avec d'autres habitats visés par des objectifs de conservation (tels que les milieux agropastoraux ou les forêts anciennes). De fait, on y apprend surtout ce que ces écosystèmes n'ont pas, à savoir les caractéristiques écologiques et patrimoniales des habitats auxquels ils sont comparés. La richesse spécifique et le degré de spécialisation — si chers à la conservation — des communautés de la plupart des guildes de producteurs et de consommateurs, ont tendance à être réduits aux stades sylvigénétiques intermédiaires du fait de la raréfaction des ressources dont ils dépendent ; figure 2, p. 301). En conséquence, les (jeunes) boisements féraux sont généralement considérés comme des écosystèmes de moindre intérêt, aux biocénoses plus facilement qualifiées de « banales ».

Ces changements de biodiversité sont réels : le développement spontané des forêts entraîne effectivement des diminutions d'abondance de certaines espèces attachées aux stades pionniers, et, plus généralement, aux milieux ouverts (*loser species*). Mais il n'en est pas moins vrai que d'autres espèces peuvent bénéficier de ce retour des sylvies (*winner species*)⁽¹⁷⁾. Ainsi, prenant petit à petit conscience que les *gagnants* d'aujourd'hui sont les *perdants* d'hier (et vice et versa)⁽¹⁸⁾, un nombre croissant de scientifiques et d'ONG de protection de la nature ont commencé à étudier et à décrire différemment les changements écologiques résultant de la dé-domestication des anciens agrosystèmes, en s'attachant à rechercher les caractéristiques de la féralité dans ce qu'elle avait de singulier, de spécifique, plutôt que de la définir par ses contraires (Pettorelli *et al.*, 2019).

Le premier constat important de ces différents travaux a été de révéler le potentiel de reconquête que les délaissés ont offert à plusieurs espèces que l'on croyait définitivement disparues de nos régions. C'est le récit désormais bien connu du *retour du sauvage*, abondamment décrit dans la presse spécialisée et dans un nombre toujours croissant d'essais (voir par exemple Cochet & Kremer-Cochet, 2020). Loups, lynx, chats forestiers, castors et loutres, balbuzards, pygargues et vautours, cigognes noires, ou encore dans certains hauts lieux du réensauvagement, grands ongulés tels que bisons et équidés sauvages, font à nouveau partie de la faune européenne (Deinet *et al.*, 2013). Bien évidemment, ces retours ne s'expliquent pas uniquement par le redéploiement spontané des boisements : les mesures de protection coercitives, de restauration active et l'accroissement volontaire des surfaces forestières jouent également un rôle dans ces dynamiques (voir l'article Rayé dans le présent numéro). Mais cette reconstitution des faunes passées n'aurait pu voir le jour sans l'émergence de vastes territoires dé-domestiqués (au moins temporairement) qui, de fait, offrent des espaces de quiétude indispensables aux espèces les plus discrètes et les plus exigeantes de notre faune, en un mot, les moins anthropophiles. Sur le plan écologique, la reconstitution de réseaux trophiques complexes, incluant les guildes de grands prédateurs et de grands herbivores ainsi que la guildes des décomposeurs (exclusifs comme facultatifs), a des conséquences majeures sur le fonctionnement des écosystèmes : accélération et optimisation⁽¹⁹⁾ du recyclage de la matière,

(17) Sur la base de la liste publiée par Russo (2007) et constituée à partir de 23 références bibliographiques, Pereira *et al.* (2015) identifie 110 espèces animales qui bénéficient de la déprise agricole et 88 qui sont négativement affectées.

(18) C'est-à-dire les espèces forestières, notamment de grandes tailles, qui ont disparu d'Europe de l'Ouest au cours du Moyen Âge.

(19) Cette « optimisation » du recyclage résulte du fait que la grande faune tend à concentrer les nutriments puis à en faciliter une large diffusion lors de la consommation de leurs cadavres par de nombreux et variés organismes.

dispersion des propagules et des nutriments, création de microhabitats favorables aux espèces spécialistes, hétérogénéisation de la végétation... (Pettorelli *et al.*, 2019). Ainsi, même si nous manquons encore d'études sur le temps long et dans un large panel de contextes, l'on voit ici le potentiel d'enrichissement et de changements de biodiversité que peut induire un gain de naturalité obtenu par déshérence.

