

L'évolution de la forêt française après la dernière glaciation : l'apport de la palynologie, l'archéologie et de la biologie moléculaire

Brigitte Demesure^a et Johannes Musch^b

^aOffice national des forêts
Conservatoire génétique des arbres forestiers, centre INRA, 45160 Ardon
brigitte.musch@orleans.inra.fr

^bAssociation des fouilles archéologiques nationales
Base A85, 11, rue des Papillons, 41200 Romorantin-Lanthenay
johannes.musch@libertysurf.fr

Introduction

Au terme de la dernière glaciation, il y a environ 12 000 ans, la végétation sur le continent européen subit de profonds changements. Suite au réchauffement progressif du climat, le paysage de toundra, qui avait dominé la majeure partie du continent pendant des dizaines de milliers d'années, va régresser. En même temps, des essences forestières vont progressivement coloniser les nouveaux territoires. Ce repeuplement, pour la plupart des espèces, se fait à partir de zones refuges, où elles ont pu se maintenir pendant les périodes les plus froides des glaciations. Ces zones refuges se trouvaient essentiellement dans la partie méridionale du continent : la péninsule ibérique, la botte italienne et la région balkanique. Le repeuplement du continent se fait progressivement, mais n'affecte pas d'une manière uniforme sur tout le continent. Plusieurs paramètres rentrent en ligne de compte :

- le rythme du réchauffement du climat ;
- les barrières géographiques (chaînes montagneuses surtout) ;
- les types de sol ;
- les aptitudes à l'adaptation des différentes essences ;
- les mécanismes de dissémination des différentes essences ;
- l'impact humain sur l'environnement.

C'est surtout ce dernier aspect qui sera abordé dans cet article.

Avant d'aboutir à la forêt diversifiée telle que nous la connaissons actuellement, les essences se succèdent en un cortège commun à toute l'Europe, de la Méditerranée jusqu'en Scandinavie. Les recherches palynologiques, appuyées par des datations au carbone 14, ont fourni, ces dernières décennies, une image assez détaillée de l'évolution du paysage végétal (Huntley et Birks, 1983). Pour la France, les grandes lignes de cette évolution peuvent se résumer ainsi :

- pendant le Tardiglaciaire¹, une forêt peu diversifiée s'installe dans laquelle dominent pin sylvestre et bouleau. Cette forêt devait ressembler à celle qui existe actuellement dans le nord de la Scandinavie ;
- pendant le Boréal², des essences caducifoliées (chêne, orme, tilleul, aulne, noisetier) font leur entrée et prennent de l'ampleur, au détriment du pin sylvestre et du bouleau ;

¹ Le Tardiglaciaire : 13 000 – 11 800 BP environ. Fin de la dernière glaciation marquée par une alternance de périodes froides et tempérées. C'est au cours du Tardiglaciaire que la toundra ou la steppe froide régresse et fait place à paysage plus arboré. Les groupes humains de culture magdalénienne ou épi-paléolithique chassent, le renne et le cheval dans les toundras et les steppes, le cerf dans les paysages arborés.

² Le Boréal : 8 800 – 6 900 PB. Période post-glaciaire à climat tempéré. Les groupes humains de culture mésolithique vivent de chasse (cerf, sanglier, aurochs), de pêche et de cueillette.

- une forêt diversifiée de caducifoliés s'installe et atteint son apogée au cours de la période de l'Atlantique³. Dans certaines parties de la France, le hêtre prend également de l'ampleur. La majeure partie du territoire semble être boisée à cette époque ;

Durant l'Atlantique, certaines essences régressent (orme et tilleul, notamment). Des ouvertures dans la couverture forestière se créent, sous l'impact de l'homme. L'impact humain devient surtout perceptible à partir de l'Âge du fer (environ 800 avant Jésus-Christ) et semble s'accélérer au cours des époques gallo-romaine et médiévale. Ces périodes sont marquées par des défrichements et des introductions de nouvelles essences (châtaignier, noyer). Jusqu'au XIX^e siècle, l'impact humain croît, en réduisant considérablement la surface boisée au profit de la surface cultivée.

