

SUCCESSIONS POST-CULTURALES EN FORÊT TROPICALE : ESSAI DE SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE

J. N. KASSI, D. SORO et M. N. BORAUD

Laboratoire de Botanique, UFR Biosciences, Université de Cocody Abidjan 22 BP 582 Abidjan 22 (Côte d'Ivoire).
E- mail : kassindja@yahoo.fr

RESUME

Les successions secondaires sont des enchaînements temporels, linéaires ou cycliques, de communautés végétales. Elles se réalisent par stades, caractérisés par des communautés distinctes. L'analyse de la littérature ne permet pas de dégager une théorie unique de la succession mais plusieurs modèles, parfois divergents. Les principaux sont le modèle de facilitation, le modèle d'inhibition, le modèle de tolérance et le modèle aléatoire. Les approches les plus récentes insistent sur la nécessaire prise en compte de différentes échelles d'espace et de temps pour comprendre la dynamique de la végétation. Toutefois une opposition entre la théorie neutre et la théorie des niches demeure. De nombreuses études ont porté sur les successions post-culturales en forêt tropicale, mais la plupart sont anciennes et n'intègrent pas ou peu ces nouveaux concepts. Lorsque la biodiversité végétale est appréhendée le long de gradients successionnels, elle est réduite à la composition floristique ou à des indices quantitatifs ; très peu de travaux ont porté sur son organisation fonctionnelle.

Mots clés: Succession, post-culturales, forêt tropicale, synthèse.

ABSTRACT

POST-HARVESTING SUCCESSIONS IN TROPICAL FOREST : BIBLIOGRAPHICAL SYNTHESIS

Secondary successions are linear or cyclic temporal (not only) changes of plant communities. They follow stages that are characterized by distinct species assemblages. No unified theories but several models emerge from our bibliographic survey. The most famous are the facilitation model, the inhibition model, the tolerance model, and the random model. The most recent approaches emphasize on the importance of the time and space scales in understanding vegetation dynamics. However, the respective place of the neutral and niche theories is still debated. Many studies addressed post-farming successions on tropical forests but they are often old and thus do not incorporate recent advances. When plant diversity is measured along successional gradients, it is often restricted either to species composition or to quantitative descriptors. Few have addressed its functional organization.

Key-words : Successions, post-farming, tropical forest, synthesis

INTRODUCTION

La prise en compte de la dimension spatiale, surtout temporelle, de la végétation, ramène sa dynamique à un enchaînement temporel de communautés végétales, autrement dit à une succession de stades évolutifs ou dynamiques (Decocq, 1997). Les successions sont une description des changements de la végétation à différentes échelles d'espace et de temps (Finegan, 1984). Elles constituent l'ensemble des processus par lesquels un écosystème, naturellement ou artificiellement altéré, entreprend spontanément de se reconstituer pour recouvrer une sorte de fac-similé de son état initial (Blondel, 1995). Pour Gillet et al. (1991), les successions sont des enchaînements temporels, linéaires ou cycliques de communautés. Elles se réalisent par étapes, ou stades, caractérisés par des formations végétales différentes (au niveau des champs abandonnés : stade pionnier, post-pionnier et mature de la communauté végétale). Chaque stade est caractérisé par des phases et chaque phase par des états de croissance. Les successions sont séparées traditionnellement en successions primaires : quand il s'agit de l'installation des êtres vivants dans un milieu neuf, comme un substrat nu qui n'a jamais été peuplé et les successions secondaires : quand il s'agit de processus de reconstitution de la végétation dans un milieu qui a déjà été peuplé auparavant, mais dont les êtres vivants ont été éliminés totalement ou partiellement par des modifications climatiques (glaciation, incendies), géologiques (érosions) ou par l'intervention de l'homme (défrichements). Il peut exister plusieurs dynamiques qui soient imbriqués (Blondel, 1986).

A l'échelle d'un massif forestier, la végétation peut être considérée comme un ensemble d'éco-unités, définies par Oldeman (1990) comme des unités de végétation ayant commencé leur développement au même moment et sur la même surface, à la suite d'une perturbation. L'ensemble doit alors être considérée comme une mosaïque forestière, (« silvatic mosaic » sensu ; Oldeman, 1990), c'est-à-dire un ensemble d'éco-unités à différentes phases de développement et caractérisant différents étapes de la même succession. L'auteur définit la succession forestière comme une succession d'éco-unités. Au cours de la succession, les éco-unités ont tendance à se morceler avec la chute d'arbres initiant de plus petites éco-unités. L'éco-unité

est ainsi considérée par cet auteur comme « un sous-processus de la succession » ; Blondel (1986), parle de metaclimax : c'est-à-dire un ensemble de sous-systèmes successioneux déphasés les uns par rapport aux autres, mais tous nécessaires au fonctionnement du système, à l'échelle du paysage. L'analyse détaillée de chacune de ces composantes apparaît comme une gageure compte tenu de la forte diversité biotique et de l'hétérogénéité abiotique, ainsi que de la difficulté d'isoler des relations fonctionnelles simples entre chacun de ces éléments. Une simplification est réalisée par réduction des composantes du système, c'est-à-dire de sa biodiversité, de ses relations fonctionnelles, mais aussi de ses dimensions spatiales et temporelles (Vallauri, 1997).

Selon Decocq (1997), il est possible de décomposer tout phénomène dynamique en un certain nombre de transformations élémentaires, caractérisées par leur nature, elle-même quasiment indissociable de leur « étiologie ». Toute transformation dynamique quelle, qu'elle soit, est caractérisée par 4 critères : son sens (successions progressives, régressives ou déviantes), son étiologie (succession autogène ou allogène), l'origine des éléments qu'elle met en jeu (successions primaires ou secondaires) et sa nature (Van der Maarel, 1979). C'est ce dernier critère qui est le plus important, car, c'est en fonction de la nature de la transformation que l'on peut déduire les modifications texturales et structurales de la végétation. C'est aussi celui qui présente l'aspect opérationnel le plus marqué (Decocq, 1997).

