Écologie historique et ancienneté de l'état boisé : concepts, avancées et perspectives de la recherche

Laurent Bergès, J.L. Dupouey

▶ **To cite this version:**

Laurent Bergès, J.L. Dupouey. Écologie historique et ancienneté de l'état boisé : concepts, avancées et perspectives de la recherche. Revue forestière française, 2017, 69 (4), pp.297-318. 10.4267/2042/67863 . hal-02608143

HAL Id: hal-02608143
https://hal.inrae.fr/hal-02608143

Submitted on 24 Nov 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Écologie historique et ancienneté de l'état boisé : concepts, avancées et perspectives de la recherche

Laurent Bergès[a] – **Jean-Luc Dupouey**[b]

Au cours des vingt dernières années, plusieurs travaux reliant écologie et histoire ont montré l'intérêt d'inclure une approche historique dans les travaux d'écologie, à la fois pour comprendre la structure et le fonctionnement actuels des écosystèmes, mais aussi pour mieux définir les objectifs de la conservation (Swetnam *et al.*, 1999 ; Jackson et Hobbs, 2009 ; Bürgi *et al.*, 2017). Ils ont donné naissance au nouveau champ interdisciplinaire de l'écologie historique(1) (Burgi et Gimmi, 2007). Cet article fait le point des connaissances actuelles sur le rôle clé que l'histoire de l'utilisation passée des terres joue dans le fonctionnement, la diversité et la composition de la flore et la faune des écosystèmes forestiers.

Définitions et concepts

Ancienneté et continuité forestière

Les changements d'usage du sol ont eu pour effet d'accroître ou diminuer les surfaces forestières selon les régions, et de fragmenter ou défragmenter les massifs boisés, avec des conséquences néfastes sur les espèces les plus vulnérables aux changements d'usages du sol. Plusieurs taxons forestiers sont en effet indicateurs de la continuité forestière et sont sensibles aux interruptions temporelles (*cf.* partie "Réponses des espèces et des populations", p. 302). La "continuité forestière" correspond à la permanence temporelle de l'usage forestier du sol, indépendamment de la gestion forestière elle-même. La continuité de l'usage forestier est mesurée par la durée écoulée depuis la dernière conversion d'un terrain à vocation agricole (champ, vigne, prairie, pâture…) vers la forêt.

Une notion proche de la continuité forestière est celle de "forêt ancienne" (en anglais *ancient forest*) et de "forêt récente" (*recent forest*) : les forêts anciennes correspondent à des forêts n'ayant pas connu de défrichement depuis une date de référence, qu'il est nécessaire de préciser dans leur définition (*cf.* partie "Étude de la continuité forestière", p. 299). Les forêts récentes sont les forêts apparues après cette date de référence. Les concepts de forêt ancienne ou récente se sont développés en Europe, où les changements d'usage du sol sont fréquents et où la notion de forêt primaire ne peut s'appliquer, les forêts européennes ayant toutes été défrichées ou mises en exploitation.

a Université Grenoble Alpes, Irstea, UR LESSEM, F-38402 Saint-Martin d'Hères, France
b Université de Lorraine, AgroParisTech, INRA, UMR Silva, F-54000 Nancy, France

(1) Les objectifs de l'*écologie historique* peuvent être définis comme « la compréhension des trajectoires historiques des écosystèmes, l'identification et la préservation de patrimoines culturels en lien avec la nature, et enfin l'aide à la gestion des écosystèmes et des paysages » (traduit de Bürgi et Gimmi, 2007).

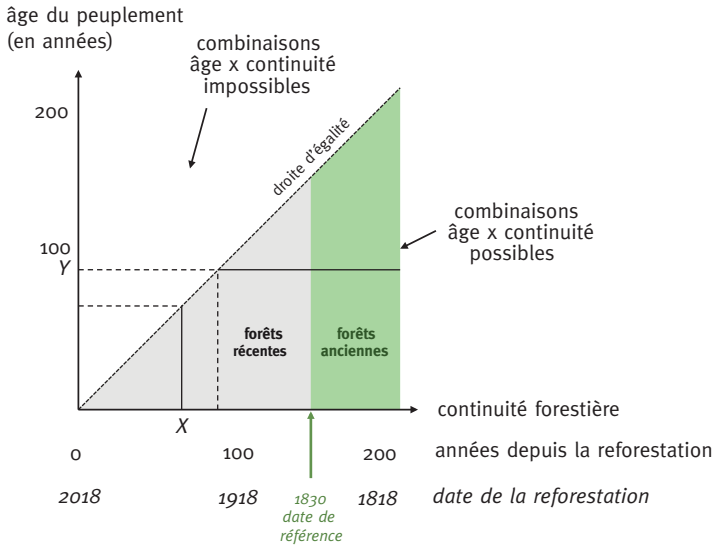
À ce concept d'ancienneté forestière sont associées les espèces de forêt ancienne (Hermy *et al.*, 1999 ; Dupouey *et al.*, 2002b), c'est-à-dire des espèces qui sont aujourd'hui statistiquement plus fréquentes dans les forêts anciennes que dans les forêts récentes. À l'inverse, les espèces dites de forêt récente sont plus fréquentes dans les forêts récentes. La dépendance des espèces de forêt ancienne à la continuité forestière s'explique par leur faible capacité de dispersion et leur faible succès de recrutement liés aux modifications du sol induites par l'agriculture passée (*cf.* partie "Réponses des espèces et des populations", p. 302) (Flinn et Vellend, 2005 ; Hermy et Verheyen, 2007).

Continuité et maturité forestière

La continuité ou l'ancienneté de l'état boisé doivent être différenciées de l'âge du peuplement forestier et des éléments associés aux stades avancés du cycle sylvogénétique, comme les vieux arbres, le bois mort ou les dendromicrohabitats (Norden *et al.*, 2014). Continuité et maturité forestière recouvrent donc des notions différentes (Cateau *et al.*, 2015). Pourtant ces deux gradients ont bien souvent été amalgamés, ce qui a nui à la clarté des débats entre gestionnaires et scientifiques, mais aussi entre scientifiques. Cette confusion vient du fait qu'il est impossible de trouver en forêt récente des peuplements d'âge supérieur au seuil fixé pour l'ancienneté de l'état boisé (figure 1, ci-dessous). En revanche, il est possible de trouver des jeunes peuplements et des peuplements d'âge intermédiaire aussi bien en forêt ancienne qu'en forêt récente. Quelques travaux ont cherché à démêler l'effet de l'ancienneté de la forêt et l'effet de l'âge des arbres sur la biodiversité forestière, dont certains sont commentés en partie "Réponses des espèces et des populations" (p. 302).

Figure 1 **ILLUSTRATION DE LA DÉPENDANCE PARTIELLE ENTRE CONTINUITÉ ET MATURITÉ FORESTIÈRE**

La zone des combinaisons possibles entre continuité et maturité est indiquée en grisé. Dans un peuplement d'âge *Y* (segment horizontal), la continuité forestière est au minimum de *Y* années et n'a pas de limite supérieure ; à l'inverse, pour une continuité donnée *X* (segment vertical), l'âge des peuplements rencontrés ne peut dépasser *X* années. Les combinaisons d'âge et de continuité situées au-dessus de la droite $Y = X$ ne peuvent pas être rencontrées.



ÉTUDE DE LA CONTINUITÉ FORESTIÈRE

Ancienneté et date de référence

Comme indiqué précédemment, l'ancienneté de l'état boisé se mesure par rapport à une date de référence, qui n'a pas un caractère absolu : une forêt peut ne pas avoir été défrichée depuis 1830, mais être en culture au XVIII^{e} siècle. Elle est alors ancienne si l'on prend comme référence 1830, mais récente si l'on utilise la date de 1700. Cela pose de multiples questions, auxquelles les recherches actuelles n'ont pas encore toutes répondu : la principale est la durée pendant laquelle le legs d'une agriculture ancienne se conserve dans les boisements ultérieurs. Si les traces s'effacent au bout d'un certain laps de temps, c'est cette durée qu'il faudrait prendre comme référence pour séparer forêts anciennes et récentes. Or, ce délai dépend probablement de l'intensité et de la durée des activités agricoles antérieures à la recolonisation forestière, des contraintes climatiques et du contexte édaphique. Quelques études ont montré que la composition floristique des forêts récentes se rapproche effectivement de celle des forêts anciennes au cours du temps (Bergès *et al.*, 2017), mais le retour vers l'état antérieur n'est qu'asymptotique, jamais complet dans ces études. Parfois même ces écosystèmes suivent une trajectoire totalement nouvelle (Perring *et al.*, 2016). Certaines modifications des sols peuvent persister pendant des centaines voire des milliers d'années (Dupouey *et al.*, 2002a). C'est le cas des apports de phosphore en agriculture, dont on observe encore la trace dans les anciens champs gallo-romains retrouvés dans les forêts actuelles (Diedhiou *et al.*, 2009). Dans ce cas, les modifications de l'écosystème sont très probablement irréversibles (Foster *et al.*, 2003).

Les sources cartographiques disponibles

En l'absence d'arguments écologiques précis pour le choix de la date de référence, ce sont le plus souvent des considérations pratiques qui ont guidé ce choix. Dans beaucoup de pays européens, c'est la date de la plus ancienne carte représentant la position des forêts avec précision qui a été choisie, l'ancienneté correspondant à une continuité de l'état boisé pendant 150 à 400 ans au minimum, selon les pays et les fonds cartographiques (Hermy *et al.*, 1999). En France, trois sources relativement homogènes sont disponibles à l'échelle nationale : la carte de Cassini (échelle du 1/86 500), *a priori* la plus intéressante car la plus ancienne (1749-1790), le cadastre napoléonien (1/2 500 en général, 1812-1850) et la carte d'état-major (1/40 000, 1818-1866). Il s'avère que la carte de Cassini est trop imprécise et qu'il y manque une part importante des petits boisements (Vallauri *et al.*, 2012). Le cadastre est la source la plus précise disponible nationalement et la plus adéquate pour des études locales, mais trop lourde à mettre en œuvre pour de grands territoires (Rochel *et al.*, ce numéro). Le parc national du Mercantour a pourtant réussi à le vectoriser pour établir sa carte des forêts anciennes, en digitalisant un millier de feuilles cadastrales. Mais à des échelles régionales ou à l'échelle nationale, c'est finalement la carte d'état-major qui est la plus intéressante : elle est assez précise (erreur d'une soixantaine de mètres en moyenne, qui peut être divisée par deux par géoréférencement élastique, voir Lallemant *et al.*, ce numéro) et suffisamment exhaustive pour ce qui concerne les forêts, tout en restant à une échelle suffisamment petite pour être vectorisée dans un délai raisonnable. La carte d'état-major a un autre avantage important : elle a été réalisée à une date proche du minimum forestier français.