Depuis le XX^e siècle, on observe à nouveau une extension de la surface boisée, d'une part, en raison de l'exode rural dans certaines régions et, d'autre part, en raison d'une politique délibérée de replantation dans certaines zones anciennement boisées (landes, pâturages d'altitude, garrigues).

L'impact humain sur la forêt au cours des siècles

Pour la première période post-glaciaire, l'impact humain sur l'environnement n'est guère perceptible. Au cours du Tardiglaciaire et du Boréal (entre 13 000 et 6 900 ans BP⁴), l'homme vivait de cueillette et de chasse, ce qui l'obligeait à se déplacer souvent, au gré de la disponibilité des ressources. La densité des groupes humains était certainement faible et son impact direct sur l'environnement devait être relativement insignifiant. Pour ce qui concerne l'impact sur la forêt, la présence de nappes de charbon de bois dans certains niveaux stratigraphiques pourrait indiquer une pratique de brûlis délibéré pour améliorer le rendement de la chasse ou pour favoriser certaines essences pionnières particulièrement appréciées (le noisetier, par exemple) (Edwards, 1990 ; Vernet *et al.*, 1994). Des pratiques analogues existaient encore récemment chez les peuples indigènes d'Australie et d'Amérique du Nord (Lewis, 1982). Mais il n'est pas prouvé que des feux ont été provoqués par l'homme ; il pourrait s'agir d'incendies naturels. Et, même si de telles pratiques pouvaient exister localement et épisodiquement, il semble improbable que ceci ait modifié durablement le paysage végétal.

En tout cas, dans les diagrammes polliniques, on observe une évolution qui semble aller dans le sens d'une recolonisation de l'Europe sans encombrement, menant d'une forêt boréale peu diversifiée à une forêt diversifiée de caducifoliés. Ce processus prend environ 6 000 ans et atteint son apogée au cours de l'Atlantique (entre 7 000 et 5 000 ans BP).

C'est au cours de cette période que l'on assiste à de profonds changements dans l'économie des sociétés humaines. Les groupes de chasseurs-cueilleurs itinérants se sédentarisent et pratiquent dorénavant l'agriculture. La forêt est partiellement défrichée, mais l'impact de ces pratiques est, dans un premier temps, encore faible, permettant à la forêt de se régénérer. Toutefois, à la fin de l'Atlantique, on constate un certain nombre de phénomènes qui, pour certains auteurs, sont à mettre en relation avec l'action humaine. C'est notamment le déclin de l'orme (*Ulmus sp.*), constaté dans des diagrammes polliniques à travers l'Europe occidentale et septentrionale, qui a suscité des débats parmi palynologues et archéologues. Pour certains auteurs scandinaves, le déclin de cette essence serait dû à l'action directe de l'homme en raison de défrichements et de pâturages excessifs (Iversen, 1941 ; Feagri, 1944). Les jeunes pousses de l'orme auraient notamment été utilisées comme fourrage pour les bêtes, empêchant de cette manière les arbres de produire du pollen. Pour d'autres auteurs, des maladies (comme la gaphiose) seraient à l'origine de la disparition du pollen d'orme dans les sondages (Smith, 1961). Contre cette hypothèse on peut remarquer que les ormes attaqués par la gaphiose ont tendance à rejeter des souches, puis à fleurir à nouveau ! L'espèce n'aurait donc pas disparu des spectres de pollen.

³ Atlantique : entre 7 000 et 5 000 ans BP. Période marquée par un climat doux et humide. L'agriculture fait son entrée en France, probablement à partir du Moyen-Orient, *via* les Balkans et le Bassin méditerranéen. Ce processus s'appelle « néolithisation ».

⁴ BP signifie « *before present* » avec le présent fixé à 1950.