La littérature sur les successions végétales est abondante et d'excellentes synthèses bibliographiques sur les concepts et modèles ont été publiées (Lepart et Escarre, 1983). Dans cette synthèse, notre objectif est de fournir des éléments de base fixant le contexte scientifique sur les successions secondaires et de dresser un bilan bibliographique de la connaissance acquise sur les successions secondaires post-culturelles en forêt tropicale.

PRESENTATION DES MODELES SUCCESSIONNELS

Les successions forestières ont fait l'objet de nombreux travaux, dont les plus célèbres remontent à Clements (1905, 1916), qui a mis l'accent sur le stade final ou climax et Gleason (1917), qui a développé une théorie stochastique

fondée sur l'individu. Les études sur les successions ont contribué à fournir un faisceau de conceptions, pouvant être parfois convergentes, parfois divergentes ou même contradictoires (Lepart et Escarre, 1983). Les critiques sur le terme même de succession (sensu Clements (1905) : processus par lequel une même surface se voit successivement occupée par différentes communautés de plantes) n'ont pas manqué. Par exemple, Egler (1954) préfère celui de «développement de la végétation». Les causes, les mécanismes, les séquences et les modalités peuvent être classés dans 4 théories ou modèles (Horn, 1974).

MODELES DETERMINISTES

Pour cette école de pensée, l'écosystème est l'objet d'étude et possède des propriétés émergentes qui ne peuvent pas être déterminées par l'étude des parties qui le composent. Dans cette optique, les changements de la végétation au cours de la succession sont contrôlés par la végétation elle-même ; les processus de successions sont autogènes. Les modifications du milieu, provoquées par la présence d'un groupe d'espèces, rendent ce milieu favorable pour le groupe d'espèces suivant. Il s'agit d'un modèle de facilitation de la succession végétale, basé sur la notion de relais floristique (Egler, 1954), où chaque groupe d'espèces envahit un site à un certain stade de développement, rend le milieu défavorable pour lui-même et favorable pour le groupe d'espèces suivant.

MODELES PARTIELLEMENT DETERMINISTES

Egler (1954), à partir de travaux sur des successions secondaires dans des champs abandonnés, a établi que, dans les premiers stades de la succession, la composition floristique initiale de la parcelle explique une grande part, le développement ultérieur de la végétation après abandon. La composition floristique initiale correspond aux espèces établies ou présentes avant ou juste après l'abandon. Selon cet auteur, la succession végétale n'existe pas réellement, mais est une illusion due à un développement décalé, dans le temps, des espèces. Ce décalage est lié,

par exemple, à la durée de dormance variable des semences ou aux différentes vitesses de croissance des plantes. Ce modèle a été intégré par la suite à l'approche réductionniste de la succession (Finegan, 1984). S'appuyant sur les visions de Gleason (1917) et d'Egler (1954), et prenant pour argument les difficultés à appliquer la théorie holistique à des successions secondaires post-culturelles, la théorie réductionniste rejette les notions de facilitation et de succession autogène. Elle s'appuie sur l'individu. Chaque individu a ses traits de vie, son autoécologie et ses capacités d'inhibition ou de tolérance par rapport aux autres individus.

Au sens de Connell et Slatyer (1977), la tolérance, c'est lorsque la communauté installée n'a d'influence ni positive ni négative sur l'émergence de la suivante. Les espèces de succession tardive s'implantent, que les espèces précoces les aient précédées ou pas. A l'inverse, l'inhibition, c'est lorsque la présence d'une communauté de plantes empêche l'établissement d'une autre communauté. Vanandel *et al.* (1993) l'intègrent à la compétition et en est, selon eux, une expression ultime.

MODELE ALEATOIRE DE LAWTON (1999)

Lawton (1999) a proposé un modèle basé sur le hasard ou la colonisation aléatoire (Figure 1). Il a exclu, d'une part, l'idée d'un modèle de facilitation de la succession végétale et, d'autre part, a négligé les interactions entre plantes (c'est-à-dire, compétition, co-évolution). La succession peut fluctuer. Elle est non directionnelle. La distribution des espèces est déterminée individuellement par des gradients écologiques et des processus historiques de la colonisation. Cette conception de la succession est proche de la théorie de la végétation basée sur l'individu, développée par Gleason (1917).

Cependant, de nombreux contre-exemples montrent qu'aucune de ces théories ne suffit à comprendre l'ensemble des phénomènes intervenant dans les successions ; ceux-ci sont trop complexes pour pouvoir être réduits à un seul modèle. Dans la plupart des cas, les approches holistiques et réductionnistes peuvent être combinées (Finegan, 1996).