Dater le dernier minimum forestier

La plupart des pays européens ont connu un minimum forestier récent. Ce passage systématique, dans les pays industrialisés, d'une longue période de déboisement, depuis le Néolithique, à une expansion récente des forêts a été identifié dans les années 1990 par les géographes et nommé "transition forestière" (Mather, 1992). Ses déterminants sont multiples : progrès techniques de

l'agriculture, industrialisation et exode rural, passage du charbon de bois au charbon de terre… La date de ce minimum forestier constitue une référence particulièrement intéressante pour la recherche des forêts anciennes. En effet, une forêt existant à cette date a une plus grande probabilité d'être très ancienne, puisque les défrichements ont été plus importants que les boisements avant ce minimum.

En France, la transition forestière a été particulièrement marquée, avec un quasi-doublement de la surface forestière depuis le XIX^{e} siècle. Les modalités spatiales et temporelles de cette reconquête méritent d'être précisées. La date souvent avancée de 1830 pour le minimum forestier français est assez peu étayée. Les estimations de superficie forestière pour la France entière sont peu nombreuses dans la première moitié du XIX^{e} siècle, leur précision est faible et les valeurs parfois contradictoires. Le seul chiffre relativement fiable est celui du cadastre (taux de boisement de 16,8 %, hors Savoie, Comté de Nice et Corse, à la date moyenne de 1830), ce qui ne permet pas de situer un minimum. Le pic démographique des campagnes françaises se situe autour de 1850, à une date où les grands programmes de boisement, Landes, Sologne ou RTM, n'avaient pas encore été engagés, ce qui suggère que ce minimum pourrait se situer dans la seconde moitié du XIX^{e} siècle.

État d'avancement de la carte des forêts anciennes en France

La vectorisation des forêts anciennes et récentes a déjà été faite pour un tiers du territoire national (figure 2, ci-dessous). On observe des variations régionales très fortes de la proportion de forêt ancienne (figure 3, p. 301).

Figure 2 **ÉTAT D'AVANCEMENT DE LA VECTORISATION DE L'OCCUPATION ANCIENNE DU SOL EN FRANCE, À PARTIR DE LA CARTE D'ÉTAT-MAJOR (ET DU CADASTRE DANS LE PARC NATIONAL DU MERCANTOUR)**

On a distingué les zones où seules les forêts ont été vectorisées et celles où tous les types d'occupation ancienne ont été vectorisés. Voir le site web Cartofora pour plus d'informations (http://www.gip-ecofor.org/cartofora/).

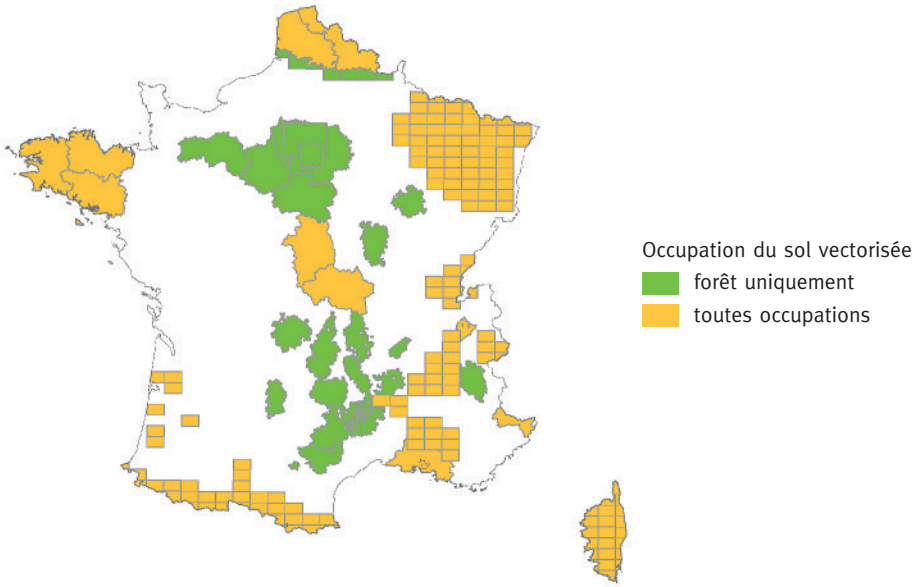
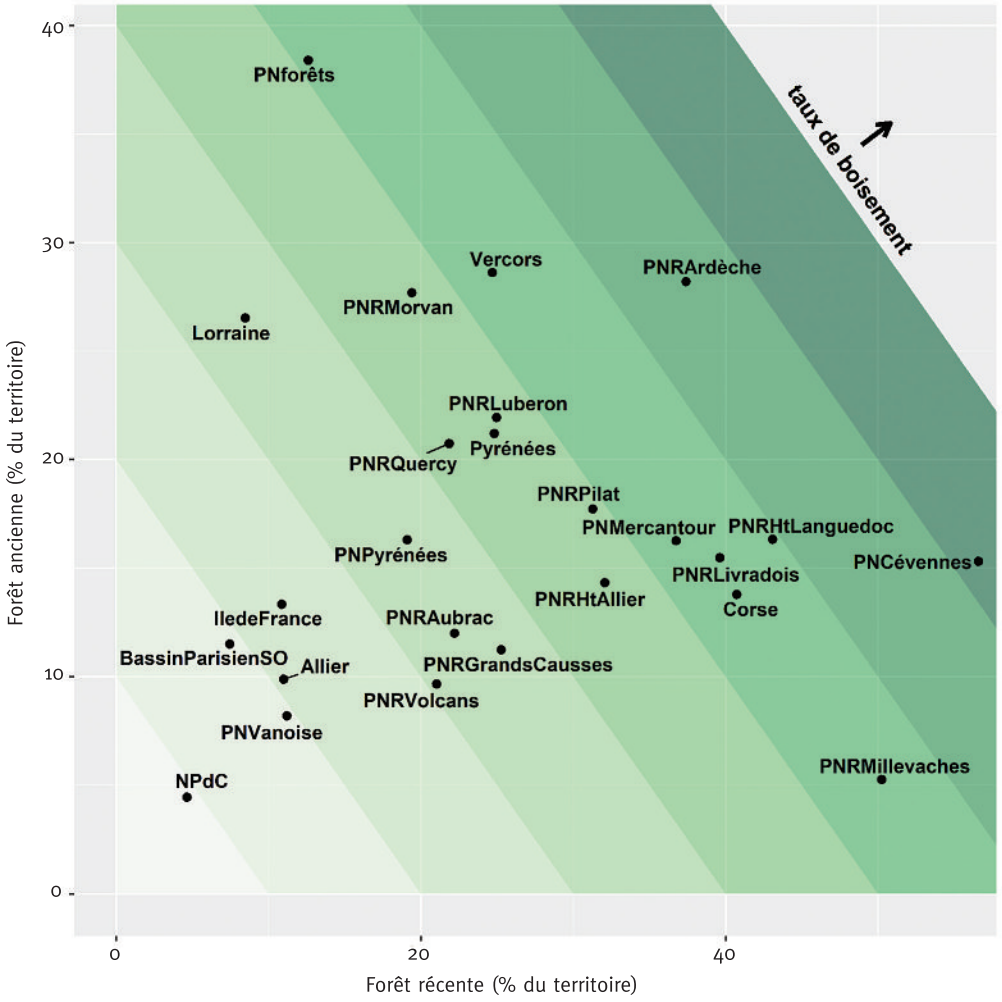


Figure 3 **POURCENTAGES DE FORÊT RÉCENTE (AXE HORIZONTAL) ET ANCIENNE (AXE VERTICAL) DANS DIVERSES ZONES DE FRANCE**

Les pourcentages sont exprimés par rapport à la surface totale du territoire. Les bandes diagonales de teinte de plus en plus foncée représentent des valeurs croissantes du taux de boisement actuel (somme des pourcentages de forêt ancienne et récente). Allier : département de l'Allier, BassinParisienSO : départements de l'Eure-et-Loir, du Loiret et de l'Orne, Corse : départements de Haute-Corse et Corse-du-Sud, IledeFrance : région Île-de-France, Lorraine : région Lorraine, NPdC : région Nord-Pas-de-Calais, PN : parc national (PNCévennes : PN des Cévennes, PNforêts : futur PN des forêts de Champagne et Bourgogne, PNMercantour : PN du Mercantour, PNPyrénées : PN des Pyrénées, PNVanoise : PN de la Vanoise), PNR : parc naturel régional (PNRArdèche : PNR des Monts d'Ardèche, PNRAubrac : projet de PNR de l'Aubrac, PNRGrandsCausses : PNR des Grands Causses, PNRHtAllier : projet de PNR des Sources et Gorges du Haut-Allier, PNRHtLanguedoc : PNR du Haut-Languedoc, PNRLivradois : PNR du Livradois-Forez, PNRLuberon : PNR du Luberon, PNRMillevaches : PNR de Millevaches en Limousin, PNRMorvan : PNR du Morvan, PNRPilat : PNR du Pilat, PNRQuercy : PNR des Causses du Quercy, PNRVolcans : PNR des Volcans d'Auvergne), Pyrénées : ensemble de la chaîne pyrénéenne, Vercors : massif du Vercors. Voir le site web Cartofora pour retrouver les références des études correspondantes (http://www.gip-ecofor.org/cartofora/). Ces zones couvrent au total 27 % du territoire métropolitain.