Quoi qu'il en soit, l'impact de l'homme sur la forêt devient durable à partir de l'Âge du Bronze en raison de défrichements en faveur de l'agriculture et du pâturage, même si l'on constate épisodiquement des périodes de régénération. C'est surtout à partir de l'Âge du fer et pendant la période gallo-romaine que l'impact humain sur le paysage s'accroît. À part les défrichements pour étendre la surface agricole, l'homme prélève de plus en plus de bois en tant que matière première pour toutes sortes d'utilisations (combustible domestique, métallurgie, bois d'œuvre, etc.). C'est également au cours de cette période qu'on assiste à des importations massives à partir du Bassin méditerranéen (de châtaignier, de noyer).

Après une brève période d'abandon et de régénération de la forêt suite à l'effondrement de l'Empire romain, on assiste au Moyen Âge à de profonds bouleversements. La surface forestière se réduit considérablement au profit de la surface cultivée, créant des paysages ouverts (« *open field* ») ou des bocages, si caractéristique de certaines régions françaises. Même les zones forestières qui restent sont sujettes à une forte exploitation (production de charbon, construction navale, etc.). Cette exploitation et le pâturage excessif sont responsables de la dégradation de la forêt et de sa transformation en un paysage ouvert (landes sur la façade atlantique, maquis et garrigues sur la côte méditerranéenne). Ce n'est qu'à partir de la fin du Moyen Âge que des mesures conservatoires (Code forestier), venant des pouvoirs en place, essaient de réguler ces pratiques. Et, c'est à partir du XVII^e siècle qu'une réelle politique de gestion forestière se met en place, visant d'abord à mieux gérer certaines forêts dans le but d'une production en bois d'œuvre. À partir de la fin du XIX^e siècle, on assiste à une politique de reboisement de certaines zones « incultes » (les landes de Gascogne, la Sologne). C'est également à partir de cette période qu'on assiste à des plantations massives, souvent à partir d'essences non indigènes (pin maritime du Portugal, pin de Douglas).

Il est donc évident que l'impact humain sur la forêt française est très sensible, surtout depuis les trois derniers siècles, et nous ne trouvons guère de forêt primaire chez nous, même si une bonne partie de la forêt est encore constituée d'essences indigènes, descendants directement des arbres qui ont colonisé le continent après la dernière glaciation.

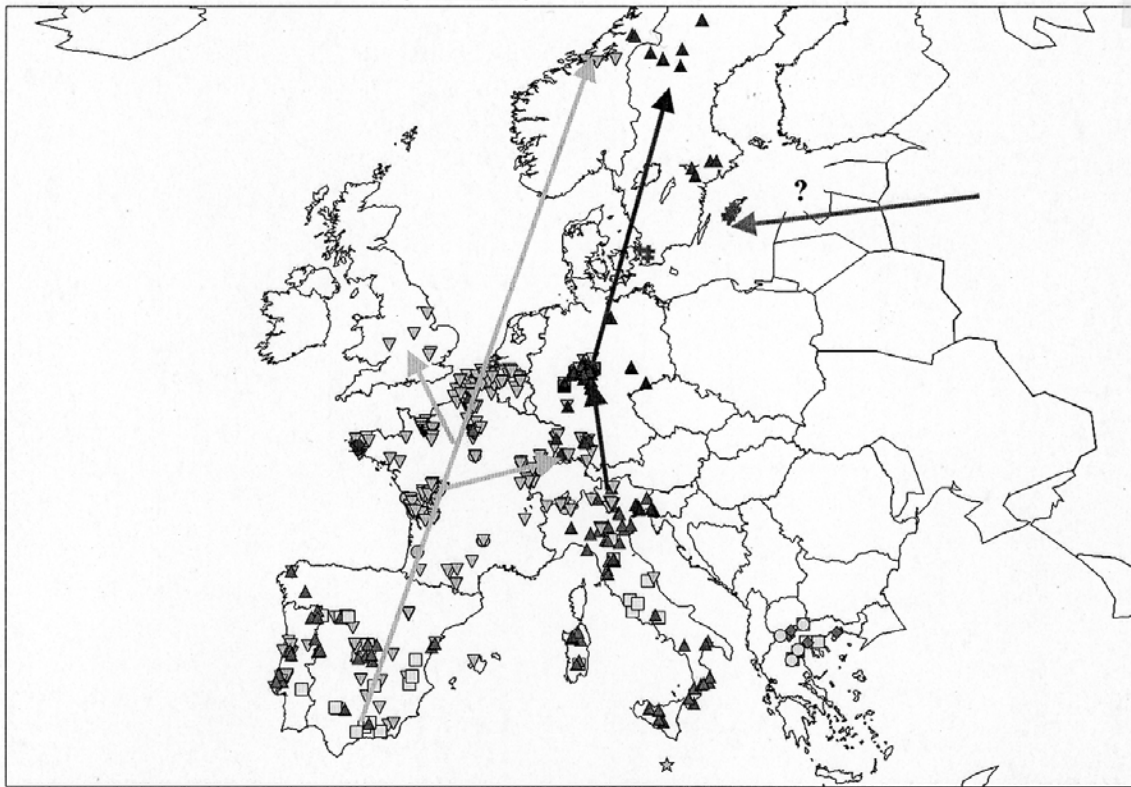
L'apport de la biologie moléculaire végétale