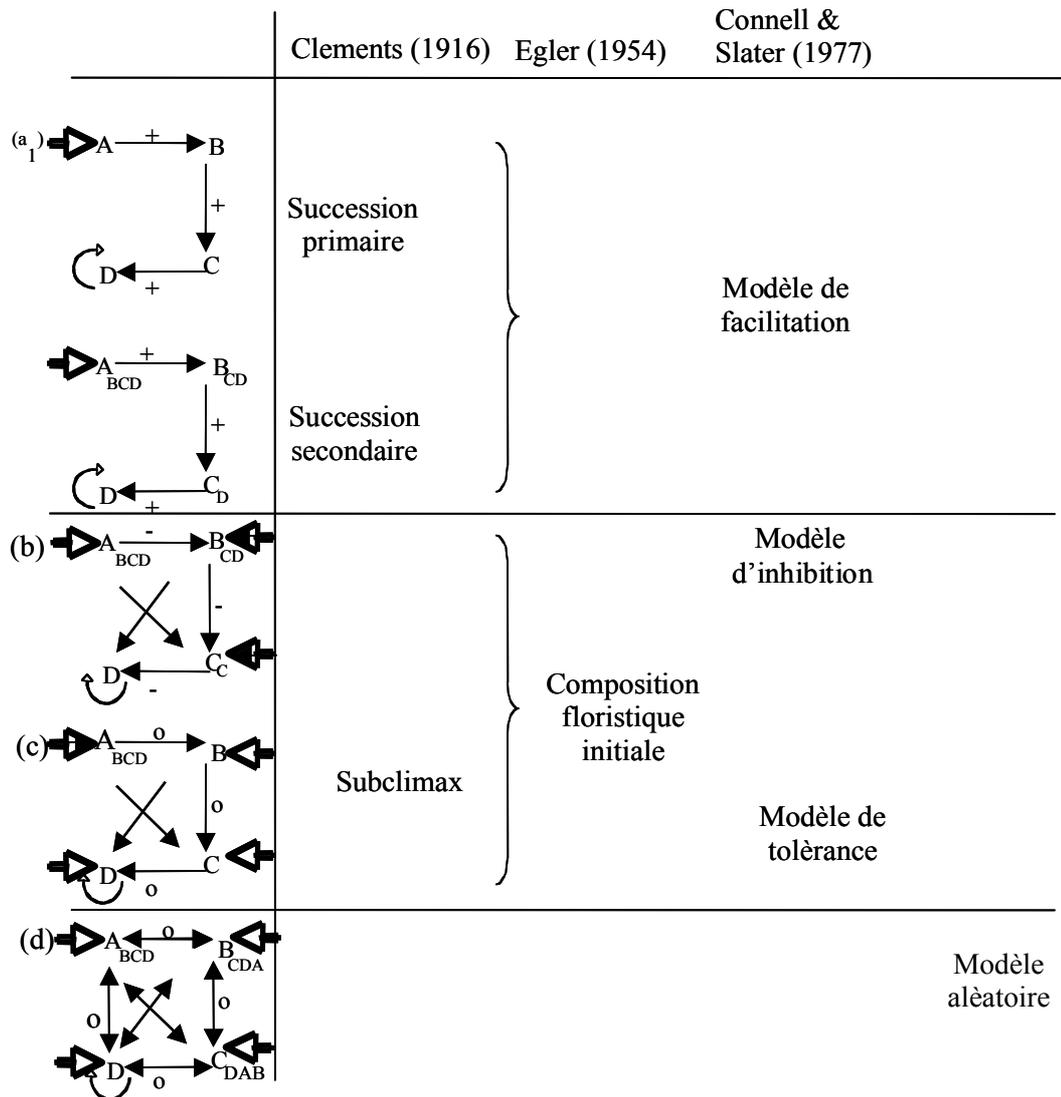


Figure 1 : Les quatre principaux modèles de successions (a - d) proposés par différents auteurs (d'après Krebs, 2001, modifié)

The four main models of successions types (a-d) proposed by various authors (modified from Krebs, 2001).

Les lettres A-D représentent les communautés végétales ou les espèces dominantes ; Les lettres en indices indiquent les espèces en faible nombre ou les propagules. Les traits en gras représentent les espèces ou cycle de végétation dans le temps ; les traits simples représentent des points de départ alternatifs pour la succession après perturbation ; les flèches courbes indiquent que l'espèce s'auto-remplace. + = facilitation, - = inhibition, 0 = tolérance.

approches hiérarchisées

Les approches les plus récentes de la dynamique de la végétation allient les deux principales théories (modèles déterministe et aléatoire) en proposant des approches à des échelles différentes. Ainsi, O'Neill *et al.* (1986) proposent deux niveaux d'investigations : une approche population – communauté, traitant des histoires naturelles et de l'évolution des espèces

et, donc, procédant à des investigations au niveau de l'individu et une approche processus – fonction, traitant des flux d'énergies et des cycles de la matière et, donc, procédant à des investigations au niveau de l'écosystème ou de la biocénose.

La prise en compte de la complexité de la nature, de son hétérogénéité et des limites des théories précédentes a fait émerger l'idée que les

phénomènes généraux s'expliquent par des mécanismes à l'échelle locale, mais que cette échelle est variable et à déterminer pour chaque cas (Pickett *et al.*, 1987). La théorie de la hiérarchie met l'accent sur les méthodes d'études prenant en compte différents niveaux d'organisation du vivant, afin de déterminer l'importance des facteurs selon l'échelle choisie (Allen et Starr, 1982). Les niveaux les plus hauts ne sont pas la simple somme des niveaux inférieurs, mais ils intègrent les organisations particulières. On peut segmenter l'espace suivant des niveaux d'organisation du vivant, représentant autant de niveaux emboîtés, fonctionnellement en relation : l'écocomplexe, l'écosystème, la communauté, la population, l'individu ; en tête de cette hiérarchie se trouve le paysage ou matrice biogéographique.

Application de la théorie hiérarchisée en phytosociologie

L'enjeu des recherches à venir en région tropicale, dans le cadre de la phytosociologie comme outil servant à décrire et caractériser des communautés végétales, est de développer l'approche systémique et structuraliste de la végétation. «Conçue comme un perfectionnement de la phytosociologie sigmatiste, la phytosociologie synusiale intégrée se fonde sur un système conceptuel qui intègre les différents niveaux d'organisation des communautés végétales» (Gillet *et al.*, 1991). L'émergence de ce nouveau paradigme, conçu précisément pour apporter une réponse au problème de fond, à savoir l'analyse des systèmes complexes, permet, d'une part, de rendre compte des différents niveaux de complexité de l'organisation des écosystèmes et, d'autre part, de développer une approche systémique, restituant la véritable dimension spatio-temporelle des objets étudiés. «Le système conceptuel de la phytosociologie synusiale intégrée se fonde sur le parallélisme entre le degré de complexité des objets concrets étudiés et le niveau d'intégration des unités abstraites correspondantes» (Gillet *et al.*, 1991). L'approche systémique a été introduite en phytosociologie par de Foucault (1984). La systémique végétale repose sur le concept clé de système phytosociologique, qui peut être défini comme un système dont les éléments sont des objets phytosociologiques identifiés chacun à un taxon phytosociologique élémentaire et unis par des relations spatiales et/ou temporelles (Gillet *et al.*, 1991). Selon les

limites fixées à un tel système, on peut distinguer selon cet auteur, - le système synusiolgique végétal, qui est un ensemble connexe ou fragmenté spatialement d'écodèmes végétaux dont les organismes, suffisamment proches par leur espace vital, leur comportement écologique (sensibilité/tolérance aux contraintes et dissymétries du milieu, mode d'exploitation des ressources) et leur périodicité pour partager, à un moment donné, un même milieu isotrope à l'intérieur d'une biogéocœnose. Dans le cas des systèmes complexes (par exemple, des végétations forestières), il peut être utile de les diviser en systèmes unitaires, qui sont limités aux synusies végétales appartenant à une même strate de végétation.

