Libre évolution des forêts, de quelle évolution parle-t-on ?

François Sarrazin[a] – **Jane Lecomte**[b] – **Nathalie Frascaria-Lacoste**[b]

La montée en puissance des réflexions et des actions sur la libre évolution génère une forte croissance des débats et de la littérature sur ce sujet. Ce numéro thématique de la *Revue forestière française* en est un exemple. Néanmoins l'expansion et la richesse des arguments échangés masquent en partie un non-dit, un angle mort voire un malentendu récurrent sur la nature même de cette libre évolution et des termes qui la définissent. De quelle évolution parle-t-on ? Et de quelle liberté ? Par « évolution » on entend généralement des changements d'états plus ou moins progressifs, des dynamiques de populations ou de communautés plus ou moins fortes, des successions écologiques plus ou moins perturbées, des structures et des fonctionnements écosystémiques en transition entre d'éventuels états de stabilité. L'évolutionniste et l'écologue entendent eux, d'abord et avant tout, la somme des processus de transformation du monde vivant résultant, au cours du temps, des changements génétiques et phénotypiques des organismes à travers les générations. La compréhension de cette évolution se structure historiquement principalement autour de la théorie de l'évolution élaborée par Charles Darwin (1859). S'il ne fut pas le premier penseur de l'évolution, il fut le plus pertinent dans sa compréhension systémique des processus impliqués dans l'évolution et de leurs conséquences sur le vivant à toutes les échelles. Il généra des travaux et des écoles de pensées qui continuent de structurer aujourd'hui toute compréhension du vivant. L'évolution n'est pas en effet seulement une théorie, c'est un fait validé par les méthodes scientifiques alliant notamment conceptualisations, observations, expérimentations et modélisations (Heams *et al.*, 2009 ; Charmantier *et al.*, 2021). Que peut alors signifier le concept de « libre évolution » dans cette dimension darwinienne(1) et quelles peuvent en être les conséquences lorsqu'il s'agit d'envisager la libre évolution des forêts ? Nous proposons d'expliciter ces perspectives en explorant plusieurs axes de réflexions, qui concerneront aussi bien leurs dimensions écologiques, éthiques et opérationnelles.

QUELQUES RAPPELS SUR L'ÉVOLUTION DARWINIENNE

Avant d'envisager les conséquences possibles d'une prise en compte explicite de l'évolution darwinienne dans les stratégies de « libre évolution » des forêts, rappelons très brièvement les principaux processus impliqués dans l'évolution des organismes. Il est usuel de distinguer la micro-évolution, qui concerne celle des traits des organismes au sein des populations vivantes, et la

a Sorbonne Université, CESCO, UMR 7204, MNHN CNRS SU, F-75000 Paris, France
b Université Paris-Saclay, CNRS, AgroParisTech, Écologie Systématique et Évolution, F-91405 Orsay, France

(1) Dans la suite de ce texte, nous comprendrons par défaut et sauf précision contraire, les termes évolution, et évolutif.ve.s dans cette acception darwinienne.

CC BY NC ND

macroévolution qui, *via* les processus de spéciation et d'extinction, façonne l'histoire de la diversité du vivant.

Pour tous les êtres vivants, la microévolution résulte des forces de mutation, sélection, dérive génétique et des migrations de gènes par la distribution et la dispersion des organismes entre leurs populations. Le temps de la microévolution est celui des générations et donc celui des cycles de vie des organismes considérés. La diversification génétique des individus entre populations d'une même espèce peut résulter des taux de mutation, de l'adaptation à des conditions locales mais aussi de la dérive génétique, notamment en cas de faibles effectifs, si ces populations sont peu ou pas connectées par la dispersion des gènes. Les caractères ou traits des organismes sont l'expression des gènes lors du développement des organismes dans leurs environnements biotiques et abiotiques. Les gènes sont transmis verticalement entre générations *via* la reproduction et peuvent subir des processus de mutation et de recombinaison. Leur expression est susceptible d'être elle-même influencée par l'environnement *via* des processus épigénétiques(2). De plus, au-delà des traits biologiques, morphologiques ou physiologiques, les traits comportementaux sont soumis à cette même évolution chez les espèces animales, et ces traits peuvent être transmis génétiquement mais aussi culturellement verticalement entre générations et horizontalement entre individus d'un même groupe par imitation et apprentissage. À chaque instant, les organismes réalisent en quelque sorte les processus de leur cycle de vie en survivant, en se reproduisant et, pour certains d'entre eux, en se dispersant d'une population à une autre. L'expression de ces stratégies biodémographiques, dans un environnement donné, définit la valeur adaptative des organismes, leur capacité à se maintenir et à se multiplier dans cet environnement. D'un point de vue démographique, la valeur adaptative d'une stratégie biodémographique donnée est donc directement liée au taux de croissance des groupes d'individus qui partagent ces traits. Ceci traduit donc bien un lien direct entre évolution darwinienne et évolution au sens des dynamiques de populations même si, ici, au-delà de la valeur absolue de ces taux de croissance, c'est bien leur valeur relative entre stratégies biodémographiques qui régit le maintien ou la diffusion de tel ou tel caractère au sein des populations naturelles(3). On notera que chez les arbres les relations entre traits démographiques (par exemple la survie, la fécondité, l'âge ou taille à la maturité…), et traits fonctionnels (par exemple la hauteur des arbres, la surface foliaire, la densité du bois…) restent complexes et nécessitent des recherches complémentaires (Yang *et al.*, 2018). Ces processus évolutifs sont la résultante des interactions entre organismes et contraintes de l'environnement et ils façonnent ces interactions *via* les coévolutions que subissent ces organismes dans leurs environnements biotiques et abiotiques. Ces interactions peuvent être négatives comme les compétitions, prédations ou parasitismes mais aussi positives *via* des symbioses ou mutualismes entre espèces au sein des communautés écologiques et de l'altruisme entre apparentés ou par réciprocité entre congénères. Néanmoins ces interactions positives ne peuvent être maintenues par sélection que lorsqu'elles confèrent aux individus qui les mettent en œuvre un avantage même léger en termes de valeur adaptative, donc en survie ou reproduction. Au-delà des interactions directes positives ou négatives entre espèces, des interactions indirectes peuvent résulter des effets que les organismes ont sur leur environnement en tant qu'agenceurs écologiques en modifiant positivement ou négativement la disponibilité des habitats pour certaines autres espèces du même écosystème (Jones *et al.*, 1994 ; Jones *et al.*, 1997). Ces interactions écologiques peuvent avoir des conséquences évolutives importantes pour les autres espèces, mais aussi pour celle qui les met en place *via* le processus de construction de niche écologique, qui voit des organismes coévoluer avec les environnements qu'ils contribuent à modifier (Laland *et al.*, 2015). En cas de changements environnementaux inédits, intenses ou soutenus, qu'ils soient biotiques ou abiotiques, des processus de contresélection peuvent opérer et

(2) Les processus épigénétiques rassemblent l'ensemble des mécanismes qui modifient l'expression des gènes de manière transmissible, réversible et adaptative en réponse à des effets environnementaux notamment.
(3) La coexistence de stratégies évolutives concurrentes est déterminée par la capacité de chacune de ces stratégies à conférer aux organismes qui les portent des capacités de survie, de reproduction et donc de multiplication plus ou moins importantes les unes par rapport aux autres.

conduire ces stratégies biodémographiques et les populations qui les portent à l'extinction. L'extinction fait partie intégrante de l'évolution. Et une extinction locale d'un organisme peut générer des extinctions en cascade au sein de sa communauté écologique, par exemple de ses parasites et de ses prédateurs si ceux-ci n'ont pas la capacité de se tourner vers d'autres espèces, mais aussi favoriser les proliférations de ses compétiteurs. Elle peut à terme modifier les modalités des coévolutions pour les organismes qui persistent dans cet écosystème s'ils sont eux-mêmes peu connectés avec leurs congénères d'autres populations.

La macroévolution résulte à long terme de ces microévolutions. Elle entraîne notamment la spéciation *via* des processus qui séparent ou rassemblent les organismes au sein ou entre les populations, par le franchissement des barrières géographiques existantes ou leur formation (voir par exemple Hinsinger *et al.*, 2013), par des divergences comportementales entre groupes d'individus et par tout évènement susceptible de séparer et d'isoler des organismes initialement interféconds. Le temps de la macroévolution est donc celui de la diversification des organismes, celle-ci le plus souvent considérée sur le temps long voire à l'échelle des temps géologiques. Il est marqué par des transitions évolutives majeures, des étapes dans l'évolution de la complexité des niveaux d'organisation du vivant (Maynard-Smith & Szathmáry, 1997). Mesurées par le truchement de la position des organismes dans les arbres phylogénétiques et leurs temps de divergence, la diversité phylogénétique d'un groupe d'espèce et leur originalité phylogénétique peuvent éclairer l'importance, voire au moins en partie la valeur, de la composition taxonomique d'un espace donné à l'aune de la macroévolution.