Et c'est là le second constat qu'une analyse des études récentes sur le ré-ensauvagement passif nous permet de faire : les forêts en libre évolution, assemblées spontanément au cours d'une succession secondaire, ne sont pas systématiquement paucispécifiques⁽²⁰⁾ et colonisées uniquement par des espèces ubiquistes à large amplitude écologique. Comme nous l'avons vu, les contraintes abiotiques comme biotiques peuvent limiter fortement les capacités de résilience des anciens agrosystèmes dans certains contextes (Cramer & Hobbs, 2007), ce qui fait des écosystèmes historiques — les forêts anciennes notamment — un biopatrimoine irremplaçable à très forte valeur de conservation. Mais, dans un certain nombre de cas, les forêts spontanées peuvent aussi rapidement accumuler une richesse notable de certains organismes (voir par exemple la méta-analyse de Spake *et al.*, 2015), incluant des espèces spécialistes, et ce, même sans l'action des grandes espèces ingénieurs. Ces bénéfiques sont même parfois très rapides comme dans certaines zones rurales méditerranéenne et atlantique où il a été montré que des communautés de lépidoptères et d'oiseaux pouvaient recouvrir, en quelques décennies, des cortèges véritablement sylvatiques (Pereira & Navarro, 2015).

Même dans des contextes très fragmentés, où les boisements récents diffèrent fortement et durablement des forêts anciennes, l'afforestation spontanée n'est pas nécessairement sans intérêts pour la biodiversité forestière. Nous avons ainsi montré que des communautés de plantes et d'arthropodes du sol (araignées et carabiques) de divers boisements spontanés en Bretagne présentent, en moins d'un siècle, des structures fonctionnelles très proches de celles des forêts anciennes, suggérant ainsi un fonctionnement global de l'écosystème, en termes de productivité ou de complexité trophique par exemple, assez proche entre les deux catégories de forêts. De plus, les niveaux de diversité, de rareté ou de spécialisation fonctionnelle présentent des valeurs très proches de celles obtenues pour les forêts anciennes, voire supérieures comme c'est le cas pour la diversité phylogénétique des communautés de plantes (Morel, 2018).

Ces résultats, cohérents avec ceux d'autres travaux portant sur la diversité locale (diversité « alpha » ; par exemple, Hermy & Verheny, 2007), tentent à supporter l'hypothèse selon laquelle les processus d'assemblage sont modifiés au cours des successions écologiques (voir Cramer & Hobbs, 2007), favorisant ainsi, dans certains contextes, le recrutement d'un plus grand nombre d'espèces dans les écosystèmes féraux. Il a en effet été montré que l'intensité du filtrage écologique des espèces pouvait varier dans le temps, induisant de fait une augmentation de l'influence des contingences historiques et des processus stochastiques dans certains stades successionnels. Ceci est particulièrement vrai pour les écosystèmes pionniers et transitoires dont les trajectoires sont fortement influencées par la *composition floristique initiale*. De plus, dans le cas d'une succession secondaire, l'on sait que les legs des usages passés peuvent contribuer à lever certaines contraintes abiotiques (liées à la trophie des sols notamment, en particulier dans les territoires acides) et favoriser le recrutement d'un plus grand nombre d'espèces au sein d'une même guilda (augmentation du pool local d'arbres et d'arbustes par exemple). À terme, ces changements de processus peuvent exacerber les différences de composition entre les localités d'un même site (diversité « beta ») du fait des événements probabilistes d'immigration et d'extinction. C'est le phénomène de dérive écologique bien connu dans les écosystèmes tropicaux mais qui peuvent aussi jouer un rôle significatif dans les écosystèmes du biome tempéré : ici, telle espèce primo-arrivante a été favorisée et a colonisé le sous-bois ; là, à proximité de la première parcelle, c'est telle autre espèce qui a bénéficié du hasard pour s'établir durablement. Ainsi, si la disparition des forêts

(20) C'est-à-dire pauvre en espèces.