- le système phytocœnotique, qui met en relation les différentes synusies à l'intérieur d'une phytocœnose. La phytocœnose est une communauté végétale formée d'un complexe de synusies végétales organisées spatialement, temporellement et fonctionnellement au sein d'une même biogéocœnose et présentant de fortes relations de dépendance écologique, dynamique et génétique. Une phytocœnose est un système complexe, relativement autonome par rapport aux phytocœnoses voisines, mais écologiquement dépendant du reste de la biogéocœnose, doué d'auto-organisation, d'homéostasie et de résilience (propriétés émergentes liées à la différenciation des synusies, à l'installation de cycles de régénération et à la création d'un milieu endogène) ;

- le système téselaire, qui met en relation les différentes phytocœnoses (ou synusies) à l'intérieur d'une tésela qui est un complexe de phytocœnoses assemblées par zonation ou/et mosaïque, dérivant les unes des autres par des successions secondaires progressives ou régressives et correspondant à un même climax potentiel actuel ;

- le système caténaire, qui met en relation les différentes téselas (ou phytocœnoses ou synusies) à l'intérieur d'une caténa. La caténa est un complexe de téselas (ou de phytocœnoses) assemblées par zonation ou/et mosaïque au sein d'une même grande unité géomorphologique et pouvant dériver les unes des autres par des successions primaires. Les concepts de tésela et de caténa restent globalement les mêmes que pour la phytosociologie paysagère, mais avec une définition plus précise et plus «dynamique».

DISCUSSION

SUCCESSIONS SECONDAIRES POST-CULTURALES

L'étude des successions et les aspects théoriques ont été établis et testés à partir d'études dans les régions tempérées, où les successions d'espèces et la mise en évidence d'espèces caractéristiques des stades de succession sont beaucoup plus aisées. De plus, à cause de l'importante diversité floristique et, notamment du grand nombre d'espèces rares, de la nature et de l'étendue des perturbations, les successions secondaires varient beaucoup dans les zones tropicales. Elles sont dynamiques et probabilistes, alors qu'elles sont déterministes et prévisibles en zone tempérée (Bazzaz et Pickett, 1980).

La théorie classique des successions secondaires post-culturelle telle qu'elle a été développé au début du siècle par Clements (1916) implique que les différentes communautés végétales se succèdent, chacune facilitant l'implantation et l'émergence de la suivante en modifiant les conditions locales. Egler (1954) apporta sa contribution à l'édifice en proposant que les plantes qui composeront les différents stades de la succession, pourraient être déjà présentes sur le site au tout début de la succession, n'apparaissant plus tard qu'à cause d'un développement plus lent. Connell et slyater (1977) remettent plus fondamentalement en question la conception de Clements (1916) en proposant trois modèles alternatifs pour les mécanismes qui jouent lors du remplacement d'une communauté végétale par la suivante durant la succession secondaires. Dans ces trois modèles, l'installation d'une communauté végétale modifie l'environnement en sorte qu'il devienne défavorable à l'installation de nouveaux individus des espèces qui la forment. Les trois modèles se distinguent en revanche par l'influence de cette communauté sur l'installation de la suivante. Alors que dans le modèle de facilitation, la communauté présente facilite l'accès de la suivante, dans le modèle d'inhibition, elle s'oppose à son établissement. Le modèle de tolérance est un cas théorique. Connell et slyater (1977) sont d'avis que le modèle de facilitation joue surtout dans les cas des successions primaires. Pour le cas des successions secondaires, ils pensent plutôt que c'est le modèle d'inhibition qui entre en jeu. On

peut noter alors qu'il n'y a pas d'opposition entre les conceptions d'Egler (1954) et celles de Connell et slyater (1977). Prendre position en faveur de l'une des théories n'implique pas de devoir rejeter l'autre. En effet, on peut concevoir le recrutement des nouvelles espèces de Connell et slyater (1977) non pas seulement comme l'arrivée de nouvelles propagules mais aussi comme le développement d'espèces pré-existantes, à la faveur d'une modification des conditions (Gautier, 1992). Ensuite, comme le précisent Pickett *et al.* (1987), il est important de réaliser que les modèles proposés par Connell et slyater (1977), ne doivent pas s'appliquer à une succession végétale dans son ensemble mais bien à chacune des interactions entre les différentes communautés qui se succèdent. Par conséquent plusieurs modèles peuvent intervenir au cours de la succession secondaire post-culturelle.

Cependant, le modèle aléatoire et les approches hiérarchisées, insistent sur la nécessaire prise en compte de différentes échelles d'espace et de temps pour comprendre la dynamique de la végétation. Selon Lawton (1999), les premiers modèles sur les successions post-culturelles étaient réduits à la composition floristique ou à des indices quantitatifs, et n'intègrent pas ou peu ces nouveaux concepts. Néanmoins, d'un point de vue conceptuel, il faudrait abandonner l'idée que l'on peut trouver une théorie unique de dynamique de végétation.

NOTION D'EQUILIBRE FLORISTIQUE DES FORÊTS PRIMAIRES

La plupart des modèles de successions s'accordent à considérer que les forêts tropicales sont des mosaïques de peuplement à différents stades de maturités. Ainsi, la notion ancienne d'un climax forestier unique développée par la théorie de composition floristique initiale (Egler, 1954), fait place à l'idée d'un climax comprenant toutes les phases de la sylvigénèse (Kahn, 1982). En outre l'équilibre floristique des forêts primaires est une notion très discutée et remise en cause (Hubbell, 2001). Les forêts primaires doivent être distinguées des forêts anciennes, qui sont en fait de vieilles forêts secondaires. Ces forêts anciennes ont atteint un âge où les structures et les espèces normalement associées aux forêts primaires se sont suffisamment accumulées pour créer un écosystème forestier distinct de ceux des forêts d'âges jeunes et proches de ceux des forêts primaires.