Néanmoins, microévolution et macroévolution sont des processus à la fois continus et soumis à perturbations et qui résultent des interactions que les organismes ont à la fois entre eux et avec leurs environnements. Ces processus évolutifs, rappelés ici très brièvement dans leurs grands principes, s'appliquent à toutes les formes vivantes et ce sur l'ensemble de l'histoire du vivant depuis 3,8 milliards d'années. Sur le dernier dixième de cette histoire évolutive, soit depuis au moins 370 millions d'années, les écosystèmes forestiers constituent des entités où ces processus évolutifs sont particulièrement riches du fait de leur richesse en espèces, de la densité et de la complexité de leurs interactions et des flux de matière et d'énergie qui les animent.

ÉVOLUTION ET LIBERTÉ

Préciser le concept de liberté est nécessaire si l'on entend saisir ce que signifie la « libre évolution ». C'est une question fondamentale en philosophie et nous ne sommes assurément pas qualifiés ici pour prétendre en analyser et synthétiser toutes les dimensions. Néanmoins, dans le contexte évolutif rappelé précédemment, la notion de liberté a déjà été explorée. Ainsi Jonas (2005) a souligné combien l'évolution amenait à reconsidérer l'ensemble des formes de vies, humains compris, dans une approche moniste dont une des principales dimensions était justement le partage entre toutes les formes vivantes d'une liberté organique, d'une recherche permanente des conditions de perpétuation, d'évitement de la mort. Pour l'écologue, cette notion de liberté peut prendre plusieurs acceptions. Au niveau individuel, chaque organisme tente à chaque instant de maintenir son intégrité, d'accéder à des ressources trophiques et, au moins à certains moments de son existence, de se reproduire. Ces tentatives individuelles sont canalisées par l'ensemble des contraintes et des potentiels portés, d'une part, par le génome des individus, issu de l'histoire évolutive de leurs ascendants, par leur phénotype, issu de leur histoire de développement dans leur environnement, et, d'autre part, par les caractéristiques biotiques et abiotiques de cet environnement. Chez les animaux, à l'échelle individuelle, les fonctions sensorielles impliquées dans la perception de la satiété, de l'intégrité physiologique et plus globalement du bien-être sont elles-mêmes le résultat d'une longue histoire évolutive. Si la notion de sensibilité chez les autres formes de vie que les humains fait l'objet de nombreux débats, les organismes qui répondent d'une

manière ou d'une autre aux stimulus de leur environnement mobilisent au moins partiellement de telles fonctions. Celles-ci sont très vraisemblablement corrélées à des indicateurs favorables à une bonne réalisation de la valeur adaptative, soit à des indicateurs de bien-être pour les processus favorables à un bon taux de survie, une bonne reproduction, de la douleur en cas de risque physiologique, de la peur et des évènements de stress en cas de danger, etc. Bien sûr, dans le cas des plantes, des champignons ou de nombreux microorganismes, ces débats sur les notions de sensibilité sont plus complexes encore tant les supports physiologiques et anatomiques de cette sensibilité potentielle semblent éloignés, différents voire non identifiables et donc inexistants en l'état actuel des connaissances. Il n'empêche que, pour leurs parties les plus visibles, les capacités de croissance, la directionnalité des développements des branches, des vrilles, des racines, des stolons en réponses à la lumière, aux nutriments, à l'humidité, aux pollutions, au substrat se font en intégrant d'une manière ou d'une autre des stimulus environnementaux et en y répondant de manière plus ou moins efficace. Ces indicateurs éclairent et canalisent les réponses individuelles conscientes ou inconscientes au sein d'une gamme des possibles et c'est dans ce jeu de contraintes que les libertés individuelles peuvent être considérées comme maximales. C'est dans cette gamme des possibles que les individus mettent en œuvre ces réponses dont ils subissent immédiatement ou à moyen terme les conséquences positives ou négatives sur leur physiologie, leur intégrité, leur bien-être et à l'échelle de leur existence sur leur propre valeur adaptative. La somme de ces « décisions » et de leurs conséquences dans des contextes génétiques, démographiques et environnementaux à la fois déterministes, potentiellement chaotiques, et stochastiques, façonnent sur le long terme les trajectoires évolutives de ces individus et influencent celles des autres individus en interaction. Évoquer la liberté dans ce contexte évolutif nécessite donc d'embrasser celle des individus dans leur environnement au temps *t* mais aussi celle plus macroscopique des trajectoires évolutives qui résultent de ces devenirs individuels sur le moyen et long terme.

Ainsi, les systèmes forestiers résultent du foisonnement et de l'épanouissement de la complexité du vivant, de ses formes et de leurs interactions mais aussi de processus d'adaptations à différents milieux présentant la gamme de conditions physicochimiques (altitude, humidité, températures, etc.) supports de leur viabilité. La coévolution de ces vivants dans ces réseaux d'interactions à forte richesse spécifique entraîne potentiellement des réductions de niches écologiques, des spécialisations, des dépendances plus ou moins obligatoires entre organismes qui façonnent l'étendue des possibles pour ces libertés évolutives. Les forêts sont l'expression dans les milieux terrestres de la coévolution de ces trajectoires dans leurs dimensions écologiques et évolutives. Les complémentarités, les symbioses, les mutualismes ou les antagonismes remarquables entre les êtres qui les composent, ainsi que les stabilités transitoires et les équilibres dynamiques qui les animent sont à un instant *t* le résultat temporaire d'une multitude d'essais et d'erreurs, de « bricolages de la nature », de tentatives modestes ou majeures qui font l'évolution.

LES HUMAINS, ISSUS DE L'ÉVOLUTION ET FACTEURS D'ÉVOLUTION

Une grande partie de l'évolution humaine se situe en continuité des processus décrits précédemment. Nous sommes issus de cette évolution. Celle-ci nous rassemble avec les autres vivants dans une approche moniste de la biodiversité et de la communauté biotique qui la constitue. Néanmoins un certain nombre de traits individuels et de caractéristiques de nos sociétés nous distinguent assurément des autres vivants, peut-être pas toujours en termes de nature mais au moins en termes de puissance. Ainsi l'évolution de nos capacités cognitives, de nos liens sociaux et de nos capacités de coopération, permettent aux groupes humains de maîtriser au moins à court terme leurs environnements, leurs ressources, de mutualiser les risques (Boivin *et al.*, 2016 ; Sarrazin & Lecomte, 2016a ; Sarrazin & Lecomte, 2021). Ce faisant, nous consacrons une quantité croissante de nos ressources pour satisfaire notre recherche de bien-être souvent très au-delà des besoins liés à notre valeur adaptative, donc au-delà des besoins que requièrent nos survies et nos reproductions,

dans un processus que nous avons proposé de qualifier d'« émancipation phénotypique » (Sarrazin & Lecomte, 2017 ; Sarrazin & Lecomte, 2021). Les processus de construction de niche sont particulièrement forts chez nombre de sociétés humaines modifiant nos propres voies de coévolution avec nos environnements (Laland *et al.* 2000 ; Odling-Smee *et al.*, 2003 ; Odling-Smee *et al.*, 2013), même si nos rapports sociaux peuvent amplifier ou modifier en partie ce processus naturel (Ellis *et al.*, 2016 ; Erlandson *et al.*, 2016 ; Zeder, 2016). Que ce soit pour satisfaire nos besoins vitaux en prise directe avec notre valeur adaptative ou pour une recherche effrénée de bien-être, la modification de nos environnements, volontaire ou fortuite, est la cause majeure des pressions actuelles sur nombre d'autres vivants. Ces pressions sur les autres vivants provoquent potentiellement des rétroactions sur les services écosystémiques que les humains en tirent (MEA, 2005 ; Faith *et al.*, 2010) ou, dans une acception moins directement économique, sur les contributions de la nature à nos sociétés (Diaz *et al.*, 2018 ; IPBES, 2019). Dans les écosystèmes terrestres, ces pressions directes incluent prioritairement les pertes d'habitats et les surexploitations, mais aussi les changements climatiques croissants, les pollutions chimiques, lumineuses, sonores, les introductions d'espèces exotiques envahissantes (IPBES, 2019). Mais ce sont bien les valeurs que nous attribuons à nous-mêmes, aux autres vivants et à nos environnements qui sont à l'origine des facteurs indirects de ces pressions à savoir nos démographies, nos modes de consommation, nos systèmes économiques, nos technologies, mais aussi nos gouvernances, nos conflits, et aussi les épidémies qui nous frappent en interaction avec les autres vivants… (IPBES, 2019). Ces pressions sont maintenant bien connues et se caractérisent par une grande accélération au cours des derniers siècles, notamment depuis la révolution industrielle, *via* les transitions démographiques locales et mondiales, du premier milliard d'individus au début du XIX^{e} siècle à, bientôt, huit globalement (Vollset *et al.*, 2020), ou par la révolution verte d'intensification agricole post Seconde Guerre mondiale. Les indicateurs de cette accélération des pressions sur les limites de notre système planétaire sont innombrables et convergent vers une dynamique de grande crise d'extinction (Rockström *et al.*, 2009 ; Barnosky *et al.*, 2011 ; Steffen *et al.*, 2015). Ils traduisent cette intensification de l'hémérobie, qui est peut-être définie comme l'influence des humains sur la composition, la structure et le fonctionnement des systèmes naturels notamment végétaux et rassemble donc l'ensemble des impacts écologiques des humains sur la biodiversité et particulièrement la flore. Cette hémérobie croît notamment sur certains des derniers espaces dits sauvages, le plus souvent forestiers, qui ont perdu à l'échelle mondiale 10 % de surface en 25 ans (Watson *et al.*, 2016).