anciennes contribue à une homogénéisation biotique globale du fait de la régression des cortèges spécialisés, l'émergence des boisements féraux laissés en libre évolution peut, partiellement au moins, contrebalancer cette perte du fait d'une plus grande expression des processus d'assemblage aléatoire qui conduit à augmenter la variété des milieux d'un paysage. De plus, même si ces divergences de trajectoires peuvent n'être que temporaires (le temps de la mise en place des conditions sylvatiques qui vont à nouveau renforcer la sélection des espèces et induire une certaine homogénéisation des cortèges), la libre évolution des friches agricoles peut contribuer à augmenter l'offre d'habitats pré-forestiers, si importants pour la maturation sylvigénétique (par exemple recharge des nutriments du sol du fait de la minéralisation rapide des litières riches en herbes et en légumineuses ; Swanson *et al.*, 2011) et le maintien d'un pool régional d'espèces fonctionnellement et phylogénétiquement diversifiées. À ce titre, nous avons montré que les communautés végétales de quelques boisements récents étudiés en Bretagne peuvent être très diversifiées sur le plan fonctionnel, leur procurant ainsi un potentiel de réponse aux perturbations important (au moins équivalent aux forêts anciennes étudiées), ce qui est une caractéristique intéressante dans la perspective des changements globaux (Morel, 2018). Bien entendu ce type d'étude est encore préliminaire et il est nécessaire de poursuivre les efforts de recherche afin de pouvoir confirmer les tendances observées.

Enfin, le dernier résultat récent portant sur ces questions qui nous semble important de souligner ici est le constat que la libre évolution des boisements féraux ne conduit pas nécessairement à une perte de diversité écosystémique à l'échelle des paysages et à la raréfaction des cortèges de milieux pionniers. C'est ce qu'une étude récente a montré en Espagne, en illustrant que la régression des habitats agropastoraux était corrélée à l'intensification des pratiques agricoles mais pas au développement des boisements spontanés, qui eux contribuent à défragmenter les forêts pré-existantes et ainsi à faciliter leur recolonisation par les biocénoses forestières (Hampe, 2020). De telles recherches seront à poursuivre et à développer dans d'autres contextes et à d'autres échelles afin de mieux comprendre les enjeux liés à la dédomestication de nos paysages, tant du point de vue fondamental (en précisant par exemple le degré d'anthropophilie des biocénoses européennes) que du point de vue de la conservation (notamment en précisant la compatibilité des faunes et des flores des milieux ouverts et forestiers qui ne sont peut-être pas si antinomiques qu'on l'a pensé jusqu'ici).