Les forêts primaires ou anciennes s'opposent aux forêts secondaires, définies par Brown et Lugo (1994) comme des formations se développant suite à une perturbation d'origine anthropique, mais qui ont pu ou sont en train de se reconstituer, soit naturellement, soit artificiellement (après un reboisement). Elles sont de différents âges. Cette définition ne fait pas l'unanimité car, pour Clark (1996), la discrimination ne porte pas sur la nature de la perturbation mais sur l'intensité. Corlett (1994) a désigné alors les forêts secondaires comme des formations se développant sur un site qui n'a pas en permanence été recouvert de forêt et dont les conséquences de la perturbation sont encore perceptibles dans les paramètres structuraux et/ou floristiques. Il y a eu des travaux distinguant les forêts secondaires post-culturelles plus âgées (ou forêts anciennes) et les forêts primaires (Hartshorn, 1980 ; Huston, 1979). Comme le souligne Brown et Lugo (1994), la distinction entre ces deux types de forêts est parfois délicate. En effet, l'agriculture traditionnelle locale maintiendrait les potentialités du milieu et permettrait la régénération de la forêt une fois les champs abandonnés (Kahn, 1982). Cependant, Ewel (1980) estime que la résilience, c'est-à-dire la durée de retour de l'écosystème à son état initial, est difficilement mesurable. Des estimations de la résilience ont été fournies. Ainsi, Riswan *et al.* (1985), comparant des forêts secondaires et primaires à Dipterocarpaceae de Samarinda (Indonésie), ont estimé la durée de régénération d'une forêt à 35 ans. Ce chiffre est proche de celui avancé dans le Sud-Ouest ivoirien (39 ans) par De Namur et Guillaumet (1978). Ces vieilles forêts secondaires auraient atteint un équilibre (climax). En outre, l'influence des activités humaines du passé sur la composition floristique et/ou la structure peut persister durant plusieurs millénaires (Willis *et al.*, 2004). Les mécanismes intimes permettant d'expliquer cette irréversibilité des altérations écosystémiques d'origine anthropique, à l'échelle des temps historiques, commencent à être élucidés pour les forêts tempérées (Dupouey *et al.*, 2002). Dans le cas des forêts tropicales, réputées beaucoup plus résilientes vis-à-vis des perturbations, la question reste entière, bien qu'une étude récente (van Germerden *et al.*, 2003) tente à mettre en évidence une situation tout à fait comparable à celle observée en région tempérée. Il est donc souhaitable, sinon nécessaire, d'appréhender la biodiversité et la dynamique des forêts à la lumière des facteurs historiques et humains (McNeely, 1994).

DIFFERENTES ETAPES ET STRATEGIES ADAPTATIVES

Différentes étapes

Tous les modèles de succession admettent l'existence de plusieurs stades ou phases au cours de la succession secondaire post-culturelle. Ainsi, Budowski (1963), s'intéressant à la place des espèces lors des différentes phases de la succession post-culturelle, a mis en évidence 4 grandes phases dans un processus successional: pionnière, secondaire précoce, secondaire tardive et climacique. La distinction de ces stades est basée sur l'âge de la communauté, le nombre de strates et leur hauteur, le nombre d'espèces et leur distribution géographique. A chaque stade de la succession, il a regroupé des espèces typiques qui partagent un ensemble de caractères communs. Budowski (1963) a repris alors dans ses travaux les résultats des différentes écoles de pensées (modèles déterministe, partiellement déterministe), qui mettent en avant le rôle des espèces cicatricielles ou des espèces nomades dans la reconstitution du couvert.

Stratégies adaptatives

Certains modèles de successions (modèles déterministes) mettent en avant la stratégie des espèces. Les espèces à stratégies r sont qualifiées de pionnières ou colonisatrices précoces des espaces perturbés (haut taux de reproduction, croissance rapide, maturité sexuelle précoce, durée de vie courte, etc.). Elles sont remplacées par les espèces à stratégies de types K de matures à dryades conformément au modèle de facilitation. Ces espèces privilégient la maintenance de l'individu (grande taille, croissance lente, longue durée de vie, maturité sexuelle tardive, etc.) et nécessitent un temps de maturation de l'écosystème avant de s'installer (Opler, 1980 ; Swaine et Whitmore, 1988 ; Rameau, 1992).

L'assemblage des espèces en communautés végétales fait intervenir un ensemble de caractères écologiques et de traits de vie selon le modèle aléatoire.

Parmi l'ensemble des caractères retenus pour définir les groupes (Lawton, 1999), certains ont une importance particulière, comme la longévité des espèces (Van Steenis, 1956) ou le besoin de lumière pendant le cycle de croissance, appelé tempérament de l'espèce. Le tempé-

rament est un facteur suffisant pour distinguer les groupes d'espèces. Favrichon (1994) s'appuyant sur le modèle de Lawton (1999), a assimilé les groupes fonctionnels à des groupes de tempérament vis-à-vis de la lumière. La notion de tempérament est donc souvent confondue avec celle de groupe écologique ou de groupe fonctionnel. En tenant compte de processus successional, on passe du concept de tempérament à celui de stratégie. Denslow (1987) s'inspirant des travaux de Grime (1977), a défini trois catégories d'espèces «tropical ruderal species», «large gap species» et «small gap species». La régénération des premières est limitée à des zones ouvertes (abandon de terre agricoles, chablis multiples, glissement de terrain). Les graines et les plantules «large gap species» ont besoin des conditions de lumière rencontrées dans les jachères où un léger couvert existe. Elles correspondent au deuxième groupe de Budowski (1965). Ce sont des espèces pionnières à vie longue ou secondaires tardives. Les espèces du dernier groupe peuvent se régénérer dans le sous-bois. Ce sont elles qui constitueront le toit de la forêt régénérée. Elles caractérisent les vieilles jachères.