Le sud de la France est globalement aujourd'hui fortement boisé, mais avec une part de forêts anciennes souvent faible. C'est par exemple le cas de l'ensemble du Massif central, dont les Cévennes, ou de la Corse. Le parc naturel régional de Millevaches, en Limousin, est emblématique de ces zones fortement boisées (55 % de taux de boisement), mais constituées presque uniquement de boisements secondaires (90 % de la forêt actuelle). À l'inverse, les régions du nord-est de la France sont elles aussi fortement boisées mais avec une forte proportion de forêts anciennes. C'est le cas du territoire du futur parc national des forêts de plaine, en cours de création entre Champagne et Bourgogne. Il cumule un boisement de plus de 50 %, et des forêts aux trois quarts anciennes, qui justifient en partie le choix de sa localisation. On trouve enfin des territoires à très faible taux de boisement, dans lesquels la surface totale des forêts anciennes ne peut être que très faible, comme dans les Hauts-de-France ou les départements historiquement peu boisés, tel que le Gers.

Remonter avant 1800

Si l'on remonte plus en arrière, de nouvelles questions se posent : existe-t-il des mouvements permanents de la limite entre forêts et milieux ouverts ou, au contraire, observe-t-on des périodes plus ou moins longues de stabilité ? Quelles sont les modalités spatiales de ces mouvements ? Existe-t-il d'autres minimums forestiers, antérieurs à la transition forestière, à un niveau de boisement encore plus bas ? Les recherches en écologie historique sur les périodes antérieures à 1800 sont encore trop rares et locales pour répondre à ces questions (Szabo et Hedl, 2011). En France, on n'observe pas de reboisements importants au XVIII^{e} siècle, pour lequel les documents d'archives restent nombreux. Pour les trois cents dernières années, le minimum forestier du XIX^{e} siècle est donc très probablement une référence adéquate. Mais avant ? La théorie classique suggère des pulsations de défrichement-abandon en périphérie des finages (territoire exploité par une communauté villageoise), selon les aléas de l'économie et de la guerre. Mais les résultats acquis au cours des quinze dernières années en archéologie montrent qu'il y a aussi eu des déplacements complets de territoires agricoles, avec de grandes zones cultivées à l'époque antique, abandonnées et jamais réoccupées à l'époque moderne (Le Jeune *et al.* en donnent un exemple dans ce numéro). Le laser scanner aéroporté (lidar) en particulier a joué un rôle capital dans ce changement de point de vue. Il a en effet permis de mettre au jour et de cartographier d'immenses parcellaires antiques dans des forêts pourtant considérées jusque-là comme "immémoriales" (Georges-Leroy *et al.*, 2011), remettant ainsi en cause leur ancienneté sur des échelles de temps long (de 400 à 2 000 ans). C'est d'ailleurs le seul outil qui permet la caractérisation de l'ancienneté de l'état boisé sur de grandes surfaces, lorsqu'on s'intéresse aux époques antique ou même médiévale. À un niveau plus local, l'analyse fine des sols forestiers peut apporter des informations sur les occupations anciennes du sol (Ertlen *et al.*, ce numéro).

Certains évoquent même la possibilité de minimums forestiers antérieurs au XIX^{e} siècle. Mais on ne peut ni l'infirmer ni le confirmer avec les outils actuels de la paléoécologie et de l'écologie historique. La palynologie entre autres ne permet pas, en l'état actuel, de reconstruire des taux de couvert forestier absolus.

RÉPONSE DES ESPÈCES ET DES POPULATIONS

Les différentes phases de la dynamique végétale après abandon cultural sont bien connues des forestiers et des phytosociologues (Rameau *et al.*, 1989). Cependant, longtemps après la reconstitution de la canopée, des différences persistent avec les forêts anciennes sur le plan de la composition et de l'abondance de nombreuses plantes herbacées (Peterken et Game, 1984 ; Hermy

et al., 1999 ; Sciama *et al.*, 2009). Ce même phénomène a aussi été observé en Amérique du Nord (Flinn et Vellend, 2005). Conceptuellement, la mise en évidence de différences de composition floristique entre forêts anciennes et récentes n'est pas fondamentalement originale : les forêts anciennes constituent simplement un stade dynamique particulier des successions forestières. Mais ce stade n'est atteint qu'après des durées très longues (de l'ordre de plusieurs siècles) qui n'avaient pas été explorées auparavant.

Les plantes vasculaires de forêt ancienne

Plusieurs listes de plantes vasculaires typiques de forêts anciennes ont été publiées : la première liste de 132 espèces proposée au niveau international est celle d'Hermy *et al.* (1999), obtenue à partir de 22 publications réparties dans 8 pays européens (Allemagne, Belgique, Danemark, Grande-Bretagne, Pays-Bas, Pologne, Suède et Tchéquie). D'autres listes ont été établies, notamment celle de Dupouey *et al.* (2002b) pour la France métropolitaine (hors domaine méditerranéen). Une dernière étude couvrant 8 millions d'hectares portant sur trois territoires (Nord-Pas-de-Calais, Lorraine et centre du Bassin parisien) a permis d'établir une liste plus robuste de 93 espèces, dont 59 sont classées comme espèces de forêts anciennes et 34 comme espèces préférant les forêts récentes (Bergès *et al.*, 2016). Enfin, d'autres travaux ont été menés ou sont en cours pour établir des listes d'espèces régionales, comme par exemple sur le Massif central (Malzieu et Renaux, ce numéro), le parc naturel régional du Luberon (Dumont, 2013 ; Abadie, 2018), les Pyrénées (Dupouey *et al.*, 2017) et les Préalpes du Nord (Dupouey *et al.*, 2014).

Ces listes d'espèces ont l'avantage de la simplicité, car elles classent les espèces en deux groupes. Mais il faut souligner que la préférence pour la forêt ancienne n'est pas absolue, c'est-à-dire que l'on rencontre des espèces de forêt ancienne en forêt récente, et inversement (Dupouey *et al.*, 2002b ; Hermy et Verheyen, 2007). La fidélité d'une espèce pour la forêt ancienne, y compris à l'échelle locale, n'est pas une caractéristique à mettre au même niveau que ses préférences vis-à-vis du pH, de l'humidité du sol, de la température ou de la lumière. Dans les modèles de distribution d'espèces à large échelle, les prédicteurs liés à l'usage ancien du sol n'expliquent qu'une faible part de la probabilité de présence des espèces par rapport aux prédicteurs liés au climat ou aux types de sol (Bergès *et al.*, 2016), alors qu'à l'échelle d'une petite région naturelle, dans des contextes de climat et substrats homogènes, l'effet devient de niveau égal à celui du sol (Sciama *et al.*, 2009 ; Bergès *et al.*, 2017).

Le croisement entre les 59 espèces de forêt ancienne de la liste de Bergès *et al.* (2016) et les 73 espèces des listes de Hermy *et al.* (1999) et Dupouey *et al.* (2002b) n'identifie que 34 espèces en commun. Cela confirme l'absence de liste unique d'espèces de forêt ancienne, comme souligné par d'autres auteurs (Verheyen *et al.*, 2003 ; Schmidt *et al.*, 2014). La variabilité de la liste des espèces de forêt ancienne souligne que ces héritages historiques résultent d'une combinaison complexe de traits de vie des plantes et de contexte des zones d'étude où s'imbriquent les caractéristiques du pool régional d'espèces, le degré de fragmentation forestière, la date du reboisement et l'ampleur des différences abiotiques entre les forêts anciennes et récentes (Bergès *et al.*, 2016).

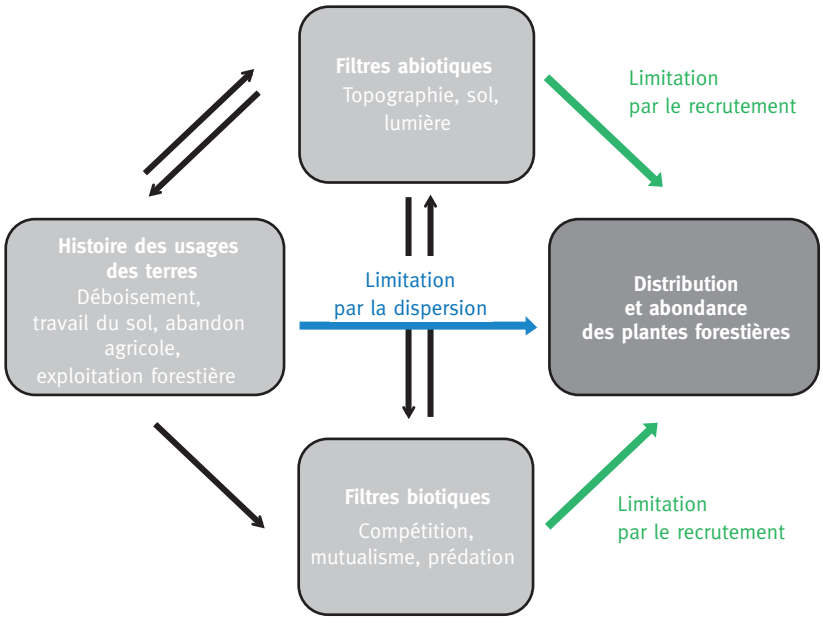
Limitation par le recrutement et la dispersion

Caractériser comment la végétation forestière varie en fonction de l'histoire des usages des terres est intéressant, mais il est plus important de comprendre pourquoi. L'impact à long terme de l'usage passé des terres sur les communautés végétales actuelles est lié à deux mécanismes écologiques : limitation par la dispersion, à la fois dans le temps et dans l'espace, et limitation par le recrutement (figure 4, p. 304).