Grâce aux données palynologiques, la recolonisation des espèces forestières anémophiles est maintenant très bien documentée. Nous allons essayer de voir dans cette partie quel peut être l'apport des outils de la biologie moléculaire à la compréhension de ces phénomènes et voir comment ils peuvent permettre de visualiser le rôle de l'homme.

Depuis maintenant une vingtaine d'années, le développement spectaculaire de la biologie moléculaire végétale a permis une meilleure connaissance de l'ADN nucléaire et de l'ADN cytoplasmique. Des efforts considérables ont été fournis, en particulier pour le génome chloroplastique (ADNcp). Cet engouement s'explique par la faible taille de cette molécule, par son mode de transmission uniparentale (maternelle chez les angiospermes⁵) et, enfin, par son taux d'évolution très lent, ce qui fait d'elle un excellent outil pour retracer les événements passés.

Cette molécule a donc été largement utilisée chez les angiospermes pour retracer les voies de migration empruntées après les dernières glaciations pour reconquérir l'espace vacant. Elle a aussi permis d'élaborer des modèles de recolonisation pour les chênes mettant en évidence le rôle essentiel des rares événements de fondations à longue distance.

⁵ « Plantes à graines dont l'ovule, fécondé par l'intermédiaire d'un tube pollinique, se transforme en un fruit clos. Les angiospermes comprennent la plupart des plantes de grande dimension et bon nombre de petites espèces de la flore terrestre actuelle. [...] ». *Grand usuel Larousse : dictionnaire encyclopédique*. Larousse-Bordas, Paris, 1997, vol. 1.



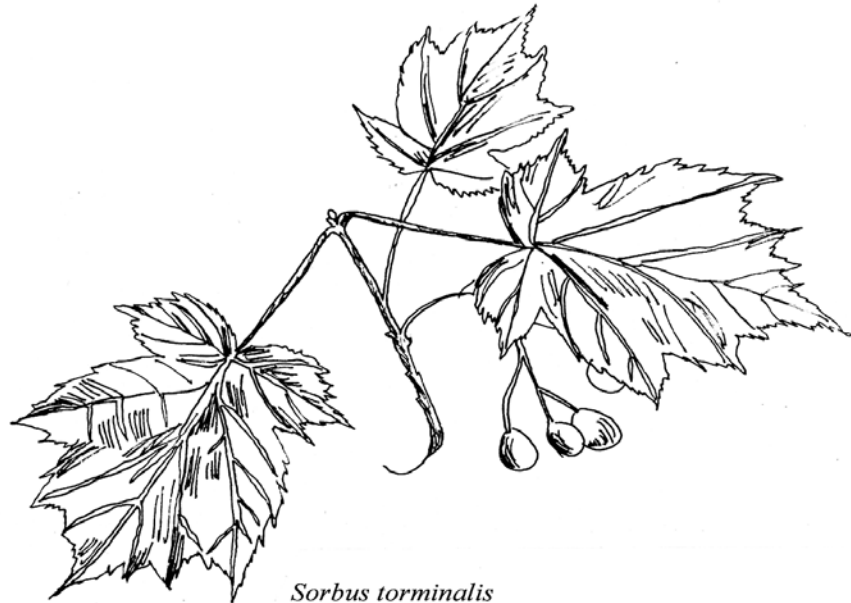
Carte de la répartition des haplotypes des ormes