EVOLUTION DE LA BIODIVERSITE AU COURS DE LA SUCCESSION

De façon consensuelle, tous les modèles de successions, admettent que les écosystèmes ont trois attributs principaux, qui déterminent et même constituent la biodiversité d'un massif forestier : la composition, la structure et la fonction. La diversité spécifique est qualitative : elle porte sur la nature des espèces constitutives

de l'écosystème. C'est d'ailleurs ce type de diversité qu'on associe le plus souvent aux préoccupations relatives à la biodiversité végétale. La diversité structurelle est quantitative : elle renvoie au nombre d'espèces et aux rapports de force entre elles (Silvertown, 2004). La diversité fonctionnelle sous-tend la diversité des processus écosystémiques et fait intervenir le concept de groupes ou types fonctionnels «Plant functional types».

Indices de diversités biologiques

Blondel (1995), s'inspirant du modèle déterministe ou théorie des niches démontre que, l'expression la plus simple de la diversité est le nombre d'espèces peuplant un espace donné (richesse spécifique). La richesse mesurée dépend de plusieurs variables (nombre d'individus, quantité d'espace considérée, variété des habitats). L'on distingue couramment quatre types de diversité spécifique respectivement dénommées diversité α , β , γ et δ qui correspondent à différents types d'information sur la diversité dans l'espace. La diversité α (intra-habitat) est le nombre d'espèces présentes dans un même biotope (Blondel, 1995). La diversité β (inter-habitats) est un indice de similitude qui exprime, dans le cas de la succession, le renouvellement (turnover) d'espèces d'un habitat à l'autre. La diversité γ , ou diversité totale à l'échelle d'un paysage (secteur écologique), combine la diversité locale (α) et le renouvellement des espèces (diversité β). Enfin, la diversité δ est un indice de similarité inter-secteurs ou inter-régions (Figure 2).

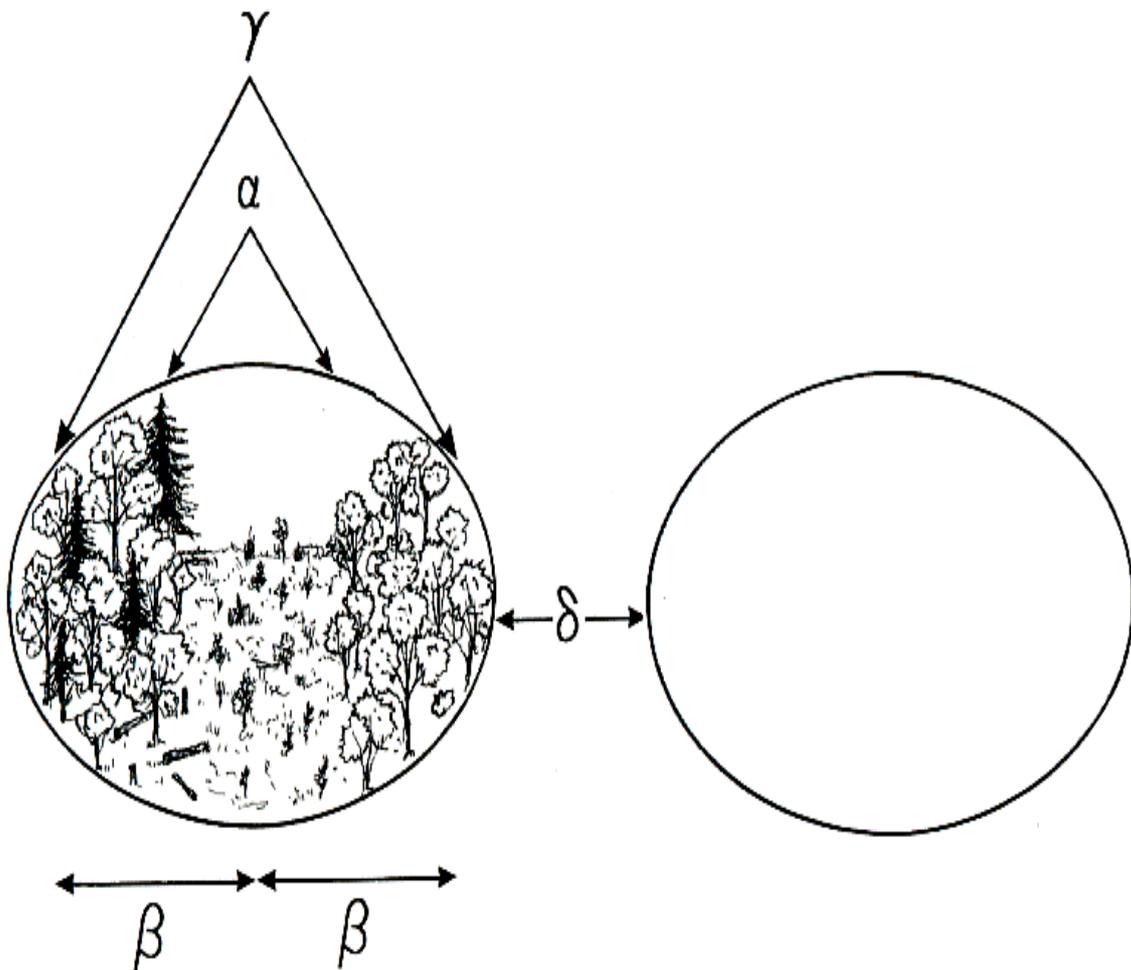


Figure 2 : Les quatre types de diversité spécifique (modifié de Blondel, 1995).

The four specific types of diversity (modified from Blondel, 1995).

Légende : α désigne la diversité intrahabitat, β désigne la diversité inter-habitats, γ désigne la diversité, ou diversité totale à l'échelle d'un paysage et δ est un indice de similarité inter-secteurs ou inter-régions

Diversité fonctionnelle

Les approches fonctionnelles dérivées de la théorie des niches se sont considérablement développées cette dernière décennie. L'objectif premier est de regrouper des espèces, non pas en fonction de leurs affinités phylogénétiques, mais sur la base de leur réponse à certains facteurs de l'environnement «groupes de réponse» ou des effets qu'ils ont à l'intérieur d'un écosystème donné «groupes d'effet» (Lavorel et Garnier, 2002). De telles classifications fondées sur les traits de vie des espèces offrent un cadre intéressant pour l'étude des réponses des espèces, des communautés et des écosystèmes aux changements environnementaux, de même que pour l'analyse des mécanismes

sous-jacents (Lavorel *et al.*, 1997). De plus, la question du rôle de la diversité dans le fonctionnement d'un écosystème est devenue cruciale (Chapin *et al.*, 1997 ; Chinea, 2002), en particulier au travers d'attributs comme la redondance (c'est-à-dire, différentes espèces développent la même fonction) et la complémentarité (c'est-à-dire, assemblage optimal résultant d'une différenciation des niches et d'une partition des ressources) (Loreau, 2004).