Certains travaux liés aux usages agricoles peuvent influer sur la végétation de manière directe, en éliminant le couvert végétal forestier et les espèces présentes dans la banque de graines du sol, et indirectement en modifiant les conditions environnementales. Depuis les travaux fondateurs anglais (Peterken et Game, 1984), un grand nombre d'études en Europe et en Amérique du Nord ont mis en évidence une rémanence à long terme des caractéristiques physicochimiques des sols forestiers liées au passé agricole des parcelles : les sols de forêts récentes ont en général un pH, des teneurs en nutriments et en phosphore et un taux de nitrification plus élevés, un rapport C/N et une porosité plus faibles que les sols de forêts anciennes, mais ces tendances peuvent varier selon les études et selon les paramètres du sol (Koerner *et al.*, 1997 ; Verheyen *et al.*, 1999 ; Dupouey *et al.*, 2002a ; Hermy et Verheyen, 2007 ; Sciama *et al.*, 2009 ; Brudvig *et al.*, 2013). Globalement, les legs des usages agricoles passés sur les propriétés chimiques des sols des forêts récentes sont liés à deux processus : une nitrification et une lixiviation des nitrates plus élevée dans les forêts récentes (Jussy *et al.*, 2002) ; un enrichissement en phosphore et en cations basiques dû à l'amendement et l'utilisation d'engrais (chaux et fumier). La teneur en phosphore dans le sol est d'ailleurs considérée comme l'un des meilleurs marqueurs de l'activité agricole passée (De Schrijver *et al.*, 2012). S'ajoute à ces legs une lente évolution des propriétés chimiques des sols sous forêt, liée à la succession forestière, qui se manifeste par une acidification des sols et une perte de cations basiques causées par la redistribution des éléments nutritifs depuis les sols vers la biomasse.

Figure 4 **DIAGRAMME CONCEPTUEL ILLUSTRANT LES EFFETS DIRECTS ET INDIRECTS DE L'HISTOIRE DES USAGES DES TERRES SUR LA DISTRIBUTION ET L'ABONDANCE DES ESPÈCES DE FORÊT ANCIENNE**

Le déboisement détruit ou fragmente les communautés de sous-bois forestiers, l'abandon agricole crée de nouveaux habitats non occupés, dont la colonisation est contrôlée par les limites à la dispersion. Le passé agricole peut aussi conduire à une limitation par le recrutement des populations de plantes par la modification de l'environnement biotique et abiotique.



L'hypothèse de la limitation par le recrutement a été abordée en comparant la performance des espèces en forêt ancienne et en forêt récente ou en expérimentant des transplantations d'individus issus de forêt ancienne dans des sites de forêt récente. Les résultats indiquent la plupart du temps que le recrutement n'est pas le principal obstacle (Endels *et al.*, 2004). Cependant, l'augmentation de la disponibilité en phosphore peut jouer un rôle négatif indirect sur le recrutement, en stimulant le développement de certaines espèces comme la Grande Ortie (*Urtica dioica* L.), qui concurrencent les espèces de forêts anciennes (Verheyen et Hermy, 2004).

L'analyse des différences écologiques entre forêts anciennes et récentes présente certaines difficultés méthodologiques : ainsi, il n'est pas facile de déterminer si les différences observées sur les sols (et la flore) sont la cause des usages passés ou leur conséquence (Kopecky et Vojta, 2009). En effet, les forêts les moins accessibles (forte pente, altitude élevée, éloignement des villages) et situées sur les sols les moins productifs ont eu tendance à être moins défrichées pour l'agriculture par le passé, et après déclin de l'agriculture traditionnelle, les plus susceptibles d'être abandonnées en premier (Wulf, 2003 ; Flinn et Vellend, 2005 ; Abadie *et al.*, ce numéro ; Thomas *et al.*, ce numéro). Ainsi, il est difficile de séparer proprement le rôle des différences stationnelles préexistantes des effets induits par l'utilisation agricole des terres.

Les traits de vie des plantes de forêt ancienne

Une synthèse des travaux effectués permet de dresser le profil biologique et écologique des espèces de forêt ancienne (Hermy *et al.*, 1999 ; Honnay *et al.*, 2002 ; Verheyen *et al.*, 2003 ; Sciama *et al.*, 2009 ; Plue *et al.*, 2010 ; Bergès *et al.*, 2016 ; Bergès *et al.*, 2017). Lorsque toutes les plantes vasculaires sont considérées, un pourcentage plus élevé d'hémicryptophytes (*Melica uniflora* Retz, *Milium effusum* L., *Oxalis acetosella* L., *Stellaria holostea* L.) et parfois de géophytes (*Anemone nemorosa* L., *Convallaria majalis* L., *Galium odoratum* (L.) Scop., *Hyacinthoides non-scripta* (L.) Chouard ex Rothm.) est rencontré chez les espèces de forêt ancienne, alors que les espèces de forêt récente sont plus fréquemment des phanérophytes (*Prunus spinosa* L., *Ribes rubrum* L., *Ribes uva-crispa* L., *Sambucus nigra* L., *Viburnum lantana* L.) et parfois des chaméphytes (*Erica cinerea* L., *Hedera helix* L., *Rubus caesius* L.). La richesse en arbustes des forêts récentes est la conséquence de la colonisation des anciennes terres agricoles : ces espèces sont des reliques des stades antérieurs de la succession secondaire. Concernant les stratégies de Grime, la stratégie *S* (tolérante au stress) est plus fréquente parmi les espèces de forêt ancienne alors que la stratégie *R* (rudérale ou pionnière) est plus fréquente chez les espèces de forêt récente. Concernant le poids des graines, les résultats sont contradictoires, certains trouvant des graines en moyenne plus lourdes en forêt ancienne, d'autres en forêt récente. Les espèces de forêt ancienne ont plus fréquemment des modes de dispersion à courte distance, notamment par barochorie et myrmécochorie(2), alors que le transport par les animaux (épi- et endozoochorie), en particulier les ongulés, favorise les espèces de forêts récentes. Enfin, les espèces de forêt ancienne ont une dynamique de recolonisation lente car elles ont une plus faible fécondité, un âge plus élevé de première reproduction, une croissance plus souvent clonale, demandent des conditions particulières pour germer et ne forment pas de banques de graines persistantes dans le sol, ce qui peut limiter le recrutement lorsque des perturbations ouvrent la canopée et créent des fenêtres favorables à la germination et à la reproduction.

À ces différences liées aux performances écologiques, à la régénération, à la persistance et à la dispersion s'ajoutent des différences marquées pour des traits liés aux besoins en ressources (nutriments, lumière) : les espèces de forêt ancienne sont souvent plus sciaphiles, plus acidiphiles, et moins exigeantes en azote que les espèces de forêts récentes.

(2) Dispersion par les fourmis.

Malgré la difficulté d'identifier très précisément les traits ou les combinaisons de traits qui expliquent la préférence de certaines espèces pour les forêts anciennes, le profil dessiné indique que les espèces de forêt ancienne sont particulièrement sensibles à la perte et la fragmentation de leur habitat et donc plus vulnérables (Hermy et Verheyen, 2007). De nombreux travaux ont constaté leurs faibles capacités de colonisation dans les forêts récentes, en quantifiant *in situ* la vitesse de recolonisation de ces espèces en forêt récente. La plupart des travaux mentionnent des vitesses qui dépassent rarement 2,5 m/an. Mais l'estimation de la vitesse de colonisation par les espèces de forêts anciennes reste un sujet qui est loin d'être clos : une étude assez récente (Brunet *et al.*, 2012) a ainsi remis en cause les résultats précédents en dépassant les faiblesses méthodologiques des études antérieures : la moitié des plantes analysées avaient des vitesses de colonisation en moyenne dix fois supérieures (de 3 à 11,5 m par an) à celles indiquées antérieurement. De plus, des événements rares de dispersion à longue distance pourraient expliquer des vitesses de colonisation plus élevées qu'attendues (paradoxe de Reid, 1899) (Gillespie *et al.*, 2012). L'estimation des capacités et des vitesses de colonisation des plantes forestières reste un enjeu majeur des recherches en écologie. Cet enjeu est d'autant plus fort que les changements climatiques, en déplaçant les aires de distribution potentielle des espèces vers le nord et en altitude, vont contraindre ces espèces à migrer à des vitesses qui sont bien supérieures à leurs vitesses de colonisation mesurées actuellement (Dullinger *et al.*, 2015).

Réponse décalée dans le temps des communautés : dette d'extinction et crédit de colonisation

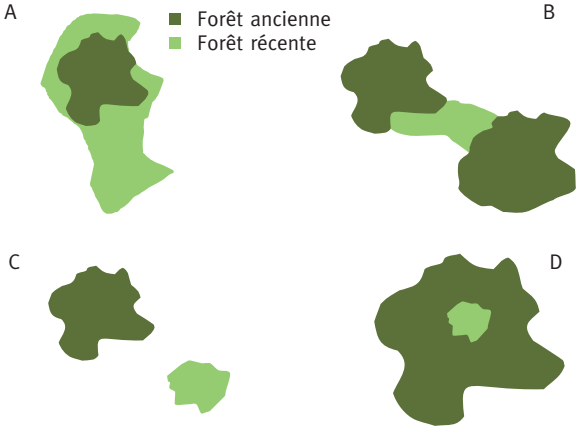
En complément des approches au niveau espèce ou population, la réponse décalée dans le temps de la communauté végétale aux modifications rapides du paysage a donné naissance aux concepts de "dette d'extinction" et de "crédit de colonisation" (Jackson et Sax, 2010) : ces deux concepts en miroir prédisent des extinctions ou des colonisations futures d'espèces à l'échelle des taches d'habitat dans le paysage en raison d'événements passés (perte ou gain d'habitats). Plus précisément, dans le cas d'un déboisement à l'échelle d'un paysage, la dette d'extinction se traduit par un déclin continu du nombre d'espèces dans les taches résiduelles pendant un certain temps après la perte d'habitat, même si la perte d'habitat a cessé (Vellend *et al.*, 2006). Dans cette approche, la richesse spécifique est considérée en équilibre avant la perte d'habitat et les espèces vont continuer à disparaître des taches d'habitat jusqu'à ce que la richesse spécifique atteigne un nouvel équilibre, phase qui correspond au paiement complet de la dette d'extinction. À l'inverse, dans le cas d'un processus de boisement (création de nouvelles taches ou extension de taches existantes), le crédit de colonisation se concrétise par un gain continu d'espèces dans les taches forestières longtemps après l'augmentation de la surface d'habitat (Jackson et Sax, 2010). Le retour à l'équilibre après la perturbation conduit à l'épuisement complet du crédit de colonisation. Mieux connaître la durée de retour à l'équilibre (en anglais, *relaxation time*), l'ampleur de la dette ou du crédit (traduite en nombre d'espèces à perdre ou à gagner) et les processus qui influencent ces deux caractéristiques de la dette d'extinction et du crédit de colonisation font partie des questions majeures actuelles en écologie (Sutherland *et al.*, 2013). Les quelques études disponibles sur les communautés floristiques forestières indiquent que la dette d'extinction est entièrement payée au bout d'une durée allant de 120 ans à 225 ans (Kolk et Naaf, 2015). À l'inverse, le crédit de colonisation peut persister au bout de 130 à 230 ans dans les forêts récentes et représenter 4,7 espèces forestières spécialistes en moyenne, et jusqu'à 9 espèces pour les taches les plus isolées selon Naaf et Kolk (2015). Évaluer le crédit de colonisation repose sur différentes méthodes, et l'une d'elles consiste simplement à comparer les richesses spécifiques dans les forêts anciennes et dans les forêts récentes. Mais mesurer proprement le crédit de colonisation est un objectif compliqué, car il faut être certain que la dette d'extinction est finie d'être payée avant d'estimer le crédit, sans quoi seront comptées en crédit des espèces qui sont encore