Mais au-delà de ces conséquences écologiques et socioéconomiques des pressions anthropiques, les humains ont aussi des effets profonds sur les trajectoires évolutives de nombreux organismes. Ils agissent désormais comme une force évolutive majeure à part entière (Palumbi, 2001). C'est bien sûr le cas pour les espèces et lignées domestiquées. Leurs usages ont généré, probablement d'abord par inadvertance puis de manière plus consciente et dirigée, la sélection de traits d'intérêts. L'exploitation répétée de ces traits et la sélection des organismes qui les portaient les ont profondément modifiés. Mais ces modifications ont aussi concerné d'autres traits associés ou induits *via* des contraintes génétiques ou de développement au sein des organismes exploités. Ceux-ci voient leur génome, leur morphologie, leur physiologie ou leur comportement être eux-mêmes façonnés pour satisfaire les besoins humains vitaux ou pour leur bien-être, qu'ils soient alimentaires ou pour l'obtention de ressources en bois, de fibres, peaux, etc. Du fait des pressions anthropiques croissantes, la frontière entre les êtres domestiqués et ceux qui restent sauvages se brouille avec une extension du domaine de la domestication (Wuerthner, 2014). L'exploitation des services écosystémiques a des conséquences évolutives sur les organismes qui composent ces écosystèmes (Sarrazin *et al.*, 2016). Ainsi les prélèvements répétés sur les organismes sauvages exploités, en les choisissant systémiquement pour les mêmes traits phénotypiques, génèrent des pressions de sélection directionnelles aux conséquences microévolutives parfois très rapides (Allendorf & Hard, 2009). À titre d'exemple emblématique, Campbell-Staton *et al.* (2021) ont mis en évidence l'effet rapide du braconnage chez les éléphants d'Afrique de savane (*Loxodonta africana*) durant la guerre civile au Mozambique de 1972 à 1992 qui a provoqué une forte réduction

de population mais aussi une augmentation de la fréquence des individus ayant une seule, voire aucune défense. La contresélection des individus braconnés pour leur ivoire a modifié les fréquences des allèles codant pour la production de ces défenses. Il est remarquable de noter que cet effet a été significatif en quelques générations, le temps moyen de génération, soit l'âge de mise bas, étant d'environ 25 ans chez cette espèce, et l'âge de première reproduction de 10 ans. S'il ne s'agit pas ici d'une espèce forestière, l'ampleur du processus impliqué ouvre des voies de réflexions sur les conséquences évolutives des activités anthropiques. De tels effets sont également discutés dans le cas du sanglier. Cet ongulé dont la gestion est un élément important de nos forêts européennes et notamment françaises, montre, lui aussi, une évolution de ses propres traits d'histoire de vie en l'occurrence une accélération de son cycle de vie pour les populations chassées intensément. Ainsi il a été montré dans des populations suivies par capture-marquage-recapture que des femelles subissant de fortes pressions de chasse montrent un abaissement de leurs dates précoces de reproduction qui permet à leurs descendantes de se reproduire dans leur première année (Gamelon *et al.*, 2011 ; Servanty *et al.*, 2011).

En dehors de ces cas d'évolution sur la faune, qu'en est-il de la flore et singulièrement des ligneux qui peuplent les forêts ? Parmi les 454 espèces d'arbres indigènes d'Europe, 265 espèces sont endémiques de l'Europe continentale. Parmi celles-ci, 168 (42 %) des espèces sont menacées d'extinction au niveau européen selon les critères des listes rouges UICN et 57 (13 %) sont classées comme « données insuffisantes » pour ces critères (Rivers *et al.*, 2019). On notera néanmoins parmi ces espèces menacées ou à données déficientes une forte proposition d'hybrides fixés du genre *Sorbus* qui ne sont pas représentatifs de l'état de conservation d'autres essences européennes et apparaissent effectivement fragiles du fait de leurs faibles populations. Ceci illustre que l'émergence de nouvelles formes passe aussi par des phases de faible viabilité. Les principales menaces pour ces arbres européens sont les espèces envahissantes ou problématiques qui affectent 38 % des espèces d'arbres, suivies par la déforestation et la récolte du bois et le développement urbain, qui affectent tous deux 20 % des espèces d'arbres. Pour les espèces menacées, l'élevage, l'abandon des terres, les changements dans la gestion des forêts et des terres boisées et d'autres modifications des écosystèmes telles que les incendies sont les principales menaces, affectant la survie de tous les arbres.

Mais au-delà de leur vulnérabilité, qu'en est-il de l'évolution de leurs traits phénotypiques, de leurs fréquences alléliques en réponses aux pressions anthropiques ? L'exploitation sylvicole du bois, et plus globalement la gestion forestière, génèrent des pressions anthropiques à différents niveaux. La coupe sélective des individus sur des critères de taille, de forme ou d'âge interrompt leurs cycles de vie et limite l'expression de caractères tardifs chez ces organismes. La gestion forestière même plus ou moins jardinée régule les formes et la structure de la végétation. La gestion de la faune en forêt affecte la diversité et l'abondance d'espèces. Suivant les modes d'exploitation ou de régulation de ces espèces, elle peut entraîner des pressions de sélection directionnelles sur certains types d'individus ou certains de leurs caractères. Les modes d'exploitation et d'extraction des bois peuvent influencer les microhabitats (Vuidot *et al.*, 2011), les sols, leur structure et celle de la strate herbacée. Le déplacement des graines, volontaire ou fortuit, peut structurer génétiquement les populations et influencer leur évolution comme dans le cas du Châtaignier en France (Frascaria & Lefranc, 1992 ; Machon *et al.*, 1996). Au-delà de ces actions récurrentes, les modes de régénérations, naturelles ou dirigées, et bien sûr aussi le choix des essences qui est fait ajoutent à ces pressions susceptibles de favoriser directement ou indirectement certains traits pour des organismes d'intérêt ou des organismes qui sont en interactions avec ceux exploités ou régulés de façon récurrente.

Les facteurs susceptibles de réduire ces effets anthropiques sur l'évolution des organismes incluent l'effectif et la diversité génétique des populations, l'ampleur de leur distribution spatiale par rapport à celle des pressions anthropiques et celle des flux de gènes entres ces populations naturelles. Dans le cas des arbres, il apparaît que des mutations se produisent à des endroits variés

de la canopée, ce qui favorise la diversité génétique des graines et donc des populations lorsque celles-ci sont renouvelées par régénération naturelle. Le temps de génération des organismes définit largement l'échelle de temps sur laquelle peuvent opérer ces processus de sélection. La diversité des cycles de vie au sein de milieux forestiers est assurément maximale, allant de temps très courts pour les microorganismes, aux temps très longs de certaines essences ligneuses. Ainsi, la probabilité d'influencer les trajectoires évolutives d'organismes très longévifs peut sembler plus faible ou, du moins, impliquer des pressions qui seraient sur le plus long terme. Néanmoins, les effets anthropiques sur les forêts sont anciens notamment en Europe. Ils sont, de plus, fortement susceptibles de s'amplifier dans ces contextes de changements globaux et notamment de changements climatiques (Lefèvre *et al.*, 2015). Ceci peut résulter des effets directs et indirects de ces pressions, des stratégies d'atténuation, *via* une gestion en cycle court pour le stockage de carbone, ou des stratégies d'adaptation, *via* les colonisations assistées d'essences non natives (Benito-Garzón *et al.*, 2013 ; Sansilvestri *et al.*, 2015 ; Ennos *et al.*, 2019). À cela s'ajoute la tentation de pilotage des génomes d'essences exploitées (Lecomte & Sarrazin, 2016) ou d'espèces sauvages, voire encore la dé-extinction d'espèces éteintes(4) (Robert *et al.*, 2017b).

Des effets anthropogéniques sur l'évolution des non-humains ont donc été documentés sur des échelles temporelles relativement courtes allant de la dizaine d'années au siècle sur la période actuelle. Cependant, des évolutions anthropogéniques ne résultent pas seulement de l'accélération récente de nos pressions environnementales. De telles évolutions ont été documentées sur des périodes beaucoup plus anciennes dès la néolithisation (Ellis *et al.*, 2010 ; Ellis *et al.*, 2021) mais aussi jusqu'à il y a plus de 50 000 ans (Palumbi, 2001 ; Kinnison & Hairston, 2007 ; Sullivan *et al.*, 2017). Certains auteurs définissent des anthromes à l'échelle planétaire, c'est-à-dire des zones biogéographiques globalement façonnées par des grands types d'activités humaines (Jørgensen *et al.*, 2019 ; Ellis *et al.*, 2021). Ceux-ci incluent de vastes milieux forestiers dont l'écologie et, au moins partiellement, l'évolution seraient pilotées directement ou indirectement par les humains. Si, comme nous l'avons vu, les pressions s'accroissent sur les derniers espaces dits encore sauvages, une grande partie des pertes de biodiversité ont aussi lieu dans des espaces déjà anthropisés.

QUELLE PLACE POUR LA LIBRE ÉVOLUTION DES FORÊTS DANS CE CONTEXTE DARWINIEN ?