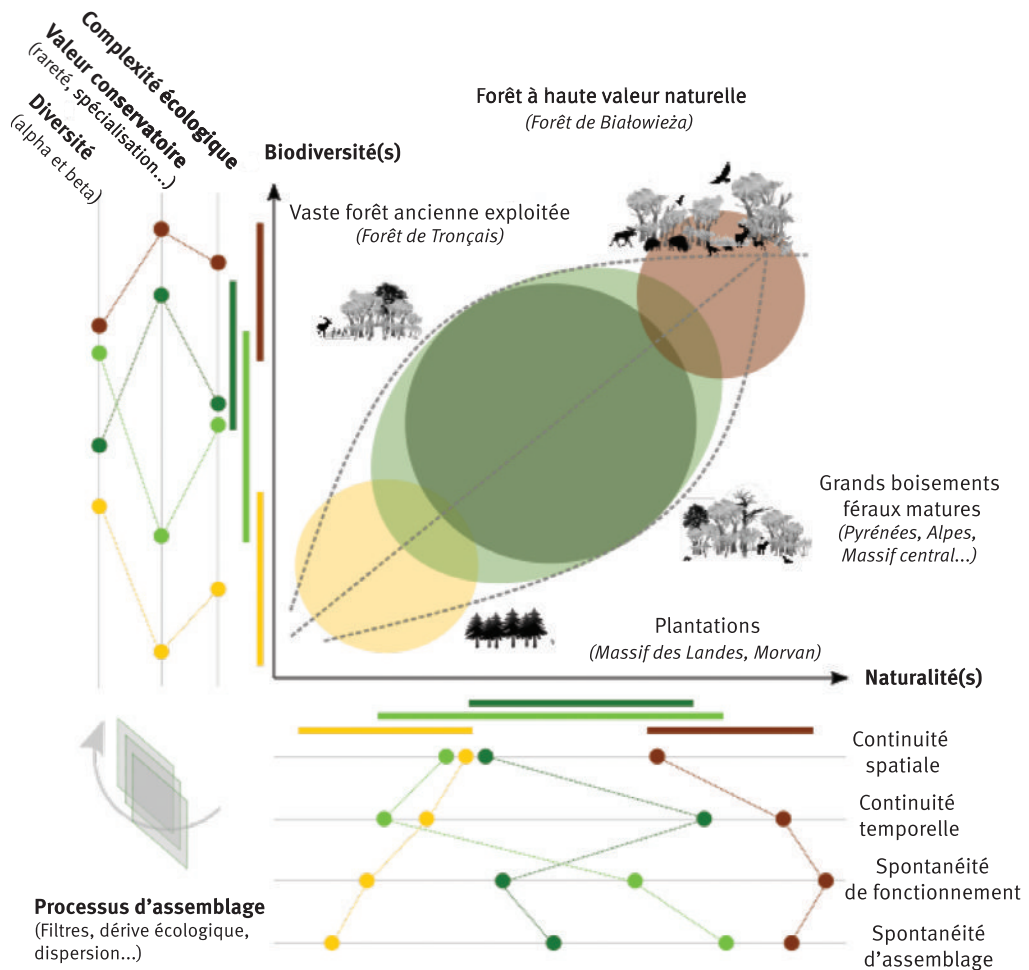
CONCLUSION

Comme nous l'avons évoqué au début de cet article, la naturalité est une entrée qui semble particulièrement intéressante pour intégrer à la fois la dimension écologique (biodiversité) mais également philosophique (éthique) afin de structurer une nouvelle manière de considérer nos forêts. D'un point de vue écologique, les connaissances qui relient naturalité et biodiversité sont encore parcellaires principalement en raison de la polysémie du concept. La proposition de décomposer la naturalité en quatre grands gradients complémentaires afin de comprendre sa relation avec la biodiversité nous semble être une manière efficace de favoriser à la fois la synthèse des connaissances sur le sujet mais également le développement de recherches futures. En effet, comme nous avons pu le voir, les conséquences pour la biodiversité de certaines dimensions sont bien connues (par exemple l'effet de l'ancienneté sur différents taxons), d'autres, en particulier celles de la spontanéité d'assemblage, restent encore à clarifier et à synthétiser. De plus, à notre connaissance, très peu d'études ont cherché à comparer l'importance relative de chacune des dimensions de la naturalité sur la structuration de la biodiversité. Quelques travaux pionniers, visant à identifier l'importance relative de la maturité et de l'ancienneté, illustrent tout l'intérêt qu'il y a à préciser l'influence des différents processus qui conditionnent la naturalité (voir par exemple Janssen *et al.*, 2017). Dans une optique de conservation de la nature, il semble maintenant important de comprendre

FIGURE 4 COMPARAISON DES EFFETS DES QUATRE DIMENSIONS DE LA NATURALITÉ SUR PLUSIEURS DIMENSIONS DE LA BIODIVERSITÉ POUR QUATRE EXEMPLES DE MASSIFS FORESTIERS

La biodiversité de ces massifs diffère en fonction des degrés de naturalité qui font varier l'intensité des processus d'assemblages (filtres, dérive écologique, dispersion...).

L'hypothèse est ici formulée que des massifs mondialement reconnus comme la forêt de Białowieża (Pologne - Biélorussie) présentent les plus fortes valeurs pour chacune des dimensions de la naturalité et de la biodiversité ; les valeurs des autres massifs varient en fonction des dimensions prises en compte. Il est également important de noter que les relations entre les dimensions de la naturalité et les indicateurs de biodiversité peuvent être très variables, ce qui, *in fine*, peut fortement influencer les relations globales entre la biodiversité et la naturalité (relations logarithmique, linéaire ou exponentielle par exemple). Enfin, cette figure illustre aussi le fait que deux massifs forestiers avec des caractéristiques très différentes peuvent avoir des intérêts comparables pour la conservation de la biodiversité bien qu'ils n'abritent pas nécessairement les mêmes cortèges d'espèces et supportent les mêmes enjeux de conservation.



les potentiels antagonismes ou synergies entre les quatre dimensions de la naturalité en promouvant des études croisant les différents facteurs.