La nature des groupes fonctionnels est le premier facteur déterminant les processus d'évolution des écosystèmes avant la richesse des groupes (Tilman *et al.*, 1997). Pour expliquer la dynamique des écosystèmes, une hiérarchie des facteurs proposée est : la nature des

groupes fonctionnels, la richesse des groupes fonctionnels et la richesse en espèces. Ce qui compte, c'est finalement qu'un certain nombre de fonctions soient assurées, quelles que soient les espèces qui assurent ces fonctions. Cela expliquerait l'importance des attributs fonctionnels comme la redondance et la complémentarité des groupes fonctionnels dans l'évolution des écosystèmes perturbés. Favrichon (1994) a proposé une généralisation et donc une simplification en classant les espèces en cinq groupes fonctionnels ou groupes écologiques (principalement tolérance à l'ombre et place dans la structure verticale à l'état adulte).

Il faut ajouter, cependant, que l'importance de la biodiversité dans le fonctionnement des écosystèmes a été récemment controversée, montrant les limites des approches fondées sur les groupes fonctionnels d'espèces (Loreau, 2004). Partant du principe que toutes les espèces ont les mêmes besoins en termes de ressources et que celles-ci sont acquises selon les mêmes processus écophysiologiques, il paraît à priori peu probable que le concept de niche, s'applique aux végétaux (Silvertown, 2004). C'est ainsi qu'a émergé la théorie neutraliste ou le modèle aléatoire, qui propose une explication simple des courbes aire-espèces, l'une des lois majeures de l'écologie (Lawton, 1999). Cette théorie postule que toutes les espèces sont écologiquement équivalentes, qu'elles colonisent un habitat de manière aléatoire et que leur abondance varie de manière stochastique au cours du temps (Hubbell, 2001). Ainsi, il n'est plus besoin d'avoir recours à d'hypothétiques différences fonctionnelles pour expliquer les patrons de diversité (Kassi et Decocq, 2008). Cependant, les dispersions entre communautés voisines peuvent agir comme une force homogénéisatrice, qui va tendre à augmenter la diversité locale au détriment de la diversité inter-habitats. En proposant une vision simple, voire simpliste, des phénomènes, la théorie neutraliste est probablement la plus controversée (Nee & Stone, 2003). Néanmoins, elle est une formidable hypothèse nulle à tester dans le cadre de travaux sur l'évolution de la biodiversité végétale le long de successions écologiques.

CONCLUSION

Les théories développées, il y a un siècle, sont fortement critiquées, néanmoins, elles restent en toile de fond de la plupart des recherches actuelles. L'emploi du terme succession en est un bon exemple. Cependant, l'étude de la dynamique impose une nouvelle approche plus précise incluant tous les facteurs de perturbation. Le choix d'étudier les stratégies adaptatives est alors judicieux puisqu'il s'agit d'adaptation aux perturbations, à la concurrence entre espèces, à la dissémination par exemples. Cela a entraîné le développement de modèles récents tel que les approches hiérarchisées et particulièrement l'approche synusiale intégrée pour ce qui concerne le champ de la phytosociologie. L'étude des successions secondaires ne peut se faire qu'en aval d'une analyse détaillée de l'architecture des communautés le long d'un gradient successional, mais aussi, après une description botanique de la flore étudiée suivie d'une étude des relations entre la place d'une communauté végétale dans la succession post-culturale et sa biodiversité. Celle-ci étant appréhendée sous ses trois dimensions fondamentales : nature, structure et organisation fonctionnelle.

REFERENCES

- Allen T. F. H. and T. B. Starr. 1982. Hierarchy perspectives for ecological complexity. University of Chicago Press, Chicago (USA), 310 p.
- Bazzaz F. A. and S. T. A. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical succession : a comparative review. *Ann. Rev. Ecol. System.* 11: 257 - 310.
- Blondel J. 1986. Biogéographie évolutive. Masson, Paris, 211 p.
- Blondel J. 1995. Biogéographie. Approche écologique et évolutive. Masson Paris, 297p.
- Brown S. and A. E. Lugo. 1994. Rehabilitation of tropical lands : a key to sustaining development. *Restor. Ecol.* 2 : 97 - 111.
- Budowski G. 1963. Forest succession in tropical lowlands. *Turrialba* 13 : 42 - 44.