présentes dans les taches de forêt ancienne mais qui vont disparaître par paiement de la dette, et qui ne sont plus capables de coloniser les nouvelles taches. Le crédit de colonisation sera donc dans ce cas surestimé. Ainsi, dans un paysage où se produisent déboisement et boisement (ajout et retrait de taches) simultanément et non de manière successive, les différences de richesse spécifique entre forêt ancienne et forêt récente peuvent être dues à la fois à une dette d'extinction et à un crédit de colonisation, et quantifier la part respective des deux processus peut devenir impossible (Lalechère *et al.*, 2017).

Continuité forestière à l'échelle du paysage

Un autre aspect lié à la continuité forestière est la manière dont les paysages ont évolué au cours du temps : comme souligné précédemment, les défrichements passés ne se sont pas faits n'importe où dans les paysages et les boisements (artificiels et naturels) non plus. Une analyse de la distribution spatiale des forêts anciennes et récentes effectuée sur trois grandes régions de la moitié nord de la France à partir d'un maillage de points de 500 x 500 m montre que les forêts récentes sont en moyenne plus proches des lisières externes des massifs forestiers que les forêts anciennes : 444 m contre 141 m (Bergès *et al.*, 2016). Un examen plus approfondi révèle que ce patron spatial n'est pas uniquement dû à un accroissement régulier de la forêt à la périphérie des taches anciennes (figure 5, ci-dessous, patron A, 29 % de la surface forestière totale), mais que trois autres configurations coexistent : les taches de forêt récente peuvent connecter des taches de forêts anciennes qui étaient isolées dans le passé (patron B, 55 %), c'est-à-dire que les taches de forêt récente peuvent se retrouver au centre de la tache forestière actuelle ; les forêts récentes peuvent être déconnectées des taches de forêt ancienne (patron C, 12 %) ; la dernière configuration correspond au comblement de trous au sein des taches de forêt ancienne (patron D, 4 %). Le cas le plus courant n'est donc pas le patron A mais le patron B, ce qui corrige la vision que l'on a de la manière dont les masses forestières ont été modifiées depuis 160 ans. Des analyses séparées par type de configuration montrent de plus que la distance moyenne à la lisière du massif forestier reste toujours plus faible en forêt récente, la distance la plus courte étant pour le patron C (50 m) et la plus élevée celle du patron D (424 m).

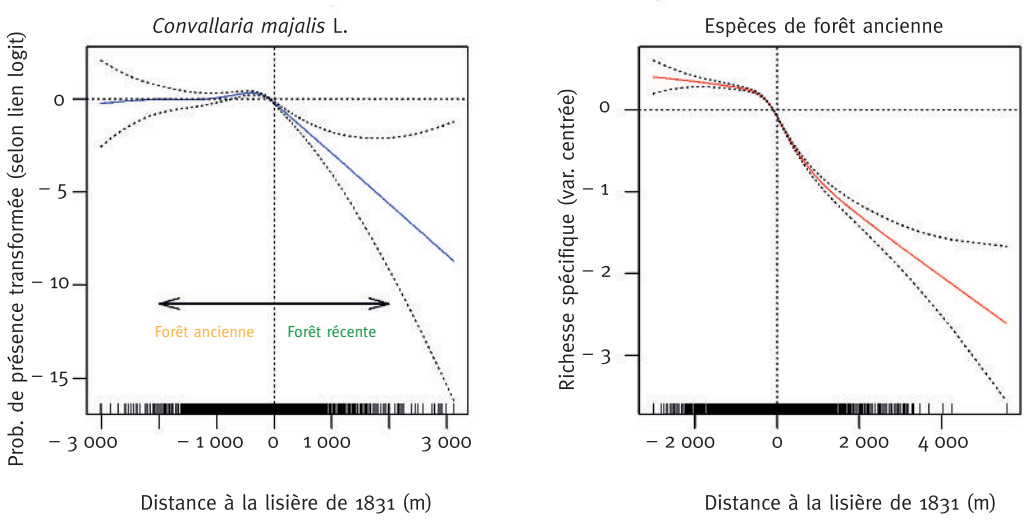
Figure 5 **ILLUSTRATION DES QUATRE CONFIGURATIONS SPATIALES POSSIBLES DES TACHES DE FORÊTS ANCIENNES ET RÉCENTES**
Tiré de Bergès *et al.* (2016)



Cette répartition spatiale des forêts récentes à la périphérie est responsable de l'existence de gradients à longue distance de la flore forestière par rapport à la lisière externe des massifs forestiers actuels. Une première analyse effectuée sur une vaste région (moitié nord de la France) avait mis en évidence un effet lisière à très longue distance (› 800 m) sur la flore forestière et avait identifié des espèces de cœur et des espèces de périphérie des massifs forestiers (Pellissier *et al.*, 2013), avec l'hypothèse que ce gradient pouvait être expliqué par le déplacement des lisières au cours du temps en lien avec les changements d'occupation du sol. Cette hypothèse a été validée en utilisant les cartes d'état-major : la répartition spatiale de 42 plantes forestières n'est pas seulement expliquée par l'usage passé des terres mais encore mieux par la distance à la lisière forestière sur la carte d'état-major de 1831 (Bergès *et al.*, 2016). Une analyse par trait de vie souligne que les traits liés aux capacités de colonisation expliquent ces patrons. La réponse du Muguet (*Convallaria majalis*) à la distance à la lisière de 1831 illustre ce patron spatial (figure 6, ci-dessous) : la courbe de fréquence de l'espèce est à peu près plate en forêt ancienne et a une pente négative en forêt récente. Cela signifie que la fréquence de l'espèce en forêt récente est fonction de la proximité des populations sources. Lorsque les profils de réponse de ces espèces sont compilés pour calculer la richesse spécifique de l'ensemble des espèces de forêt ancienne, l'indice suit la même tendance que le muguet (figure 6, ci-dessous).

Figure 6 **PROBABILITÉ DE PRÉSENCE DU MUGUET (*CONVALLARIA MAJALIS*) ET RICHESSE EN ESPÈCES DE FORÊT ANCIENNE EN FONCTION DE LA DISTANCE À LA LISIÈRE DE 1831**

On s'éloigne de la lisière de 1831 vers la droite du graphe en allant en forêt récente (valeurs de distance positives), et on s'enfonce au cœur de la forêt ancienne vers la gauche du graphe (valeurs de distance négative). Les graphes sont issus d'un modèle additif généralisé (modèle de type GAM) ; les courbes en pointillé représentent les deux bornes de l'intervalle de confiance à 95 %. Les données utilisées pour cette figure sont issues de Bergès *et al.* (2016).



Réponse des autres taxons forestiers à la continuité

Le rôle de la continuité concerne d'autres taxons forestiers, notamment les espèces les moins mobiles (Norden *et al.*, 2014). Les études sur d'autres taxons que les plantes vasculaires sont moins nombreuses et nous proposons une revue sommaire des 24 articles identifiés dans la littérature :

les taxons abordés sont variés et incluent les lichens terricoles, les lichens épiphytes, les bryophytes terricoles et épiphytes, plusieurs groupes de champignons dont les macrochampignons et des ectomycorhizes, plusieurs groupes d'invertébrés épigés comprenant les charançons saproxyliques, les chrysopes, les coléoptères carabiques, les coléoptères saproxyliques, les syrphes, les fourmis, les papillons, les punaises, les microbes et la faune du sol (collemboles et nématodes) ; enfin, quelques études portent sur la biodiversité faunistique des rivières : invertébrés, salamandres et poissons.

Une étude n'aborde pas directement la réponse des espèces ou des communautés à la continuité forestière (Hofmeister *et al.*, 2014), mais s'intéresse aux relations entre la richesse locale en plantes de forêts anciennes et la richesse des macrochampignons ou aux similarités de composition spécifique entre plantes de forêts anciennes et macrochampignons.

Sur les 37 réponses élémentaires repérées dans la littérature (croisement entre études et groupes taxonomiques, puisque plusieurs études sont multitaxonomiques), une très large majorité de cas (27) témoignent d'un effet significatif de la continuité forestière sur la richesse, l'abondance des taxons analysés (avec une richesse ou abondance toujours plus élevée en forêt ancienne) ou indiquent des différences significatives de composition en espèces entre forêts anciennes et récentes ; sept cas seulement indiquent une réponse non significative (c'est-à-dire aucune différence significative de richesse, d'abondance ou de composition) et trois cas concluent à une réponse des espèces à la continuité plus complexe ou plus nuancée.