Face aux constats et interrogations sur les processus écologiques et évolutifs résultant des interactions entre les humains et les autres vivants au sein des forêts, la question du choix des humains sur la gestion de ces forêts reste posée. Une telle problématique sort du seul cadre des sciences de la nature pour embrasser aussi celui des sciences humaines et notamment celui de l'éthique environnementale. Ces choix mobilisent en effet des valeurs que les humains individuellement et collectivement attribuent ou souhaitent attribuer explicitement ou implicitement aux autres vivants, aux systèmes écologiques et aux relations positives ou négatives, matérielles ou immatérielles qui les lient (Rolston III, 1992 ; Rolston III, 1994). Les débats sur ces valeurs ne sont pas marginaux ou annexes aux autres enjeux souvent très opérationnels concernant la biodiversité et plus généralement nos environnements. Ainsi, l'IPBES(5) a souligné dans son évaluation globale de la biodiversité et des services écosystémiques (IPBES, 2019), combien ces valeurs sont à l'origine des pressions anthropiques sur la biodiversité. Ces valeurs façonnent nos démographies, nos systèmes socioculturels, nos consommations, nos économies, nos technologies, nos gouvernances, nos

(4) Ces projets de dé-extinction sont pour l'instant surtout fantasmés pour des animaux emblématiques comme le mammouth laineux mais ils font l'objet de recherche active en biologie moléculaire et biologie de la reproduction en ignorant le plus souvent les conséquences écologiques, évolutives et éthiques de ces techniques.
(5) L'IPBES est la Plateforme intergouvernementale sur la biodiversité et les services écosystémiques, créée en 2012 par plus de 100 États sous l'égide du Programme des Nations unies pour l'environnement. L'IPBES établit par consensus scientifique l'état de l'art des connaissances concernant la biodiversité, son état, ses dynamiques et celles des relations qui lient sociétés et biodiversité. Souvent comparée au GIECC sur le climat, l'IPBES en diffère par la place des États qui en son sein soutiennent et valident ses rapports. IPBES et GIECC travaillent ensemble sur les interactions climat-biodiversité.

conflits, et mêmes nos gestions des épidémies. Ces facteurs indirects pilotent les pressions directes déjà évoquées.

Les travaux en éthique environnementale sont donc cruciaux pour mieux comprendre les motivations de nos choix individuels et collectifs et éclairer les changements transformationnels nécessaires aux transitions environnementales. Or, le contexte évolutif reste souvent peu explicité dans la compréhension des moteurs, des obstacles et des conséquences de ces changements (mais voir Leopold, 1970 ; Penn, 2003 ; Bergandi, 2013). Une grande partie des argumentaires en éthique environnementale a tenté de distinguer les fins et les moyens dans nos positionnements et nos actions vis-à-vis des autres vivants dans des approches anthropocentrées, biocentrées ou écocentrées (Callicott, 2009 ; Callicott & Frodeman, 2009). De nombreux travaux ont porté sur l'identification, d'une part, des entités ou processus auxquels serait reconnue une valeur intrinsèque parce qu'ils constitueraient des fins en soi, et d'autre part, de ceux auxquels ne serait reconnue qu'une valeur instrumentale et qui ne seraient donc perçus que comme des moyens pour d'autres fins. Ces deux types de valeurs ne sont pas exclusifs mais cette dichotomie a pu sembler limitante pour certains auteurs qui soulignent l'intérêt de reconnaître des valeurs relationnelles qui lient les êtres vivants au sein des socio-écosystèmes *via* des interactions matérielles et immatérielles (Chan *et al.*, 2016 ; Beau, 2017 ; Diaz *et al.*, 2018). Néanmoins, si ces valeurs relationnelles ajoutent bien une dimension très pertinente à ces débats éthiques, elles ne masquent pas totalement l'anthropocentrisme récurrent dans grand nombre de ces relations et n'occultent pas le saut majeur que constitue la reconnaissance d'une valeur intrinsèque aux autres vivants ou aux processus qui les animent (O'Neill, 1992 ; Vucetich *et al.*, 2015 ; Batavia & Nelson, 2017 ; O'Connor & Kenter, 2019). Sarrazin et Lecomte (2016a, 2017, 2021) ont proposé de replacer ces débats au sein d'une éthique évocentrée de nos interactions aux autres vivants. Une telle éthique évocentrée vise à respecter l'altérité essentielle des autres vivants en réduisant notre empreinte sur leurs propres trajectoires micro et macro-évolutives et en explicitant ce que cela implique pour nos propres évolutions. Cette approche n'empêcherait pas toute interaction positive ou négative avec les autres vivants mais viserait à en limiter les conséquences évolutives. Elle n'est en rien fixiste et ne met pas « sous cloche » car elle vise tout au contraire à libérer l'évolution des autres vivants des contraintes purement anthropiques. Elle ne cherche pas à maximiser ou accélérer l'évolution mais juste à lui redonner son libre cours. Trouver les voies permettant de garantir le bien-être des générations futures humaines tout en réduisant leur empreinte évolutive sur les autres vivants est assurément un réel challenge mais cette éthique évocentrée permet de réouvrir plusieurs perspectives en conservation de la biodiversité ainsi qu'en anthropologie. En effet, malgré l'énoncé pionnier et précoce des fondateurs de la biologie de la conservation quant à cette finalité de poursuite de l'évolution des autres vivants (Soulé, 1985 ; Stockwell *et al.*, 2003 ; Robert *et al.*, 2017a), le retour à des arguments anthropocentrés est récurrent. Que ce soit *via* les services écosystémiques, les contributions de la nature aux sociétés, la restauration du capital naturel, les stratégies d'adaptations aux changements climatiques, les solutions fondées sur la nature, la bioinspiration, les objectifs du développement durable, voire la notion même d'environnement envisagée au singulier et certaines formes de sciences de la durabilité, l'anthropocentrisme semble souvent indépassable (Lecomte & Sarrazin, 2020). Cet anthropocentrisme nous semble dans la continuité darwinienne de la poursuite de nos propres intérêts individuels et collectifs. Dans ses dimensions les plus inconscientes aux enjeux environnementaux, il nous mène dans un anthropocène[6] aveugle. Même dans un grand nombre de ses préoccupations environnementales les plus explicites, il mène à un anthropocène délibéré où nous jardinons des territoires définis comme strictement humains selon le court-termisme de nos dynamiques individuelles sociales, politiques et économiques alors que nous avons pour voisins une multitude d'autres vivants aux territoires chevauchants et dont l'évolution actuelle et future est façonnée par nos décisions. Sommes-nous alors capables individuellement et collectivement

(6) Notons que la notion d'anthropocène n'est pas stabilisée notamment du fait de la très grande hétérogénéité historique des responsabilités humaines sur les problèmes environnementaux.

de dépasser cette trajectoire pour redonner une chance aux autres vivants à l'échelle de l'évolution, de dépasser volontairement et positivement l'horizon de l'anthropocène (Sarrazin & Lecomte, 2016a) ? Sommes-nous capables d'assumer l'humilité de nos incompétences à choisir ce que doivent devenir les autres vivants sur le temps long, pour leur redonner tous les degrés de liberté évolutive au sein d'écosystèmes où l'empreinte évolutive anthropique serait réduite au maximum ? Si tel est le cas, ne serait-ce pas une première à l'échelle de l'histoire du vivant, qui amènerait les humains à bifurquer dans cette histoire évolutive pour constituer la première forme de vie soucieuse de laisser une chance aux autres au-delà de ses propres intérêts ? L'ampleur de cette bifurcation pourrait expliquer son inertie sur le temps court de l'histoire de nos sociétés et de nos débats politiques car la tâche est grande. La question se pose aussi de savoir si certaines cultures non occidentales auraient déjà mis en œuvre une telle approche *via* d'autres ontologies que celle du dualisme caractéristique de l'Occident moderne. Ces ontologies (animisme, totémisme et analogisme) impliquent en effet des relations aux autres vivants différentes de celles du naturalisme occidental (Descola, 2005). Mais l'auraient-elles fait *via* un choix proactif de respect des autres vivants, ou un choix prudent et contraint par des rétroactions négatives avec ces vivants ?

L'éthique évocentrée porte une double complexité : pour les autres vivants, respecter les processus darwiniens en réduisant les perturbations anthropiques sur leurs interactions ; pour les humains, identifier les inerties évolutives au sein de leurs sociétés et définir démocratiquement les voies leur assurant une équité sociale.

La prise en compte de cette dimension évolutive dans la gestion des forêts et leur libre évolution peut sembler assez hétérogène. En effet, si la diversité génétique et la plasticité phénotypique des arbres (González Martínez *et al.*, 2006) font l'objet, de longue date, de nombreux travaux pour leur exploitation en sylviculture et foresterie (Lefèvre *et al.*, 2014 ; Paquette *et al.*, 2015) et leur potentiel d'adaptation aux changements climatiques (Alberto *et al.*, 2013), les travaux touchant à la naturalité des forêts semblent paradoxalement moins expliciter ces enjeux évolutifs (Winter, 2012). Néanmoins, des approches volontaires de libre évolution de forêts antérieurement anthropisées constituent symboliquement et opérationnellement le fer de lance de cette éthique évocentrée si elles visent bien le rétablissement et le respect des trajectoires évolutives des vivants qui les constituent. Pour que ce soit le cas, plusieurs conditions doivent être remplies. Elles peuvent constituer des objectifs de gestion transitoire même s'il peut paraître souvent paradoxal d'agir pour laisser s'exprimer *in fine* les processus ultimes de naturalité que sont les processus évolutifs (Landres *et al.*, 2000).