- Budowski G. 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. *Turrialba*. 15 : 40 - 42.
- Chapin S. F., H. B. Walker, J. R. Hobbs, U. D. Hooper, E. O. Sala and D. Tilman. 1997. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Sciences* 277 : 500 - 503.
- China J. D. 2002. Tropical forest succession on abandoned farms in the Humacao Municipality of eastern Puerto Rico. *For. Ecol. Manage.* 167 : 195 - 207.
- Clark D. B. 1996. Abolishing virginity. *J. Trop. Ecol.* 12 : 735 - 739.
- Clements F. E. 1905. *Research methods in ecology*. Univ. Publis Company, Lincoln, Nebraska, (USA), 334 p.
- Clements F. E. 1916. *Plants succession : an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institute Publication, Washington, (USA), 512 p.
- Connell J. H. and R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Amer. Nat.* 111 : 1119 - 1144.
- Corlett R. T. 1994. What is secondary forest ? *J. Trop. Ecol.* 10 : 445 - 447.
- Decocq G. 1997. Contribution à l'étude phytosociologique de l'actuelle *Theoracia Sylva* (Thiérange, Aisne, France). Essai d'analyse systémique des phénomènes phytodynamiques. Thèse Doctorat, Université de Lille 2, 442 p.
- Denslow J. S. 1987. Tropical rain forest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecol. System.* 18 : 431 - 451.
- Dupouey J. L., E. Dambrine, J. D. Laffite and C. Moares. 2002. Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology* 83 : 2978 - 2984.
- Egler F. E. 1954. Vegetation science concepts. I : Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio* 4 : 412 - 417.
- Ewel J. 1980. Tropical succession: manifold routes to maturity. *Biotrop.* 12 : 2 - 7.
- Favrichon V. 1994. Classification des espèces arborées en groupes fonctionnels en vue de la réalisation d'un modèle de dynamique du peuplement en forêt guyanaise. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*. 49 : 379 - 403.
- Finegan B. 1984. Forest succession. *Nature* 312 : 109 - 114.
- Finegan B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forest: the first 100 years of succession. *Trends Ecol. Evol.* 11 : 119 - 124.
- de Foucault B. 1984. *Systémique, structuralisme et synsystématique des prairies hydrophiles des plaines atlantiques françaises*. Thèse Doctorat, Université de Rouen, France ; 675 p.
- Gautier L. 1992. Contact forêt-savane en Côte d'Ivoire Centrale : rôle du *Chromolaena odorata* (L.) R. & Robinson dans la dynamique de la végétation. Thèse de Doctorat Université de Genève (Suisse), 259 p.
- Gillet F., B. de Foucault et P. Julve. 1991. La phytosociologie synusiale intégrée : objet et concepts. *Candollea* 46 : 315 - 340.
- Gleason H. A. 1917. The individualistic concept of the plant association. *Bull. of the Torrey Botanical Club.* 53 : 7 - 26.
- Grime J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Amer. Nat.* 111 : 1169 - 1194.
- Hartshorn G. S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotrop.* 12 : 23 - 30.
- Horn H. S. 1974. The ecology of secondary succession. *Ann. Rev. Ecol. System.* 5 : 25 - 37.
- Hubbell S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, 375 p.
- Huston M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *Amer. Nat.* 113 : 81 - 101.
- Kahn F. 1982. La reconstitution de la forêt tropicale après une culture traditionnelle (Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire). *Mémoire ORSTOM* 97 : 1 - 150.
- Kassi N. J. and G. Decocq. 2008. Spatio-temporal patterns of plant species and community diversity in a semi-deciduous tropical forest under shifting cultivation. *J. Veg. Sci.* 19 (6) : 809 - 820.
- Krebs C. J. 2001. *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance*. 5th éd. Benjamin Cummings, San Francisco, 695 p.
- Lavorel S. and E. Garnier. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits-revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* 16 : 545 - 556.
- Lavorel S., McIntyre S., Landsberg J. and T. D. A. Forbes. 1997. Plant functional classifications : from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends Ecol. Evol.* 12 : 474 - 478.

- Lawton J. H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos* 84 : 177 - 192.
- Lepart J et J. Escarre. 1983. La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique. *Bull. Ecol.* 14 : 133 - 178.
- Loreau M. 2004. Does functional redundancy exist? *Oikos* 104 : 606 - 611.
- McNeely J. A. 1994. Lessons from the past: forests and biodiversity. *Biodiv. and Cons.* 3 : 2 - 16.
- De Namur C. et J. L. Guillaumet. 1978. Grands traits de la reconstitution dans le Sud-Ouest ivoirien. *Cah. ORSTOM, sér Biol.* XIII. 197 - 201
- Nee S. and G. Stone. 2003. The end of the beginning for neutral theory. *Trends Ecol. Evol.* 18 : 433 - 434.
- O'Neill R. V., D. L. de Angelis, J. B. Waide and T. H. F. Allen. 1986. A hierarchical concept of ecosystem. Princeton University Press, Princeton, 254 p.
- Oldeman R. A. A. 1990. *Forests : elements of silvology.* Springer-Verlag, Berlin, 565 p.
- Opler P. A., H. G. Baker and G. W. Frankie. 1980. Plant reproductive characteristics during secondary succession in neotropical lowland forest ecosystems. *Biotrop.* 12 (suppl) : 40 - 46.
- Pickett S. T. A., S. L. Collins and J. J. Armesto. 1987. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio.* 69 : 109 - 114.
- Rameau J. C. 1992. Dynamique de la végétation à l'étage montagnard des Alpes du Sud. Première approche d'une typologie des hêtraies et hêtraies-sapinières. Les applications possibles au niveau de la gestion. *Rev Fors. Franç.* 44: 393 - 429.
- Riswan S., J. B. Kenworthy and K. Kartawinata. 1985. The estimation of temporal processes in tropical rain forest: a study of primary mixed dipterocarp forest in Indonesia *J. Ecol.* 1 : 172 - 182.
- Silvertown J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends Ecol Evol* ; 19 : 605 - 611.
- Swaine M. D. and Whitmore T. C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio.* 75 : 8 - 86.
- Tilman D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie and E. Siemann. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Sciences.* 277 : 1300 - 1302.
- Vallauri D. 1997. Dynamique de la restauration forestière des substrats marneux avec *Pinus nigra* J. F. Arnold ssp. *nigra* dans le secteur Haut-Provençal, Thèse Doctorat, Université de Marseille III, Cemagref Grenoble, 300 p. + annexes.
- Van Andel J., J. P. Bakker and A. P. Grootjans. 1993. Mechanism of vegetation succession : a review of concepts and perspectives. *Act. Bota. Neerl.* 42 : 413 - 433.
- Van der Maarel E. 1979. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. *Vegetatio* 39 : 97 - 144.
- Van Germerden B, H. Olf, M. P. E. Parren and F. Bongers. 2003. The pristine rain forest? Remnants of historical human impacts on current tree species composition and diversity. *J. Biogéol.* 30 : 1331 - 1390.
- Van Steenis C. G. J. 1956. Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types-the biological nomad theory. In: UNESCO: Proceedings of the Symposium on Humid Tropics vegetation, Kandy. UNESCO, Paris, pp. 212 - 215.
- Willis K. J., L. Gillson and T. M. Brncic. 2004. How «Virgin» is Virgin rainforest ? *Science.* 304 : 402 - 403.