Les réponses significatives sont illustrées ici par deux études, la première sur les coléoptères saproxyliques en France et la seconde sur les salamandres dans les cours d'eau aux États-Unis d'Amérique. La première étude menée sur les coléoptères saproxyliques dans deux régions françaises (Gâtinais et Gascogne) (Brin *et al.*, 2016) conclut que la richesse spécifique totale et la richesse en espèces communes (mais pas celle des espèces rares) sont plus élevées en forêt ancienne qu'en forêt récente, avec une interaction significative entre ancienneté et volume de bois mort ; de plus, la continuité forestière a un effet significatif sur la composition des assemblages d'espèces, mais seulement dans une des deux régions étudiées (en Gascogne). Vingt-et-une espèces sont associées à la forêt ancienne contre 11 à la forêt récente. Enfin, la taille moyenne des individus est plus faible en forêt récente qu'en forêt ancienne, ce qui est cohérent avec l'hypothèse de la limitation par la dispersion (les plus gros individus sont moins mobiles et colonisent en dernier les forêts récentes). La seconde étude s'est intéressée aux effets d'héritage du paysager passé sur la richesse et la diversité des salamandres dans des cours d'eau aux États-Unis d'Amérique (Surasinghe et Baldwin, 2014) : en comparant deux bassins versants présentant des utilisations historiques des sols très contrastées au cours du XX^{e} siècle mais ayant aujourd'hui une composition paysagère assez similaire, les auteurs montrent que les rivières avec une part élevée de zones agricoles dans le bassin versant en 1940 sont nettement plus pauvres en espèces de salamandres (– 70 %) que des rivières qui ont bénéficié d'une couverture forestière continue au cours du temps, ce qui témoigne du fait que les effets de la mise en culture par le passé persistent au moins plus de 50 ans après le boisement.

Concernant les réponses nuancées, un premier cas porte sur les communautés de nématodes du sol en Belgique (de la Peña *et al.*, 2016) : leur composition spécifique n'est que marginalement différente ($p < 0{,}10$) entre forêts anciennes et récentes ; l'analyse par groupes fonctionnels indique cependant des réponses opposées, avec une plus forte abondance des nématodes se nourrissant de champignons en forêt ancienne et une plus forte abondance de nématodes s'alimentant sur des racines en forêt récente. Un second cas qui concerne les coléoptères, les collemboles et les lichens en forêt de montagne est présenté en détail dans ce numéro (Janssen *et al.*, ce numéro).

CONSÉQUENCES POUR LA GESTION ET LA CONSERVATION

Valeur patrimoniale des forêts anciennes

Les résultats précédents montrent que la restauration écologique des forêts anciennes est un objectif en partie inatteignable. Une forêt récente possède bien un certain nombre des attributs d'une forêt : présence d'arbres, stock et flux importants de matière organique, rôle dans le bilan radiatif et les flux d'eau…, mais la biodiversité associée et les caractéristiques des sols sont modifiées, parfois de façon irréversible (Dupouey *et al.*, 2002a).

Les forêts anciennes ont donc une valeur plus élevée que les forêts récentes, pour au moins une composante de la valeur : la valeur de remplacement, car la diversité particulière qu'elles recèlent ne peut guère être reconstruite quand elles ont été détruites. C'est le reflet du temps long nécessaire à la construction de certaines caractéristiques des écosystèmes. À l'inverse, les forêts récentes présentent des espèces à tendance plus ubiquiste, rudérale, à pouvoir de dispersion et d'installation plus fort. Elles sont donc intrinsèquement plus banales. En France, les forêts anciennes sont suffisamment fréquentes (50 % des forêts environ, si l'on prend comme référence le dernier minimum forestier du XIX^{e} siècle) pour que, à l'échelle de l'ensemble du territoire national, il n'y ait pas, pour l'instant, besoin d'un statut particulier de protection. Mais cela n'est plus vrai à l'échelle régionale, départementale ou du massif, certains secteurs n'ayant plus que très peu de forêts anciennes (figure 3, p. 301), soit en raison d'un taux de boisement global très faible (Hauts-de-France par exemple), soit dans un contexte de fort boisement mais uniquement d'origine récente (Massif central). À l'échelle régionale au moins, des actions de protection s'imposent. L'Angleterre, l'un des pays d'Europe au plus faible taux de boisement et à encore plus faible proportion de forêts anciennes et, plus récemment, la Belgique ont déjà inscrit la protection des forêts anciennes dans leurs lois et règlements forestiers (Kervyn *et al.*, ce numéro). Au niveau mondial, des initiatives sont prises par l'UICN pour mieux prendre en compte l'ancienneté des forêts dans les politiques de conservation de la nature (Vallauri *et al.*, ce numéro).

Des mécanismes de compensation sont mis en œuvre dans le cas de défrichements de forêts, suite à l'artificialisation des terres (routes et autoroutes, chemins de fer, bâtiments…). L'une des méthodes de compensation est le boisement de surfaces au moins équivalentes. Les déboisements en forêt domaniale peuvent être compensés par l'échange avec d'autres surfaces forestières. Dans le premier cas, la compensation se fait donc obligatoirement avec une forêt récente. Dans le second, cela dépend de la nature des forêts apportées à l'État en compensation du déboisement. L'ancienneté de l'état boisé n'est donc pas toujours maintenue lors de ces échanges. L'ampleur de ce flux n'est pas connue, mais il serait important de le quantifier. Lorsque le choix est possible, la priorité devrait être donnée au maintien de la superficie en forêt ancienne.

Une application importante des cartes de forêts anciennes est l'établissement des trames vertes. Puisqu'une partie de la différence entre forêts anciennes et récentes vient des limites à la recolonisation des forêts récentes par les espèces de forêt ancienne, il est important, lorsqu'on définit quels sont les réservoirs de biodiversité dans les schémas régionaux de cohérence écologique, de choisir des massifs anciens plutôt que récents, sauf situation locale particulière. Dans le contexte actuel de reforestation, on portera une attention particulière au maintien de la connectivité entre forêts anciennes. Alors que la progression rapide des surfaces boisées a tendance à faire baisser le niveau de fragmentation des forêts prises dans leur ensemble, les forêts anciennes, qui constituent un habitat particulier, peuvent, elles, subir dans le même temps une tendance inverse de diminution de surface et de fragmentation. Leur érosion se fait à un rythme plus ou moins rapide selon les régions. Pour l'ensemble des zones géographiques de la figure 3 (p. 301), la surface des forêts anciennes ne représente plus aujourd'hui, après à peine deux siècles, que 85 % du « capital » initial que constituaient les forêts de la carte d'état-major. Dans le

Nord-Pas-de-Calais, ce sont 34 % des forêts de la carte d'état-major qui ont disparu. À l'inverse, dans le territoire du futur parc national des forêts de Champagne et Bourgogne, seules 5 % des forêts de la carte d'état-major ont été déboisées, un niveau de préservation exceptionnel.

Mieux définir le caractère patrimonial des forêts anciennes

Les recherches en écologie s'intéressent surtout à la biodiversité dite ordinaire, et peu à la biodiversité remarquable, les espèces les plus rares, pour une raison majeure : il est très difficile de caractériser les habitats, les exigences écologiques, le fonctionnement d'espèces rares, puisque, par définition, on ne peut que très difficilement échantillonner correctement ces espèces. Il est donc probable que des espèces rares soient liées à l'ancienneté de l'état boisé. On peut citer par exemple la coralline, *Corallorhiza trifida*, qui a des traits caractéristiques des espèces de forêt ancienne. Mais seules des stratégies d'échantillonnages particulières et ciblées permettraient de le démontrer. Au Danemark, Flensted *et al.* (2016) ont montré que le nombre d'espèces inscrites en « liste rouge » de plusieurs groupes taxonomiques était plus fortement déterminé par le taux de couvert forestier de 1800 que par le taux de couvert actuel.

Les forêts récentes ont potentiellement une valeur économique directe plus élevée, puisque la productivité y est souvent plus forte en raison d'une amélioration des conditions de sol (épierrement, amendement, apports organiques). La progression des forêts en France depuis le milieu du XIX^{e} siècle est aussi responsable de déséquilibres plus généraux, dans la capitalisation de bois en particulier (Denardou *et al.*, ce numéro), et donc dans le flux de carbone des forêts françaises. C'est en partie l'apparition continue de nouvelles forêts, à un rythme moyen d'environ 60 000 ha/an depuis un siècle, qui permet le maintien à un niveau très élevé du flux de stockage de carbone que nous observons aujourd'hui dans les forêts françaises, de l'ordre de 15 % de nos émissions de carbone fossile.

Rôle du type d'usage passé : culture ou pâture

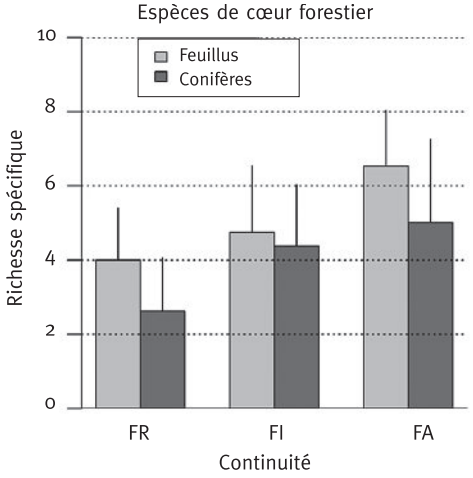
Dans les forêts récentes, il faut probablement distinguer les activités agricoles anciennes avec labour, amendement et apports organiques, des autres activités. Koerner *et al.* (1997) ont montré que les anciennes pâtures ne se distinguent pas des anciennes forêts, les différences de végétation et sol se faisant uniquement avec les zones anciennement labourées, amendées ou ayant reçu des apports organiques fertilisants. Les espaces précédemment pâturés en particulier ne montrent pas de différences nettes avec les espaces anciennement forestiers, probablement parce que dans les deux cas, il y a une exportation d'éléments minéraux du sol sans compensation par fertilisation, et qu'il n'y a pas de perturbation directe de la structure du sol par le labour. Cela suggère que les différences entre forêts anciennes et récentes sont peut-être plus faciles à mettre en évidence dans les régions traditionnelles de grande culture, dans les plaines du nord de l'Europe par exemple, que dans les zones de pastoralisme, en montagne ou dans le bassin méditerranéen. Mais peu d'études ont analysé ces différences engendrées par les usages agricoles anciens au sein des forêts récentes actuelles. L'une des raisons est que la vectorisation des cartes anciennes se limite souvent à l'acquisition du contour des forêts, même lorsque d'autres occupations du sol, non forestières, sont représentées sur la carte. Cela a été le cas de la moitié des surfaces vectorisées jusqu'à aujourd'hui (figure 2, p. 300). Il faudrait aussi davantage de collaborations et de recherches sur l'étude des itinéraires techniques agricoles anciens, dans diverses régions de France. Qu'est-ce qu'une fertilisation organique ancienne ? À quelle fréquence les terres « cultivées », les prairies, les vignes étaient-elles labourées, amendées ? Quelle était la densité d'arbres, de haies, l'état de la trame forestière dans ces paysages ? La réponse à ces questions conditionne la compréhension des variations de la vitesse de recolonisation des forêts récentes.