En complément de cet aspect de connaissance, il est urgent de favoriser une politique plus ambitieuse de protection forestière qui intègre la naturalité dans sa globalité et non pas de se focaliser uniquement sur l'une ou l'autre de ses facettes. L'actualité d'un projet de scierie géante qui menace actuellement une partie des dernières forêts à forte naturalité des Pyrénées nous rappelle les menaces qui pèsent encore sur les forêts françaises (Santolaria, 2020). S'il est évident qu'une protection des dernières forêts anciennes est une nécessité absolue (en particulier dans les territoires où elles sont rares, comme dans l'Ouest de la France), il ne faut pas oublier les forêts non-gérées depuis longtemps, celles d'origine spontanée et celles incluses dans de grands ensembles contigus. Pour ce faire, et donc établir des priorités de conservation, il est nécessaire de prendre en compte en même temps les différentes dimensions de la naturalité (figure 4, p. 307). Ce type de comparaison amènera forcément à des problèmes de commensurabilité des différentes dimensions, ce qu'il va falloir intégrer dans les processus décisionnels. Néanmoins il semble qu'une vision pluraliste de la naturalité soit nécessaire car les gènes, les espèces et les processus favorisés par chacune des dimensions ne sont pas forcément les mêmes et peuvent donc être complémentaires. Ceci va s'avérer particulièrement important dans le contexte actuel de changements globaux (réurrence des épisodes climatiques extrêmes, augmentation des dépôts atmosphériques d'azote, ...) où une forte résilience des systèmes forestiers sera un élément clé pour la conservation des organismes et des écosystèmes dans les décennies à venir.

Loïs MOREL

Chercheur associé à l'Université de Rennes 1
Campus de Beaulieu, bat 25
263 avenue du Général Leclerc
F-35042 RENNES CEDEX
(lois.morel@univ-rennes1.fr)

Simon CHOLLET

Maître de Conférences
Université de Rennes 1
Campus de Beaulieu, bat 14a
263 avenue du Général Leclerc
F-35042 RENNES CEDEX
(simon.chollet@univ-rennes1.fr)

RÉFÉRENCES

- Aguilar, R., Ashworth, L., Galetto, L., & Aizen, M.A. (2006). Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: Review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters*, 9(8), 968-980.
- Barnaud C., Fischer, A., Staddon, S., Blackstock, K., Moreau, C., Corbera, E., Hester, A., Mathevet, R., McKee, A., Reyes, J., Sirami, C., & Eastwood, A. (2021). Is Forest Regeneration Good for Biodiversity? Exploring the Social Dimensions of an Apparently Ecological Debate. *Environmental Science & Policy*, 120, 63-72.
- Bergès, L., & Dupouey, J.L. (2017). Écologie historique et ancienneté de l'état boisé : concepts, avancées et perspectives de la recherche. *Revue forestière française*, LXIX(4-5, « Forêts anciennes »), 291-295.
- Birks, H.J.B., & Tinner, W. (2016). *Past forests of Europe*, pp. 36-39. In: San Miguel-Ayanz, J., De Rigo, D., Caudullo, G., Houston Durrant, T., & Mauri, A. (Eds.). *European atlas of forest tree species*. Luxembourg: Publication Office of the European Union.
- Carcaillet, C., & Talon, B. (2003). La Forêt en France depuis la dernière glaciation. In : Vallauri, D. (coord.). *Livre blanc sur la protection des forêts naturelles en France, forêts métropolitaines*. Tec et Doc éditions.
- Cateau, E., Larrieu, L., Vallauri, D., Savoie, J.M., Touroult, J., & Brustel, H. (2015). Ancienneté et maturité : deux qualités complémentaires d'un écosystème forestier. *Comptes Rendus Biologies*, 338, 58-73.