Chez la plupart des espèces, lors des glaciations, des lignées différentes se sont mises en place dans les différents refuges européens. Vu le taux d'évolution très lent de l'ADNcp, il est donc ensuite assez facile de suivre une lignée, c'est-à-dire un ensemble haplotype (génotypes haploïdes) proche génétiquement sur l'ensemble de l'aire. Ceci est vrai uniquement dans le cas où ces espèces ont, d'une part, trouvé refuge et, d'autre part, n'ont fait l'objet d'aucun transfert de matériel important ni par les animaux ni par les humains. Si ces conditions sont bien vérifiées alors il doit avoir une concordance entre la phylogénie et la structuration géographique de la diversité.

C'est le cas, par exemple, des chênes qui ont trouvé refuge dans les trois péninsules méditerranéennes et d'où ils ont envahi toute l'Europe à partir de lignées différenciées. Il est ensuite assez facile de voir les transferts de matériel qui ont pu s'opérer à différentes époques, d'autant plus qu'au sein d'une forêt, il existe très peu de diversité chloroplastique. C'est ce principe qui a été appliqué dans une parcelle de la forêt de Compiègne. Les forestiers avaient connaissance d'une introduction importante de graines en provenance de Slovénie. À l'aide de ces marqueurs il a été possible de repérer pied à pied tous les arbres dont les graines ne provenaient pas de la forêt de Compiègne. Il a donc pu être mis en évidence des transferts de matériel en provenance de Slovénie mais aussi de peuplements français autres que celui de Compiègne.

Certaines espèces ont subi des transferts de matériel beaucoup plus importants que les chênes : leur structuration phylogéographique a pu être complètement gommée. Mais ces échanges de matériel ne sont pas dus uniquement à l'homme. C'est, par exemple, le cas pour une rosacée disséminée, l'alisier torminal (*Sorbus torminalis*). Ses fruits sont appréciés par les grives qui peuvent les transporter sur plusieurs dizaines, voire centaines, de kilomètres, lors de leur migration d'automne. Pour cette espèce, l'importance de ces transports de graines depuis les dernières glaciations a complètement supprimé la trace des voies de recolonisation. De plus, l'alisier torminal n'est absolument pas connu au point de

vue palynologique car il s'agit d'une espèce entomophile dont le pollen est produit en plus faible quantité, d'une part, et est disséminé par les insectes, d'autre part. On ne retrouve donc qu'exceptionnellement des pollens dans les sondages. Toutefois, vu l'écologie actuelle de cette espèce, elle a dû se trouver dans certains refuges lors des dernières glaciations, sinon elle n'aurait pas survécu. Elle a donc très certainement, comme la plupart des espèces, suivi des voies migratoires mais il est impossible de les mettre en évidence. La responsabilité de l'homme n'est d'ailleurs en rien prouvée.



Sorbus torminalis

Il reste le cas où les transferts de matériel ont été faits de manière intentionnelle par l'homme sur une grande échelle. C'est le cas, par exemple, du châtaignier (*Castanea sativa*). Une équipe italienne a pu mettre en évidence, toujours à l'aide de ces mêmes marqueurs, des introductions très anciennes de châtaigniers en France à partir de la Turquie en particulier. Il s'agit d'une espèce entomophile barychore⁶ ayant donc des caractéristiques de traits de vie semblables à celle des chênes. Si cette espèce n'avait pas subi l'empreinte de l'homme, on devrait pouvoir retrouver les voies de migration de l'espèce à travers l'Europe. Or, cela n'est absolument pas le cas. L'homme a introduit dans certaines zones, de manière répétée, des graines d'origines différentes. Il n'existe donc aucune corrélation entre l'origine des arbres et leur situation géographique actuelle. Pour cette espèce, comme pour le noyer (*Juglans regia*), un brassage important de graines a eu lieu depuis les temps historiques et l'étude de l'ADN chloroplastique (ADNcp) le met bien en évidence alors que l'étude seule des pollens ne permettrait pas d'aboutir à des conclusions aussi précises.