Pour un tel choix, les pressions anthropiques doivent être réduites au point de les rendre neutres pour les trajectoires évolutives des autres vivants dans ces milieux. On notera qu'en levant ces pressions anthropiques, il devient légitime de parler de territoires en libre évolution, qu'ils soient actuellement forestiers ou non, les successions écologiques étant susceptibles d'amener à long terme nombre de ces territoires en libre évolution au stade forestier. Le respect de la libre évolution sur ces territoires, selon une éthique évocentrée, implique globalement de maximiser l'évitement et la réduction des pressions. En effet, dans un contexte de séquences Éviter-Réduire-Compenser, la compensation reste pour le moins complexe à envisager lorsque l'on considère des coévolutions nécessairement locales (Levrel *et al.*, 2015). Pour être évolutivement pertinentes, les zones en libre évolution doivent être en nombre suffisant, leur surface unitaire suffisamment grande et leurs formes doivent être ramassées pour réduire le rapport lisière/surface et permettre d'échapper au moins en partie aux effets de bordure. Néanmoins, étant donné l'importance des flux de gènes à distance pour les arbres, envisager un cloisonnement strict des zones en libre évolution et des zones gérées plus ou moins intensément avec les mêmes espèces est illusoire. La structuration spatiale de ces zones devrait donc être pensée en tenant compte de ces flux de gènes. En ce sens, la libre évolution des forêts vise le rétablissement de populations naturelles viables, abondantes et connectées. Abondantes pour avoir des niveaux de diversité génétique élevés, et connectées pour permettre des échanges démographiques et génétiques entre ces populations locales (Koskela *et al.*, 2013).

Si la viabilité de ces populations doit être élevée, leur libre évolution peut accepter des extinctions locales voire globales de certaines espèces tant que celles-ci restent dans les rythmes de l'évolution hors périodes de crises majeures de biodiversité. L'approche évocentrée accepte les perturbations des milieux forestiers dans des gammes de variations qui permettent les coévolutions. Elle peut ponctuellement impliquer le renforcement ou la réintroduction d'espèces dont le déclin ou la disparition locale, d'origine strictement anthropique, modifient les réseaux d'interactions et donc de coévolution au sein de l'écosystème forestier considéré. Ceci doit tenir compte des possibilités d'adaptation locale de ces organismes (Robert *et al.*, 2003). Le remplacement écologique d'une espèce totalement éteinte par une espèce fonctionnellement et phylogénétiquement proche (IUCN, 2013) ne peut être toléré, exceptionnellement, que pour la restauration de fonctions au sein des réseaux d'interaction dans le but de réduire la perturbation anthropique des coévolutions locales. Les stratégies de réensauvagement doivent expliciter ces enjeux évolutifs et ne pas se limiter aux seuls enjeux fonctionnels et sociaux au sein des socio-écosystèmes (Seddon *et al.*, 2014 ; Pettorelli *et al.*, 2018 ; Butler *et al.*, 2021). De même, dans le cas d'altération anthropique de la structure ou du fonctionnement de l'écosystème forestier, des pratiques de restauration écologique peuvent être envisagées (McDonald *et al.*, 2016 ; Stockwell *et al.*, 2016). Leur référentiel n'est alors pas le maintien d'un état antérieur figé, mais bien la remise en dynamique des conditions des coévolutions locales. Ceci rouvre le débat sur les nouveaux écosystèmes (Hobbs *et al.*, 2006). Doivent-ils être tolérés quels que soient leur composition, leur structure ou leur fonctionnement et le niveau d'anthropisation qui les a générés (Bowman *et al.*, 2017) ? Si ces nouveaux écosystèmes deviennent le lieu de ruptures de coévolutions et de bifurcations dans les trajectoires évolutives, ils ne sont que l'extension fortuite de notre empreinte évolutive et ces conséquences évolutives doivent être évaluées.

Une approche évocentrée n'interdit pas tout prélèvement par les humains au sein de ces écosystèmes. Mais ces prélèvements doivent alors être d'une intensité faible et ne générer aucune pression de sélection directionnelle au sein de ces écosystèmes. Autant dire qu'ils doivent être limités, rares, arythmiques, ponctuels et donc plus exceptionnels et dérogatoires que réguliers. Dans le cadre d'une approche évocentrée, la réduction des effets anthropiques sur les trajectoires évolutives des autres vivants peut impliquer la lutte contre les espèces exotiques introduites volontairement ou non par les humains et qui sont force d'évolution (Hulme & Le Roux 2016 ; Sarrazin & Lecomte, 2016b). Elle refuse par contre la lutte contre des proliférations naturelles stochastiques d'espèces natives et d'origines non anthropiques, qui sont source de coévolution au sein des écosystèmes forestiers. Elle refuse d'essentialiser les espèces en auxiliaires ou ravageurs ou dans une approche anthropocentrée des services et « dysservices » écosystémiques ou des contributions positives ou négatives de la nature aux sociétés (MEA, 2005 ; Dunn, 2010 ; Diaz *et al.*, 2018).

Enfin, parmi les pressions anthropiques, l'ampleur croissante des changements climatiques et l'inertie de leurs trajectoires questionnent, bien sûr, la perspective de libre évolution des forêts y compris dans cette perspective darwinienne (Urban *et al.*, 2016 ; Pecl *et al.*, 2017). Mais une approche évocentrée de ces enjeux fournit un cadre conceptuel qui structure les fins et les moyens de la lutte contre les changements climatiques. Dans ce cadre, la lutte contre ces changements est au service des humains et des autres vivants. Les forêts, leur gestion et leur libre évolution ne sont plus un moyen pour la lutte contre le changement climatique, mais la lutte contre le changement climatique devient un moyen au service de cette libre évolution. S'il faut évidemment considérer le potentiel des solutions fondées sur la nature (Eggermont *et al.*, 2015), celles-ci ne doivent pas être mises en œuvre au détriment du respect des trajectoires évolutives des vivants sur lesquelles elles s'appuient (voir à ce propos l'avis du Conseil scientifique de la FRB de 2016(7)). Dans une perspective évocentrée, les stratégies de réduction des émissions redeviennent centrales, et celles d'atténuation et d'adaptation, trop rarement discutées dans une perspective évolutive, tiennent

(7) https://www.fondationbiodiversite.fr/wp-content/uploads/2019/06/FRB-Note-CS-Solutions-fondees-nature.pdf

compte du respect des trajectoires évolutives des vivants. Si le but premier et ultime est donc bien de réduire cette empreinte climatique anthropique sur les autres vivants, on ne peut ignorer l'ampleur des changements déjà en cours et à venir. Ces effets sont notables en limite d'aires de distributions et génèrent des questionnements sur l'évolution des forêts périphériques (Fady *et al.*, 2016). Cela légitime donc encore plus l'ambition de surfaces en libre évolution et leurs connexions pour renforcer la diversité génétique au sein de ces espaces et les potentialités de dispersion entre ces espaces (Wilson, 2016). De nombreux travaux questionnent ainsi le maintien du potentiel d'évolution des populations naturelles mais celui-ci reste souvent mal défini (Milot *et al.*, 2020) et il n'est envisagé le plus fréquemment qu'au seul service d'une adaptation aux changements globaux notamment dans le cas des arbres (Lefèvre, 2016 ; Fouqueray *et al.*, 2020). Dans le cas d'une approche évocentrée, cette adaptation ne doit rester qu'un moyen pour surmonter à court terme la transition climatique au service d'une finalité de maintien des potentiels d'évolution à long terme des organismes au-delà de ces enjeux climatiques. Ceci place bien les forêts en libre évolution dans le champ de la conservation de la biodiversité intrinsèquement ancrée dans le respect de l'évolution et moins dans les approches plus instrumentales au service d'enjeux divers et de court terme (Fouqueray *et al.*, 2019).

Ces orientations sont assurément ambitieuses et les parcelles de forêt en libre évolution ne peuvent probablement pas toutes répondre à ces objectifs. Mais si leur mise en place dans une perspective évolutionniste, au cœur de l'éthique évocentrée, traduit un changement de trajectoire majeure à l'échelle de l'histoire du vivant, toute initiative, même modeste, en ce sens contribue à ouvrir ces débats, à donner à voir, à sentir et à comprendre la profondeur de ces enjeux et travailler individuellement et collectivement à leur développement.

François SARRAZIN
Sorbonne Université, CESCO, UMR 7204,
MNHN CNRS SU
61 rue Buffon
F-75005 PARIS
(francois.sarrazin@mnhn.fr)

Jane LECOMTE
Université Paris-Saclay, CNRS, AgroParisTech
Laboratoire Écologie, Systématique et Évolution
Bâtiment 362
Rue du Doyen André Guinier
F-91405 ORSAY CEDEX
(jane.lecomte@universite-paris-saclay.fr)

Nathalie FRASCARIA-LACOSTE
Université Paris-Saclay, CNRS, AgroParisTech
UMR Écologie Systématique et Évolution
Bâtiment 362
Rue du Doyen André Guinier
F-91405 ORSAY CEDEX
(nathalie.frascaria@universite-paris-saclay.fr)

RÉFÉRENCES

Alberto, F.J., Aitken, S.N., Alía, R., González-Martínez, S.C., Hänninen, H., Kremer, A., Lefèvre, F., Lenormand, T., Yeaman, Whetten, R., & Savolainen, O. (2013). Potential for evolutionary responses to climate change–evidence from tree populations. *Global Change Biology*, 19(6), 1645-1661.