- Closset-Kopp, D., Hattab, T., & Decocq, G. (2019). Do drivers of forestry vehicles also drive herb layer changes (1970–2015) in a temperate forest with contrasting habitat and management conditions? *Journal of Ecology*, 107(3), 1439-1456.
- Cramer, V.A., & Hobbs, R.J. (2007). *Old fields, dynamics and restoration of abandoned farmland*. Society for Ecological Restoration International. Washington: Island Press.
- Cochet, G., & Kremer-Cochet, B. (2020). *L'Europe réensauvagée. Vers un nouveau monde*. Arles : Actes Sud.
- Deinet, S., Leronymidou, C., McRae, L., Burfield, I.J., Foppen, R.P., Collen, B., & Böhm, M. (2013). *Wildlife comeback in Europe: The recovery of selected mammal and bird species*. Final report to Rewilding Europe by ZSL, BirdLife International and the European Bird Census Council. London, UK: ZSL.
- Dupouey, J.L., Sciama, D., Dambrine, É., Rameau, J.C., & Koerner, W. (2002a). La Végétation des forêts anciennes. *Revue forestière française*, LIV(6), 521-532.
- Dupouey, J.L., Dambrine, E., Laffite, J.D., & Moares, C. (2002b). Irreversible Impact of Past Land Use on Forest Soils and Biodiversity. *Ecology*, 83(11), 2978-2984.
- Fox, J. (2013). The intermediate disturbance hypothesis should be abandoned. *Trends in Ecology and Evolution*, 28(2), 86-92.
- Guetté, A., Carruthers-Jones, J., Godet, L., & Robin, M. (2018). « Naturalité » : Concepts et méthodes appliqués à la conservation de la nature. *Cybergeo : European Journal of Geography* [En ligne] disponible sur : <https://journals.openedition.org/cybergeo/29140>
- Haddad, N., Brudvig, L., Clobert, J., Davies, K., Gonzalez, A., Holt, R., Lovejoy, T., Sexton, J., Austin, M., Collins, C., Cook, W., Damschen, E., Ewers, R., Foster, B., Jenkins, C., King, A., Laurance, W., Levey, D., Margules, C., Melbourne, B., Nicholls, A., Orrock, J., Song, D.X., & Townshend, J. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1(2), e1500052.
- Hampe, A. (2020). *Établissement spontané de forêts en Europe : une opportunité pour la préservation et la gestion des paysages*. Communiqué de presse INRAE. [En ligne] disponible sur : https://www.inrae.fr/sites/default/files/pdf/CP_Forets-secondaires-europe.pdf
- Herm, M., & Verheyen, K. (2007). Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: A review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecological Research*, 22(3), 361-371.
- Hilmers, T., Friess, N., Bäessler, C., Heurich, M., Brandl, R., Pretzsch, H., Seidl, R., & Müller, J. (2018). Biodiversity along temperate forest succession. *Journal of Applied Ecology*, 55(6), 2756-2766.
- Honnay, O., Jacquemyn, H., Bossuyt, B., & Herm, M. (2005). Forest fragmentation effects on patch occupancy and population viability of herbaceous plant species. *New Phytologist*, 166(3), 723-736.
- Hobbs, R.J., Higgs, E., & Harris, J.A. (2009). Novel ecosystems: implications for conservation and restoration. *Trends in Ecology and Evolution*, 24, 599-605.
- Janssen, P., Fuhr, M., & Bouget, C. (2017). L'Ancienneté n'est pas un déterminant majeur de la biodiversité dans les massifs forestiers des Préalpes du Nord. *Revue forestière française*, LXIX(4-5, « Forêts anciennes »), 427-440.
- Keinath, D.A., Doak, D.F., Hodges, K.E., Prugh, L.R., Fagan, W., Sekercioglu, C.H., Buchart, S.H.M., & Kauffman, M. (2017). A global analysis of traits predicting species sensitivity to habitat fragmentation. *Global Ecology and Biogeography*, 26(1), 115-127.
- Kolb, A., & Diekmann, M. (2005). Effects of Life-History Traits on Responses of Plant Species to Forest Fragmentation. *Conservation Biology*, 19(3), 929-938.
- Larrieu, L., Cabanettes, A., & Delarue, A. (2012). Impact of silviculture on dead wood and on the distribution and frequency of tree microhabitats in montane beech-fir forests of the Pyrenees. *European Journal of Forest Research*, 131(3), 773-786.
- Levêque, C. (2017). *La Biodiversité avec ou sans l'homme ? Réflexions d'un écologue sur la protection de la nature en France*. Versailles : Quæ.
- Machado, A. (2004). An index of naturalness. *Journal for Nature Conservation*, 12(2), 95-110.
- Maris, V. (2018). *La Part sauvage du monde. Penser la nature dans l'Anthropocène*. Seuil. 272 p.
- Michaux, J.R., Hümer, H., Krystufek B., Sarà M., Ribas A., Ruch, T., Vekhnik, V., & Renaud, S. (2019). Genetic structure of a European forest species, the edible dormouse (*Glis glis*): A consequence of past anthropogenic forest fragmentation? *Biological Journal of the Linnean Society*, 126(4), 836-851.
- Moning, C., & Müller, J. (2009). Critical forest age thresholds for the diversity of lichens, molluscs and birds in beech (*Fagus sylvatica* L.) dominated forests. *Ecological Indicators*, 9(5), 922-932.