L'étude de ce génome permet aussi de valider ou d'invalidier des hypothèses sur l'anthropisation d'une espèce. Dans le cas des ormes, et plus particulièrement de l'orme champêtre, fréquent dans les cours de ferme et dans les haies des bocages, les spécialistes de l'espèce pensaient que de nombreux transferts de matériel avaient eu lieu. Or l'étude de l'ADNcp a permis de mettre en évidence que, s'il a existé des transports de matériel, ceux-ci se sont toujours fait à l'échelle locale, car aucun cas de mélange de provenances d'origines diverses n'a pu être mis en évidence à ce jour.

L'impact de l'homme lors des recolonisations postglaciaires semble avoir été très faible, voire inexistant. Cela aussi bien via le transfert de graines que via l'utilisation particulière d'une espèce (voir ci-dessus, le cas de l'orme). On peut plus sûrement penser qu'il s'agissait d'une première attaque de graphiose, peut être aggravée par un début d'ouverture des forêts primaires par l'homme.

En revanche, l'impact de l'homme, ces cinquante dernières années, sur les structures génétiques déjà mises en place est certain. Il s'est intensifié avec les transferts de graines à longue, moyenne, voire à courte échelle, et s'ils perdurent, ceux-ci risquent de gommer complètement les structures mises en place lors des colonisations pour bon nombre d'espèces ■

⁶ Espèce dont les graines sont dispersées uniquement par gravité.

Références bibliographiques

- CARBIENER D., 1996. Pour une gestion écologique des forêts européennes. *Le Courrier de l'environnement de l'INRA*, n° 29, 19-38.
- EDWARDS K.J., 1990. Fire and the Scottish Mesolithic : evidence from microscopic charcoal. In P.M. VERMEERSCH & P. VAN PEER : *Contributions to the Mesolithic in Europe*. Leuven University Press, Louvain, 71-79.
- FAEGRI K., 1944. On the introduction of agriculture in Western Norway. *Geol. Stockh. Förhand.*, 66, 449-462.
- HUNTLEY B., BIRKS H.J.B., 1983. *An Atlas of Past and Present Pollen Maps for Europe : 0 - 13 000 Years Ago*. Cambridge University Press, Cambridge.
- HUNTLEY B., 1992. Pollen-climate response surfaces and the study of climate change. In J.M. GRAY : *Applications of Quaternary Research*. Quaternary Research Association Cambridge, *Quaternary Proceedings*, n°2, 91-99.
- IVERSEN J., 1941. The influence of prehistoric man on vegetation. *Dan. Geol. Unders.*, Series 2, 6, 1-25.
- LECOMTE J., 1999. Réflexions sur la naturalité. *Le Courrier de l'environnement de l'INRA*, n°37, 5-10.
- LEWIS H.T., 1982. Fire technology and resource management in aboriginal North America and Australia. In N.M. WILLIAMS & E.S. HUNN : *Resource managers : North American and Australian hunter-gatherers*. AAAS Selected Symposium, n°67, 46-67.
- POINTEREAU P., 1992. La forêt qui cache l'arbre. *Le Courrier de l'environnement de l'INRA*, n°16, 1-8.
- SMITH A.G., 1961. The Atlantic sub-boreal transition. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, 172, 38-49.
- VERNET J-L., WENGLER L., SOLARI M-E., CECCANTINI G., FOURNIER M., LEDRU M-P., SOUBIÈS F., 1994. Feux, climats et végétations au Brésil central durant l'Holocène : les données d'un profil de sol à charbons de bois (Salitre, Minas Gerais). *C.R. Acad. Sci.*, 319 (II), 1391-1397.



Quercus pedunculata