Allendorf, F.W., & Hard, J.J. (2009). Human-induced evolution caused by unnatural selection through harvest of wild animals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(supl. 1), 9987-9994.

Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O.U., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., Mcguire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., Mersey, B., & Ferrer, E.A. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived?. *Nature*, 471, 51-57.

Batavia, C., & Nelson, M.P. (2017). For goodness sake! What is intrinsic value and why should we care?. *Biological Conservation*, 209, 366-376.

Beau, R. (2017). *Éthique de la nature ordinaire. Recherches philosophiques dans les champs, les friches et les jardins*. Publications de la Sorbonne.

Benito-Garzón, M., Ha-Duong, M., Frascaria-Lacoste, N., & Fernández-Manjarrés, J. (2013). Habitat restoration and climate change: dealing with climate variability, incomplete data, and management decisions with tree translocations. *Restoration ecology*, 21(5), 530-536.

Bergandi, B. (2013). *The Structural Links between Ecology, Evolution and Ethics, The Virtuous Epistemic Circle*. Boston Studies in the Philosophy and History of Science. Springer.

Boivin, N.L., Zeder, M.A., Fuller, D.Q., Crowther, A., Larson, G., Erlandson, J.M., Denham, T., & Petraglia, M.D. (2016). Ecological consequences of human niche construction: Examining long-term anthropogenic shaping of global species distributions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 13(23), 6388-6396.

Bowman, D.M.J.S., Garnett, S.T., Barlow, S., Bekessy, S.A., Bellairs, S.M., Bishop, M.J., Bradstock, R.A., Jones, D.N., Maxwell, S.L., Pittock, J., Toral-Granda, M.V., Watson, J.E.M., Wilson, T., Zander, K.K., & Hughes, L. (2017). Renewal ecology: conservation for the Anthropocene. *Restoration Ecology*, 25, 674-680.

Butler, J.R., Marzano, M., Pettorelli, N., Durant, S.M., Du Toit, J.T., & Young, J.C. (2021). Decision-making for rewilding: an adaptive governance framework for social-ecological complexity. *Frontiers in Conservation Science*, 2, 1-8.

Callicott, J.B. (1999). *Beyond the land ethic: more essays in environmental philosophy*. State University of New York Press.

Callicott, J.B., & Frodeman, R. (Eds.) (2009). *Encyclopedia of environmental ethics and philosophy*. Macmillan Reference USA. 1127 p.

Campbell-Staton, S.C., Arnold, B.J., Goncalves, D., Granli, P., Poole, J., Long, R.A., & Pringle, R.M. (2021). Ivory poaching and the rapid evolution of tusklessness in African elephants. *Science*, 374(6566), 483-487.

Chan, K.M., Balvanera, P., Benessaiah, K., Chapman, M., Díaz, S., Gómez-Baggethun, E., Gould, R., Hannahs, N., Jax, K., Klain, S., Luck, G.W., Martín-López, B., Muraca, B., Norton, B., Ott, K., Pascual, U., Satterfield, T., Tadaki, M., Taggart, J., & Turner, N. (2016). Opinion: Why protect nature? Rethinking values and the environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(6), 1462-1465.

Charmantier, A., Barot, S., Couvet, D., Facon, B., Guégan, J.F., Legall, L., Loeuille, N., Ronce, O., Sarrazin, F., Tissot, T., & Verdu, P. (2021). *L'Évolution Darwinienne, la Biodiversité et les Humains*. Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité. 80 p. (Clés pour comprendre).

Descola, P. (2005). *Par-delà nature et culture*. Paris : Gallimard.

Díaz, S., Pascual, U., Stenseke, M., Martín-López, B., Watson, R.T., Molnár, Z., Hill, R., Chan, K.M.A., Baste, I.A., Brauman, K.A., Polasky, S., Church, A., Lonsdale, M., Larigauderie, A., Leadley, P.W., Van Oudenhoven, A.P.E., Van Der Plaat, F., Schröter, M., Lavorel, S., Aumeeruddy-Thomas, Y., Bukvareva, E., Davies, K., Demissew, S., Erpul, G., Failler, P., Guerra, C.A., Hewitt, C.H., Keune, H., Lindley, S., & Shirayama, Y. (2018). Assessing nature's contributions to people. *Science*, 359(6373), 270-272.

Dunn, R.R. (2010). Global Mapping of Ecosystem Disservices: The Unspoken Reality that Nature Sometimes Kills us. *Biotropica*, 42(5), 555-557.

Eggermont, H., Balian, E., Azevedo, J.M.N., Beumer, V., Brodin, T., Claudet, J., Fady, B., Grube, M., Keune, H., Lamarque, P., Reuter, K., Smith, M., Van Ham, C., Weisser, W., & Le Roux, X. (2015). Nature-based solutions: new influence for environmental management and research in Europe. *GAIA-Ecological Perspectives for Science and Society*, 24(4), 243-248.

Ellis, E.C., Gauthier, N., Goldewijk, K.K., Bird, R.B., Boivin, N., Díaz, S., Fuller, D.Q., Gill, J.L., Kaplan, J.O., Kingston, N., Locke, H., Michael, C.N. H., Ranco, D., Rick, T.C., Shaw, M.R., Stephens, L., Svenning, J.C., & Watson, J.E. (2021). People have shaped most of terrestrial nature for at least 12,000 years. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(17).

Ellis, E.C., Klein Goldewijk, K., Siebert, S., Lightman, D., & Ramankutty, N. (2010). Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Global Ecology and Biogeography*, 19(5), 589-606.

Ellis, E.C., Richerson, P.J., Mesoudi, A., Svenning, J.C., Odling-Smee, J., & Burnside, W.R. (2016). Evolving the human niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(31), p. E4436.

Ennos R., Cottrell J., Hall J., & O'Brien, D. (2019). Is the introduction of novel exotic forest tree species a rational response to rapid environmental change? – A British perspective. *Forest Ecology and Management*, 432, 718-728.

Erlandson, J.M., Zeder, M.A., Boivin, N.L., Crowther, A., Denham, T., Fuller, D.Q., Larson, G., & Petraglia, M.D. (2016). Human niche construction and evolutionary theory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,* 113(31), E4437-E4438.

Fady, B., Aravanopoulos, F.A., Alizoti, P., Mátyás, C., Von Wühlisch, G., Westergren, M., Belletti, P., Cvjetkovic, B., Ducci, F., Huber, G., Kelleher, C.T., Khaldi, A., Bou Dagher Kharrat, M., Kraigher, H., Kramer, K., Mühlethaler, U., Peric, S., Perry, A., Rousi, M., Sbay, H., Stojnic, S., Tijardovic, M., Tsvetkov, I., Varela, M. C., Vendramin, G.G., & Zlatanov, T. (2016). Evolution-based approach needed for the conservation and silviculture of peripheral forest tree populations. *Forest Ecology and Management*, 375, 66-75.

Faith, D.P., Magallón, S., Hendry, A.P., Conti, E., Yahara, T., & Donoghue, M.J. (2010). Evosystem services: an evolutionary perspective on the links between biodiversity and human well-being, *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 2(1), 66-74.

Fouqueray, T., Charpentier, A., Trommetter M., & Frascaria-Lacoste, N. (2019). Is adaptation to climate change threatening forest biodiversity? A comparative and interdisciplinary study case of two French forests. pp. 337-354. *In: Handbook of climate change and biodiversity*. Springer, Cham.

Fouqueray T., Charpentier A., Trommetter M., & Frascaria-Lacoste, N. (2020). The calm before the storm: how climate change drives forestry evolutions. *Forest Ecology and Management*, 460, 117880.

Frascaria, N., & Lefranc, M. (1992). Le Commerce de la châtaigne : un nouvel aspect dans l'étude de la différenciation génétique de populations de châtaigniers (*Castanea sativa* Mill.) en France. *Annales des sciences forestières*, 49(1), 75-79.

Gamelon, M., Besnard, A., Gaillard, J. M., Servanty, S., Baubet, E., Brandt, S., & Gimenez, O. (2011). High hunting pressure selects for earlier birth date: wild boar as a case study. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 65(11), 3100-3112.

González-Martínez, S.C., Krutovsky, K.V., & Neale, D.B. (2006). Forest-tree population genomics and adaptive evolution. *New Phytologist*, 170(2), 227-238.

Heams, T., Huneman, P., Lecointre, G., & Silberstein, M. (2009). *Les Mondes Darwiniens. L'évolution de l'évolution*. Syllepse.

Hinsinger, D. D., Basak, J., Gaudeul, M., Cruaud, C., Bertolino, P., Frascaria-Lacoste, N., & Bousquet, J. (2013). The phylogeny and biogeographic history of ashes (*Fraxinus, Oleaceae*) highlight the roles of migration and vicariance in the diversification of temperate trees. *PloS one*, 8(11), e80431.