Ancienneté et gestion actuelle et passée

L'interaction entre sylviculture actuelle et continuité forestière a été encore assez peu étudiée. Jusqu'à quel degré les caractères d'ancienneté d'une forêt sont-ils perturbés, effacés, par certaines actions sylvicoles ? Quel degré d'artificialisation une forêt ancienne peut-elle supporter sans perdre son caractère d'ancienneté ? Chevalier *et al.* (2013) ont montré dans les vallées de Champagne que les peupleraies classiques à antécédent forestier ou non forestier sont bien plus pauvres en espèces de forêts anciennes que les forêts alluviales subnaturelles. Ceci suggère que des reboisements avec des préparations du sol assez lourdes suivis d'entretiens répétés altèrent fortement l'état de forêt ancienne. En forêt d'Orléans, Bergès *et al.* (2017) ont montré que des peuplements de chênes sessiles hébergeaient un nombre plus élevé de plantes de cœur forestier (au sens de Pellissier *et al.*, 2013) que les forêts de pins sylvestres (figure 7, ci-dessous), ce qui suggère que la migration ou le recrutement de plantes spécialistes forestières est retardé dans les plantations de pins. Ces résultats contrastent avec la migration relativement efficace d'herbacées spécialistes forestières dans les peuplements récents de conifères et de feuillus observée par Wulf et Heinken (2008) ; mais ils sont cohérents avec des expérimentations qui soulignent que les essences d'arbres acidifiantes peuvent limiter fortement la germination et la survie des espèces forestières anciennes (Thomaes *et al.*, 2014). D'autres travaux sont nécessaires pour mieux définir les règles de gestion sylvicole à appliquer aux forêts anciennes, qui relèvent pour l'instant surtout du principe de précaution.

Figure 7 **VARIATION DE LA RICHESSE SPÉCIFIQUE (moyenne et écart type) DES ESPÈCES DE CŒUR FORESTIER (au sens de Pellissier *et al.*, 2013) EN FONCTION DE LA CONTINUITÉ ET DU TYPE D'ESSENCE DOMINANTE EN FORÊT D'ORLÉANS**

FR : forêt récente, postérieure à 1949 ; FI : forêt d'âge intermédiaire, postérieure à 1840 ; FA : forêt ancienne, présente depuis 1840. Les forêts feuillues sont dominées par le Chêne sessile, les forêts de conifères par le Pin sylvestre. Résultats tirés de Bergès *et al.* (2017).



Une question reliée à la précédente est celle des effets à long terme des changements entre les différents usages forestiers, et non plus seulement entre usage agricole et usage forestier. Des traitements sylvicoles particuliers laissent-ils des traces, même après leur abandon ? La surexploitation des forêts jusqu'au milieu du XIX^{e} siècle a-t-elle impacté les sols, en les appauvrissant en éléments minéraux et en les acidifiant ? Les effets à court terme des pratiques sylvicoles ont été relativement bien étudiés. Dès le XIX^{e} siècle par exemple, les forestiers montrent expérimentalement l'effet fortement dépressif du soutrage (enlèvement de la litière) sur la productivité forestière.

Mais les arrière-effets de ces pratiques, après leur arrêt, n'ont été étudiés que par modélisation (Gimmi *et al.*, 2013), et quasiment jamais par observation directe des modifications des écosystèmes forestiers. C'est l'une des questions ouvertes de l'écologie historique. Autant, voire plus, que pour l'étude de la transition forestière, elle nécessitera des collaborations renforcées entre écologues et historiens des forêts afin d'identifier les zones propices à la réalisation d'échantillonnages adéquats, où l'on pourra sans biais comparer les impacts de diverses actions sylvicoles anciennes. Les articles de Lathuillière et Gironde, Delcourte-Debarre, Bartoli et Horen *et al.* (tous dans ce numéro) suggèrent des pistes dans cette direction.

CONCLUSIONS

Depuis une vingtaine d'années, un nombre croissant de travaux d'écologie historique se sont attachés à comprendre les effets à long terme des usages passés des sols et du paysage historique sur la biodiversité actuelle, dans une perspective de conservation et de restauration. Des travaux combinant archéologie et écologie forestière indiquent que la persistance de ces legs historiques reste visible sur le sol et la flore forestière plus de mille ans après une occupation agricole ancienne en forêt, ce qui suggère que la restauration complète de l'écosystème "forêt ancienne" est probablement un objectif impossible. Les mécanismes écologiques à l'œuvre qui expliquent ces legs historiques sur la biodiversité forestière dans les forêts récentes sont de deux natures : une limitation par la dispersion et une limitation par le recrutement des espèces. Le poids relatif de ces deux mécanismes dans la vitesse de recolonisation des forêts récentes par les espèces de forêt ancienne n'est pas totalement élucidé, car les héritages historiques résultent d'une combinaison complexe de plusieurs paramètres : traits de vie des espèces, caractéristiques du pool régional d'espèces, degré de fragmentation, date du reboisement et ampleur des différences biophysiques entre les forêts anciennes et récentes.

Nous avons dressé un bilan des avancées réalisées. Au-delà de ces acquis, il reste de nombreuses questions à approfondir :

— exploiter toutes les sources cartographiques, écrites, mais aussi les marqueurs environnementaux (pollens, charbons, biomolécules dans les sols et sédiments…) pour localiser finement les usages passés du sol, en remontant avant 1800, et mieux caractériser la nature des usages précédant la forêt ainsi que les anciennes pratiques forestières ;

— développer davantage les approches mécanistes, en particulier par des travaux de modélisation, pour mieux comprendre le poids du contexte écologique et historique des territoires, mieux identifier les traits de vie qui entrent en jeu et mieux quantifier la dette d'extinction et le crédit de colonisation des communautés dans les paysages forestiers ;

— progresser sur la reconnaissance de la valeur patrimoniale des forêts anciennes dans les politiques publiques de gestion et de conservation, entre autres en étudiant les interactions entre modes de sylviculture actuels et conservation du signal d'ancienneté ;

— étendre les travaux d'écologie historique à d'autres milieux semi-naturels comme les haies (Closset-Kopp *et al.*, ce numéro), les prairies (Burst *et al.*, 2017) ou les milieux humides.

Laurent BERGÈS
Université Grenoble Alpes, Irstea, UR LESSEM
2 rue de la Papeterie
BP 76
F-38402 ST-MARTIN D'HÈRES CEDEX
(laurent.berges@irstea.fr)

Jean-Luc DUPOUEY
Université de Lorraine, AgroParisTech, INRA, UMR Silva
INRA Centre Grand Est Nancy
F-54280 CHAMPENOUX
(jean-luc.dupouey@inra.fr)

BIBLIOGRAPHIE

ABADIE J., 2018. Écologie historique des forêts méditerranéennes : déterminants du changement du couvert forestier et effets des usages passés sur les sols et la flore actuels. Aix-Marseille Université (Thèse de doctorat).

BERGÈS L., AVON C., ARNAUDET L., ARCHAUX F., CHAUCHARD S., DUPOUEY J.-L., 2016. Past landscape explains forest periphery-to-core gradient of understory plant communities in a reforestation context. *Diversity and Distributions*, vol. 22, pp. 3-16.

BERGÈS L., FEISS T., AVON C., MARTIN H., ROCHEL X., DAUFFY-RICHARD E., CORDONNIER T., DUPOUEY J.-L., 2017. Response of understorey plant communities and traits to past land use and coniferous plantation. *Applied Vegetation Science*, vol. 20, pp. 468-481.

BRIN A., VALLADARES L., LADET S., BOUGET C., 2016. Effects of forest continuity on flying saproxylic beetle assemblages in small woodlots embedded in agricultural landscapes. *Biodiversity and Conservation*, vol. 25, pp. 587-602.

BRUDVIG L.A., GRMAN E., HABECK C.W., ORROCK J.L., LEDVINA J.A., 2013. Strong legacy of agricultural land use on soils and understory plant communities in longleaf pine woodlands. *Forest Ecology and Management,* vol. 310, pp. 944-955.

BRUNET J., DE FRENNE P., HOLMSTROM E., MAYR M.L., 2012. Life-history traits explain rapid colonization of young post-agricultural forests by understory herbs. *Forest Ecology and Management*, vol. 278, pp. 55-62.

BURGI M., GIMMI U., 2007. Three objectives of historical ecology: the case of litter collecting in Central European forests. *Landscape Ecology*, vol. 22, pp. 77-87.

BÜRGI M., ÖSTLUND L., MLADENOFF D.J., 2017. Legacy effects of human land use: ecosystems as time-lagged systems. *Ecosystems*, vol. 20, pp. 94-103.