- Morel, L. (2018). *De la ruralité à la féralité : Dynamique de recomposition des facettes taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique des communautés d'espèces lors des processus de reboisement spontanés*. Paris : Muséum national d'histoire naturelle (Thèse de Doctorat).
- Mori, A.S. (2020). Advancing nature-based approaches to address the biodiversity and climate emergency. *Ecology Letters*, 23, 1729-1732.
- Paillet, Y., Bergès, L., Hjältén, J., Péter Ódor, P., Avon, C., Bernhardt-Römermann, M., Bijlsma, R.J., De Bruyn, L., Fuhr, M., Grandin, U., Kanka, R., Lundin, L., Luque, S., Magura, T., Matesanz, S., Mészáros, I., Sebastià, M.T., Schmidt, W., Standovár, T., Tóthmérész, B., Uotila, A., Valladares, F., Vellak, K., & Virtanen, R. (2010). Biodiversity Differences between Managed and Unmanaged Forests: Meta-Analysis of Species Richness in Europe. *Conservation Biology*, 24(1), 101-112.
- Pettorelli, N., Durant, S.M., & Du Toit, J.T. (Eds.) (2019). *Rewilding*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Pereira, H.M., & Navarro, L.M. (Eds.), (2015). *Rewilding European Landscapes*. New-York: Springer.
- Queiroz, C., Beilin, R., Folke, C., & Lindborg, R. (2014). Farmland abandonment: threat or opportunity for biodiversity conservation? A global review. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 12, 288-296.
- Russo, D. (2007). *Effects of land abandonment on animal species in Europe: conservation and management implications*. Integrated Assessment of Vulnerable Ecosystems under Global Change in European Union. Project Report.
- Sabatini, F.M., Burrascano, S., Keeton, W.S., Levers, C., Lindner, M., Pötzschner, F., Verkerk, P.J., Bauhus, J., Buchwald, E., Chaskovsky, O., Debaive, N., Horváth, F., Garbarino, M., Grigoriadis, N., Lombardi, F., Marques Duarte, I., Meyer, P., Midteng, R., Mikac, S., Mikoláš, M., Motta, R., Mozgeris, G., Nunes, L., Panayotov, M., Ódor, P., Ruete, A., Simovski, B., Stillhard, S., Svoboda, M., Szwagrzyk, J., Tikkanen, P., Volosyanichuk, R., Vrska, T., Zlatanov, T., & Kuemmerle, T. (2018). Where are Europe's last primary forests? *Diversity and Distribution*, 24(10), 1426-1439.
- Sandström, J., Bernes, C., Junninen, K., Löhmus, A., MacDonald, E., Müller, J., & Jonsson, B.G. (2019). Impacts of dead wood manipulation on the biodiversity of temperate and boreal forests. A systematic review. *Journal of Applied Ecology*, 56(7), 1770-1781.
- Santolaria, N. (2020). « Touche pas à ma forêt ! » : Dans les Pyrénées, un projet de « mégascierie » inquiète les environnementalistes. *Le Monde*, (2 novembre).
- Schnitzler, A., & Génot, J.C. (2012). *La France des friches : de la ruralité à la féralité*. Versailles : Quæ. 186 p.
- Spake, R., Ezard, T.H.G., Martin, P.A., Newton, A.C., & Doncaster, C.P. (2015). A meta-analysis of functional group responses to forest recovery outside of the tropics. *Conservation Biology*, 29, 1695-1703.
- Swanson, M.E., Franklin, J.F., Beschta, R.L., Crisafulli, C.M., Dellasala, D.A., Hutto, R.L., Lindenmayer, D.B., & Swanson, F.J. (2011). The forgotten stage of forest succession: early-successional ecosystems on forest sites. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9, 117-125.
- Winter, S. (2012). Forest naturalness assessment as a component of biodiversity monitoring and conservation management. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 85(2), 293-304.
- Zanon, M., Davis, B.A.S., Marquer, L., Brewer, S., & Kaplan, J.O. (2018). European Forest Cover During the Past 12,000 Years: A Palynological Reconstruction Based on Modern Analogs and Remote Sensing. *Frontiers in Plant Science*, 9.