Hobbs, R.J., Arico, S., Aronson, J., Baron, J.S., Bridgewater, P., Cramer, V.A., Epstein, P. R., Ewel, J.J. Klink, C.A., Lugo, A.E., Norton, D., Ojima, D., Richardson, D.M., Sanderson, E.W., Valladares, F. Vilà, M., Zamora, R., & Zobel, M. (2006). Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecology and Biogeography*, 15(1), 1-7.

Holmes, G., Sandbrook, C., & Fisher, J.A. (2017). Understanding conservationists' perspectives on the new-conservation debate. *Conservation Biology*, 31(2), 353-363.

Hulme, P. E., & Le Roux, J. (2016). Invasive species shape evolution. *Science*, 352, 422.

IPBES (2019). *Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. S. Díaz *et al.* (eds). Bonn, Germany: IPBES secretariat.

IUCN (2013). *Guidelines for Reintroductions and Other Conservation Translocations*, Version 1.0. IUCN Species Survival Commission.

Jonas, H. (2005). *Évolution et liberté*. Eds Payot & Rivages. 261 p.

Jones, C.G., Lawton, J.H., & Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. pp. 130-147. *In: Ecosystem management*. New York, NY. : Springer.

Jones, C.G., Lawton, J.H., & Shachak, M. (1997). Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, 78(7), 1946-1957.

Jørgensen, P.S., Folke, C., & Carroll, S.P. (2019). Evolution in the Anthropocene: Informing Governance and Policy. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 50, 527-546.

Kinnison, M.T., & Hairston, N.G. (2007). Eco-evolutionary conservation biology: contemporary evolution and the dynamics of persistence. *Functional Ecology*, 21(3), 444-454.

Koskela, J., Lefèvre, F., Schueler, S., Kraigher, H., Olrik, D.C., Hubert, J., Longauer, R., Bozzano, M., Yrjänä, L., Alizoti, P., Rotach, P., Vietto, L., Bordács, S., Mykingm, T., Eysteinsson, T., Souvannavong, O., Fady, B., De Cuyper, B., Heinze, B., Von Wühlisch, G., Ducousso, A., & Ditlevsen, B. (2013). Translating conservation genetics into management: Pan-European minimum requirements for dynamic conservation units of forest tree genetic diversity. *Biological Conservation,* 157, 39-49.

Laland, K.N., Odling-Smee, J., & Feldman, M.W. (2000). Niche construction, biological evolution, and cultural change. *Behavioral and Brain Sciences*, 23, 131-175.

Laland, K.N., Uller, T., Feldman, M.W., Sterelny, K., Müller, G.B., Moczek, A., Jablonka, E., & Odling-Smee, J. (2015). The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions. *Proceedings of the Royal Society B*, 282, 20151019.

Landres, P.B., Brunson, M.W., Merigliano, L., Sydoriak, C., & Morton, S. (2000). Naturalness and wildness: the dilemma and irony of managing wilderness. *Proceedings RMRSP*, 15(5), 377-381.

Lecomte, J., & Sarrazin, F. (2020). Repenser nos relations au vivant dans un contexte de changements globaux. Pp. 489-505. *In* : *Nos Futurs* / Aline Aurias, Roland Lehoucq, Daniel Suchet, Jérôme Vincent Eds. Éditions ActuSF.

Lecomte, J., & Sarrazin, F. (2016). Repenser l'innovation dans une perspective évocentrée de la biodiversité. *Biofutur*, 378(1), 57-57.

Lefevre, F. (2016). *Le Potentiel d'adaptation génétique des peuplements forestiers. Faire face aux enjeux du changement climatique et se préparer en région à relever le défi*. Réseau Mixte Technologique "Adaptation des forêts au changement climatique" (RMT AFORCE). FRA., Sep 2016, Poitiers, France. 18 p. hal-01603893

Lefevre, F., Boivin, T., Bontemps, A., Courbet, F., Davi, H., Durand-Gillmann, M., Fady, B., Gauzere, J., Gidoin, C., Karam, M.J., Lalagüe, H., Oddou-Muratorio, S., & Pichot, C. (2014). Considering evolutionary processes in adaptive forestry. *Annals of Forest Science*, 71(7), 723-739.

Lefevre, F., Fady, B., Jean, F., Davi, H., Pichot, C., & Oddou-Muratorio, S. (2015). Les processus biologiques de réponse des arbres et forêts au changement climatique : adaptation et plasticité phénotypique. *Innovations Agronomiques*, 47, 63-79.

Leopold, A. (1970). *A Sand County Almanac* : *with other essays on Conservation from Round River*. Ballantine Books. 269 p. (1re édition 1949).

Levrel, H., Frascaria-Lacoste, N., Hay, J., Martin, G., & Pioch, S. (2015). *Restaurer la nature pour atténuer les impacts du développement : Analyse des mesures compensatoires pour la biodiversité*. Versailles : Quæ.

Machon, M., Burel, M., Lefranc, M., & Frascaria-Lacoste, N. (1996). Evidence of drift in chestnut population. *Canadian Journal of Forest Research*, 26, 905-908.

Maynard-Smith, J., & Szathmáry, E. (1997). *The major transitions in evolution*. Oxford University Press.

McDonald, T., Gann, G.D., Jonson, J., & Dixon, K.W. (2016). *International standards for the practice of ecological restoration – including principles and key concepts*. Society for Ecological Restoration.

MEA (2005). *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press.

Milot, E., Bechet, A., & Maris, V. (2020). The dimensions of evolutionary potential in biological conservation. *Evolutionary Applications*, 13(6), 1363-1379.

O'Connor S., & Kenter, J.O. (2019). Making intrinsic values work; integrating intrinsic values of the more-than-human world through the Life Framework of Values, *Sustainability Science*, 14(5), 1247-1265.

Odling-Smee, F.J., Laland, K.N., & Feldman, M.W. (2003). *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution*. Princeton University Press.

Odling-Smee, J., Erwin, D.H., Palkovacs, E.P., Feldman, M.W., & Laland, K.N. (2013). Niche construction theory: a practical guide for ecologists. *The Quarterly Review of Biology*, 88(1), 3-28.

O'Neill, J. (1992). The varieties of intrinsic value, *The Monist*, 75(2), pp. 119-137.

Palumbi, S. (2001). Humans as the world' s greatest evolutionary force. *Science*, 293 (5536), 1786-1790.

Paquette, A., Joly, S., & Messier, C. (2015). Explaining forest productivity using tree functional traits and phylogenetic information: two sides of the same coin over evolutionary scale?. *Ecology and Evolution*, 5(9), 1774-1783.

Pecl, G.T., Araujo, M.B., Bell, J., Blanchard, J., Bonebrake, T.C., Chen, I., Clark, T.D., Colwell, R.K., Danielsen, F., Evengård, B., Falconi, L., Ferrier, S., Frusher, S., Garcia, R.A., Griffis, R.B., Hobday, A.J., Janion-Scheepers, C., Jarzyna, M.A. Jennings, S., Lenoir, J., Linnetved, H.I., Martin, V.Y., McCormack, P.C., McDonald, J., Mitchell, N.J., Mustonen, T., Pandolfi, J.M., Pettorelli, N., Popova, E., Robinson, S.A., Scheffers, B.R., Shaw, J.D., Cascade, J.B., Sorte, C.J.B., Strugnell, J.M., Sunday, J.M., Tuanmu, M.-N., Vergés, A., Villanueva, C., Wernberg, T., Wapstra, E., & Williams, S.E. *(*2017). Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. *Science*, 355 (6332), 1-9.

Penn, D.J. (2003). The Evolutionary Roots of Our Environmental Problems: Toward a Darwinian Ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 78(3), 275-301.

Pettorelli, N., Barlow, J., Stephens, P.A., Durant, S.M., Connor, B., Schulte To Bühne, H., Sandom, C.J., Wentworth, J., & Du Toit, J.T. (2018). Making rewilding fit for policy. *Journal of Applied Ecology,* 55, 1114-1125.

Rivers, M.C., Beech, E., Bazos, I., Bogunić, F., Buira, A., Caković, D., Carapeto, A., Carta, A., Cornier, B., Fenu, G., Fernandes, F., Fraga, P., Garcia Murillo, P.J., Lepší, M., Matevski, V., Medina, F.M., Menezes De Sequeira, M., Meyer, N., Mikoláš, V., Montagnani, C., Monteiro-Henriques, T., Naranjo Suárez, J., Orsenigo, S., Petrova, A., Reyes-Betancort, J.A., Rich, T., Salvesen, P.H., Santana López, I., Scholz, S., Sennikov, A., Shuka, L., Silva, L.F., Thomas, P., Troia, A., Villar, J.L., & Allen, D.J. (2019). *European Red List of Trees*. Cambridge, UK and Brussels, Belgium: IUCN. VIII + 60 p.

Robert, A., Couvet, D., & Sarrazin, F. (2003). The role of local adaptation in metapopulation restorations. *Animal Conservation*, 6(3), 255-264.

Robert, A., Fontaine, C., Veron, S., Monnet, A.C., Legrand, M., Clavel, J., Chantepie, S., Couvet, D., Ducarme, F., Fontaine, B., Jiguet, F., Le Viol, I., Rolland, J., Sarrazin, F., Teplitsky, C. & Mouchet, M. (2017a). Fixism and conservation science. *Conservation Biology*, 31, 781-788.