NATURALITÉ ET BIODIVERSITÉ : DES RELATIONS À PRÉCISER POUR PENSER LA VALEUR DE CONSERVATION DES ÉCOSYSTÈMES EN LIBRE ÉVOLUTION [Résumé]

Biodiversité et naturalité peuvent être considérées comme deux composantes distinctes et complémentaires des écosystèmes forestiers. Nous partons ici du constat que les relations entre ces deux composantes font encore souvent l'objet de débats, notamment lorsque les *solutions basées sur la nature* telles que la libre évolution sont proposées comme stratégies de conservation : biodiversité et naturalité n'évoluent pas invariablement dans le même sens et les écosystèmes avec la plus forte naturalité ne sont pas nécessairement les plus riches en biodiversité, ce qui peut conduire à la définition d'enjeux *a priori* contradictoire. Sur la base d'une revue de la littérature scientifique, nous proposons ici une analyse des réponses de la biodiversité aux quatre principaux gradients définissant la naturalité, à savoir les continuités spatiales et temporelles et la spontanéité dont nous distinguons deux formes, celle de fonctionnement et celle d'assemblage (ou d'origine). Ce travail bibliographique s'appuyant sur une définition pluridimensionnelle de la naturalité nous semble faciliter à la fois la synthèse des connaissances et l'identification des champs de recherches à investir dans le futur pour améliorer notre compréhension des enjeux de conservation des forêts.

NATURALNESS AND BIODIVERSITY: RELATIONSHIPS TO BE SPECIFIED FOR DETERMINING THE CONSERVATION VALUE OF LONG TIME UNMANAGED ECOSYSTEMS [Abstract]

Biodiversity and naturalness can be considered as two distinct and complementary components of forest ecosystems. The present article is based on the observation that the relationships between these two components are still debated, especially when nature-based solutions such as no-management are proposed as conservation strategies: biodiversity and naturalness do not invariably evolve in the same direction, and the ecosystems displaying the greatest level of naturalness are not necessarily those displaying the highest level of biodiversity. This can lead to defining *a priori* contradictory stakes. Based on a review of the scientific literature, we propose an analysis of the responses of biodiversity to the main four gradients that define naturalness, namely spatial continuity, temporal continuity, and spontaneousness under two forms (functioning and assemblage (or original naturalness)). This bibliographical work is based on a multidimensional definition of naturalness, and seems to us to make it easier to summarise current knowledge and identify lines of research to be investigated to improve our understanding of forest conservation stakes.

Citation de l'article :

Morel, L., & Chollet, S. (2021). Naturalité et biodiversité : des relations à préciser pour penser la valeur de conservation des écosystèmes en libre évolution. *Revue forestière française*, 73(2-3 « Des forêts en libre évolution »), 293-311.
doi : 10.20870/revforfr.2021.5473



Licence Creative Commons

Attribution + Pas de Modification + Pas d'Utilisation Commerciale (BY ND NC)