Robert, A., Thevenin, C., Prince, K., Sarrazin, F., & Clavel, J. (2017b). De-extinction and evolution. *Functional Ecology*, 5(31), 1021-1031.

Rockström, J., Steffen, W., Noone, K., Persson, Å., Chapin, F. S., Lambin, E.F., Lenton, T.M., Scheffer, M., Folke, C., Schellnhuber, H.J., & Nykvist, B. (2009). A safe operating space for humanity. *Nature,* 461(7263), 472-475.

Rolston, H. III, (1992). Disvalues in nature. *The Monist,* 75(2), 250-278.

Rolston, H. III, (1994). Value in Nature and the Nature of Value. *Royal Institute of Philosophy Supplements*, 36, 13-30.

Sansilvestri, R., Frascaria-Lacoste, N., & Fernandez-Manjarres, J.F. (2015). Reconstructing a deconstructed concept: policy tools for implementing assisted migration for species and ecosystem management. *Environmental Science & Policy*, 51, 192-201.

Sarrazin, F., & Lecomte, J. (2016a). Evolution in the Anthropocene. *Science*, 351(6276), 922-923.

Sarrazin, F., & Lecomte, J. (2016b). Invasive species shape evolution, Response. *Science*, 352(6284), 422-422.

Sarrazin, F., & Lecomte, J. (2017). Mise en perspective évolutive des éthiques pour les interactions entre humains et non-humains. *In* : B. Chevassus-au-Louis (dir.). *Quelles éthiques pour les relations humains-biodiversités ? Revue Humanité et Biodiversité*, 4, 133-144.

Sarrazin, F., & Lecomte, J. (2021). Transition évolutive et naturalité. pp. 245-274. *In* : *Protéger l'environnement : de la science à l'action* / Eds Ely Mermans, Antoine C. Dussault. Éditions matériologiques.

Sarrazin, F., Pham, J.L., Reboud, X., & Lecomte, J. (2016). Conséquences évolutives des approches par services écosystémiques. pp. 131-142 *In* : Valeurs de la biodiversité et services écosystémiques. Eds Philip Roche, Ilse Geijzendorffer, Harold Levrel, Virginie Maris. Éditions Quæ.

Seddon, P.J., Griffiths, C.J., Soorae, P.S., & Armstrong, D.P. (2014). Reversing defaunation: restoring species in a changing world. *Science*, 345, 406-412.

Servanty, S., Gaillard, J. M., Ronchi, F., Focardi, S., Baubet, E., & Gimenez, O. (2011). Influence of harvesting pressure on demographic tactics: implications for wildlife management. *Journal of Applied Ecology*, 48(4), 835-843.

Soulé, M.E. (1985). What is conservation biology? A new synthetic discipline addresses the dynamics and problems of perturbed species, communities, and ecosystems. *BioScience*, 35(11), 727-734.

Steffen, W., Richardson, K., Rockström, J., Cornell, S.E., Fetzer, I., Bennett, E.M., Biggs, R., Carpenter, S.R., De Vries W., De Witt, C.A., Folke, C., Gerten, D., Heinke, J., Mace, G.M., Persson, L.N., Ramanathan, V., Reyers, B., & Sörling, S. (2015). Planetary boundaries: Guiding human development on a changing planet. *Science*, 347(6223), 1259855.

Stockwell, C.A., Hendry, A.P., & Kinnison, M.T. (2003). Contemporary evolution meets conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(2), 94-101.

Stockwell, C.A., Kinnison, M.T., Hendry, A.P., & Hamilton, J.A. (2016). Evolutionary restoration ecology. pp. 427-454. *In :* M.A. Palmer *et al.* (eds.). *Foundations of Restoration Ecology*. Island Press/Center for Resource Economics.

Sullivan, A.P., Bird, D.W., & Perry, G.H. (2017). Human behaviour as a long-term ecological driver of non-human evolution. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 0065.

Urban, M.C., Bocedi, G., Hendry, A.P., Mihoub, J.B., Pe'er, G., Singer, A., Bridle, J.R., Crozier, L.G., De Meester, L., Godsoe, W., Gonzalez, A., Hellmann, J.J., Holt, R.D., Huth, A., Johst, K., Krug, C.B., Leadley, P.W., Palmer, S.C.F., Pantel, J.H., Schmitz, A., Zollner, P.A., & Travis, J.M.J. (2016). Improving the forecast for biodiversity under climate change. *Science,* 353(6304), aad8466.

Vollset, S.E., Goren, E., Yuan, C.W., Cao, J., Smith, A.E., Hsiao, T., Bisignano, C., Azhar, G.S., Castro, E., Chalek, J., Dolgert, A.J., Frank, T., Fukutaki, K., Hay, S., Lozano, R., Mokdad, A.H., Nandakumar, V., Pierce, M., Pletcher, M., Robalik, T., Steuben, K.M., Wunrow, H.Y., Zlavog, B., & Murray, C.J. (2020). Fertility, mortality, migration, and

population scenarios for 195 countries and territories from 2017 to 2100: a forecasting analysis for the Global Burden of Disease Study. *The Lancet*, 396(10258), 1285-1306.

Vucetich, J.A., Bruskotter, J.T., & Nelson, M.P. (2015). Evaluating whether nature's intrinsic value is an axiom of or anathema to conservation. *Conservation Biology*, 29(2), 321-332.

Vuidot, A., Paillet, Y., Archaux, F., & Gosselin, F. (2011). Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats. *Biological Conservation*, 144(1), 441-450.

Watson, J. E., Venter, O., Lee, J., Jones, K.R., Robinson, J.G., Possingham, H.P., & Allan, J.R. (2018). Protect the last of the wild. *Nature*, 563, 27-30.

Watson, J.E., Shanahan, D.F., Di Marco, M., Allan, J., Laurance, W.F., Sanderson, E.W., Mackey, B., & Venter, O. (2016). Catastrophic declines in wilderness areas undermine global environment targets. *Current Biology*, 26(21), 2929-2934.

Wilson, E.O. (2016). *Half-Earth: Our Planet's Fight For Life*. WW Norton & Company.

Winter, S. (2012). Forest naturalness assessment as a component of biodiversity monitoring and conservation management. *Forestry*, 85(2), pp. 293-304.

Wuerthner, G. (2014). *Keeping the wild: Against the domestication of earth*. Island Press. 271 p.

Yang, J., Cao, M., & Swenson, N.G. (2018). Why functional traits do not predict tree demographic rates. *Trends in Ecology & Evolution,* 33(5), 326-336.

Zeder, M.A. (2016). Domestication as a model system for niche construction theory. *Evolutionary Ecology*, 30(2), 325-348.

LIBRE ÉVOLUTION DES FORÊTS, DE QUELLE ÉVOLUTION PARLE-T-ON ? (Résumé)

Les réflexions et débats à propos de la libre évolution *sensu largo* sont trop rarement replacés dans le cadre de l'évolution darwinienne. Après en avoir rappelé les mécanismes fondamentaux, le propos est ici d'appuyer sur la nécessité de prendre en compte dans la gestion forestière l'ensemble des processus éco-évolutifs qui résultent des interactions entre les humains et les autres vivants. En effet, si les pressions anthropiques fortes, directes ou indirectes, opérées sur les habitats forestiers et leurs espèces peuvent avoir assurément des impacts écologiques et socioéconomiques, elles représentent aussi un potentiel fort de pressions de sélection et d'effets directs et indirects sur l'évolution en cours au sein des forêts. Une réflexion éthique est alors nécessaire pour mettre en lumière la transition majeure que constitue la libre évolution des forêts si elle vise le respect des trajectoires évolutives des vivants. La libre évolution des forêts dans un contexte darwinien est ainsi interrogée sur la base de l'éthique dite évocentrée. Cette éthique vise à réduire au maximum les pressions anthropiques et favoriser la liberté des trajectoires évolutives. Elle implique de ne pas se retreindre aux approches instrumentales et de court terme pour dépasser une gestion forestière sur de seuls enjeux anthropocentrés.

WHAT KIND OF EVOLUTION IS AT STAKE IN LONG TIME UNMANAGED FORESTS? (Abstract)

Reflexions and debates about no-management sensu largo too rarely take place within the framework of Darwinian evolution. The present article first recalls the basic mechanisms of Darwinian evolution, and then lays the emphasis on the need to take all the co-evolutionary processes resulting from interactions between humans and other living beings into account in forest management. While the strong – direct or indirect – anthropogenic pressures on forest habitats and their species can undoubtedly have ecological and socio-economic impacts, they also represent strong potential selection pressures and direct and indirect effects on ongoing evolution in forests. Therefore, ethical thinking is required to highlight the major transition represented by long time unmanaged forests if this practice is aimed at respecting the evolutionary trajectories of living beings. Long time unmanaged forests within a Darwinian context is questioned on the basis of so-called evo-centred ethics, aimed at reducing anthropogenic pressures as much as possible and promoting free evolutionary trajectories. This implies not being restricted to short-term instrumental approaches so as to go beyond forest management solely based on human-centred stakes.

Citation de l'article :
Sarrazin, F., Lecomte, J., & Frascaria-Lacoste, N. (2021). Libre évolution des forêts, de quelle évolution parle-t-on ?. *Revue forestière française*, 73(2-3 « Des forêts en libre évolution »), 401-416. doi : 10.20870/revforfr.2021.5479

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