BURST M., CHAUCHARD S., DUPOUEY J.L., AMIAUD B., 2017. Interactive effects of land-use change and distance-to-edge on the distribution of species in plant communities at the forest-grassland interface. *Journal of Vegetation Science*, vol. 28, pp. 515-526.

CATEAU E., LARRIEU L., VALLAURI D., SAVOIE J.M., TOUROULT J., BRUSTEL H., 2015. Ancientness and maturity: Two complementary qualities of forest ecosystems. *Comptes Rendus Biologies*, vol. 338, pp. 58-73.

CHEVALIER R., ARCHAUX F., BERTHELOT A., CARNNOT-MILARD L., DUPREZ M., GAUDIN S., VILLEMEY A. 2013. Le Concept de forêt ancienne s'applique-t-il aux peupleraies cultivées ? Test de pertinence avec la flore des vallées de Champagne. *Revue forestière française*, vol. LXV, n° 4, pp. 375-388.

DE LA PEÑA E., BAETEN L., STEEL H., VIAENE N., DE SUTTER N., DE SCHRIJVER A., VERHEYEN K., 2016. Beyond plant-soil feedbacks: mechanisms driving plant community shifts due to land-use legacies in post-agricultural forests. *Functional Ecology*, vol. 30, pp. 1073-1085.

DE SCHRIJVER A., VESTERDAL L., HANSEN K., DE FRENNE P., AUGUSTO L., ACHAT D.L., STAELENS J., BAETEN L., DE KEERSMAEKER L., DE NEVE S., VERHEYEN K., 2012. Four decades of post-agricultural forest development have caused major redistributions of soil phosphorus fractions. *Oecologia*, vol. 169, pp. 221-234.

DIEDHIOU A.G., DUPOUEY J.L., BUEE M., DAMBRINE E., LAUT L., GARBAYE J., 2009. Response of ectomycorrhizal communities to past Roman occupation in an oak forest. *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 41, pp. 2206-2213.

DULLINGER S., DENDONCKER N., GATTRINGER A., LEITNER M., MANG T., MOSER D., MÜCHER C.A., PLUTZAR C., ROUNSEVELL M., WILLNER W., ZIMMERMANN N.E., HÜLBER K., 2015. Modelling the effect of habitat fragmentation on climate-driven migration of European forest understorey plants. *Diversity and Distributions*, vol. 21, n° 12.

DUMONT J., 2013. *Les forêts anciennes du parc naturel régional du Luberon. Étude floristique et compléments cartographiques*. Nancy : AgroParisTech ; Parc naturel régional du Luberon ; INRA. 61 p. + annexes (Mémoire de 3e année).

DUPOUEY J.-L., BESOAIN R., CHAUCHARD S., FEISS T., LAIGLE I., MONTPIED P., ROCHEL X., CORDONNIER T., BERGÈS L., 2014. *Identifier les facteurs historiques de vulnérabilité dans la relation sylviculture-biodiversité*. Projet FORGECO, programme ANR Systerra, Compte-rendu de fin de projet. Annexe Ia, 52 p.

DUPOUEY J.-L., DAMBRINE E., LAFFITE J.D., MOARES C., 2002a. Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology*, vol. 83, pp. 2978-2984.

DUPOUEY J.-L., GREL A., LARRIEU L., HEINTZ W., LEROY N., MONTPIED P., CORRIOL G., HAMDI E., DECONCHAT M., VALLAURI D., 2017. Cartographie de l'occupation des sols des Pyrénées en 1850 et identification des plantes vasculaires indicatrices de l'ancienneté de l'état boisé. *In* : *Actes du Xe Colloque International de Botanique pyrénéo-cantabrique, Bagnères-de-Luchon*.

DUPOUEY J.-L., SCIAMA D., DAMBRINE E., RAMEAU J.-C., 2002b. La Végétation des forêts anciennes. *Revue forestière française*, vol. LIV, n° 6 spécial "La végétation forestière : gestion, enjeux et évolution", pp. 521-532.

ENDELS P., ADRIAENS D., VERHEYEN K., HERMY M., 2004. Population structure and adult plant performance of forest herbs in three contrasting habitats. *Ecography*, vol. 27, pp. 225-241.

FLENSTED K.K., BRUUN H.H., EJRNÆS R., ESKILDSEN A., THOMSEN P.F., HEILMANN-CLAUSEN J., 2016. Red-listed species and forest continuity – A multi-taxon approach to conservation in temperate forests. *Forest Ecology and Management*, vol. 378, pp. 144-159.

FLINN K.M., VELLEND M., 2005. Recovery of forest plant communities in post-agricultural landscapes. *Frontiers in Ecology and Environment*, vol. 3, pp. 243-250.

FOSTER D., SWANSON F., ABER J., BURKE I., BROKAW N., TILMAN D., KNAPP A., 2003. The importance of land-use legacies to ecology and conservation. *Bioscience*, vol. 53, pp. 77-88.

GEORGES-LEROY M., BOCK J., DAMBRINE E., DUPOUEY J.-L., 2011. Apport du lidar à la connaissance de l'histoire de l'occupation du sol en forêt de Haye. *ArcheoSciences*, vol. 35, pp. 117-129.

GILLESPIE R.G., BALDWIN B.G., WATERS J.M., FRASER C.I., NIKULA R., RODERICK G.K., 2012. Long-distance dispersal: a framework for hypothesis testing. *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 27, pp. 47-56.

GIMMI U., POULTER B., WOLF A., PORTNER H., WEBER P., BURGI M., 2013. Soil carbon pools in Swiss forests show legacy effects from historic forest litter raking. *Landscape Ecology*, vol. 28, pp. 835-846.

HERMY M., HONNAY O., FIRBANK L., GRASHOF-BOKDAM C., LAWESSON J.E., 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation*, vol. 91, pp. 9-22.

HERMY M., VERHEYEN K., 2007. Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecological Research*, vol. 22, pp. 361-371.

HOFMEISTER J., HOŠEK J., BRABEC M., DVOŘÁK D., BERAN M., DECKEROVÁ H., BUREL J., KŘÍŽ M., BOROVIČKA J., BĚŤÁK J., VAŠUTOVÁ M., 2014. Richness of ancient forest plant species indicates suitable habitats for macrofungi. *Biodiversity and Conservation*, vol. 23, pp. 2015-2031.

HONNAY O., VERHEYEN K., BUTAYE J., JACQUEMYN H., BOSSUYT B., HERMY M., 2002. Possible effects of habitat fragmentation and climate change on the range of forest plant species. *Ecology Letters*, vol. 5, pp. 525-530.

JACKSON S.T., HOBBS R.J., 2009. Ecological restoration in the light of ecological history. *Science*, vol. 325, pp. 567-569.

JACKSON S.T., SAX D.F., 2010. Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 25, pp. 153-160.

JUSSY J.-H., KOERNER W., DAMBRINE E., DUPOUEY J.-L., BENOIT M., 2002. Influence of former agricultural land use on net nitrate production in forest soils. *European Journal of Soil Sciences*, vol. 53, pp. 367-374.

KOERNER W., DUPOUEY J.-L., DAMBRINE E., BENOIT M., 1997. Influence of past land use on the vegetation and soils of present day forest in the Vosges mountains, France. *Journal of Ecology*, vol. 85, pp. 351-358.

KOLK J., NAAF T., 2015. Herb layer extinction debt in highly fragmented temperate forests - Completely paid after 160 years? *Biological Conservation*, vol. 182, pp. 164-172.

KOPECKY M., VOJTA J., 2009. Land use legacies in post-agricultural forests in the Doupovske Mountains, Czech Republic. *Applied Vegetation Science*, vol. 12, pp. 251-260.

LALECHÈRE E., JABOT F., ARCHAUX F., DEFFUANT G., 2017. Non-equilibrium plant metapopulation dynamics challenge the concept of ancient/recent forest species. *Ecological Modelling*, vol. 366, pp. 48-57.

MATHER A.S., 1992. The forest transition. *Area*, vol. 24, pp. 367-379.

NAAF T., KOLK J., 2015. Colonization credit of post-agricultural forest patches in NE Germany remains 130-230 years after reforestation. *Biological Conservation*, vol. 182, pp. 155-163.

NORDEN B., DAHLBERG A., BRANDRUD T.E., FRITZ O., EJRNAES R., OVASKAINEN O., 2014. Effects of ecological continuity on species richness and composition in forests and woodlands: A review. *Ecoscience*, vol. 21, pp. 34-45.

PELLISSIER V., BERGÈS L., NEDELTCHEVA T., SCHMITT M.C., AVON C., CLUZEAU C., DUPOUEY J.L., 2013. Understorey plant species show long-range spatial patterns in forest patches according to distance-to-edge. *Journal of Vegetation Science*, vol. 24, pp. 9-24.

PERRING M.P., DE FRENNE P., BAETEN L., MAES S.L., DEPAUW L., BLONDEEL H., CARON M.M., VERHEYEN K., 2016. Global environmental change effects on ecosystems: the importance of land-use legacies. *Global Change Biology*, vol. 22, pp. 1361-1371.

PETERKEN G.F., GAME M., 1984. Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant-species in the woodlands of Central Lincolnshire. *Journal of Ecology*, vol. 72, pp. 155-182.

PLUE J., VERHEYEN K., VAN CALSTER H., MARAGE D., THOMPSON K., KALAMEES R., JANKOWSKA-BLASZCZUK M., BOSSUYT B., HERMY M., 2010. Seed banks of temperate deciduous forests during secondary succession. *Journal of Vegetation Science*, vol. 21, pp. 965-978.

RAMEAU J.-C., MANSION D., DUMÉ G., 1989. *Flore forestière française. Tome 1 : Plaines et collines*. Paris : Institut pour le développement forestier. 1 786 p.

SCHMIDT M., MOLDER A., SCHONFELDER E., ENGEL F., SCHMIEDEL I., CULMSEE H., 2014. Determining ancient woodland indicator plants for practical use: A new approach developed in northwest Germany. *Forest Ecology and Management*, vol. 330, pp. 228-239.

SCIAMA D., AUGUSTO L., DUPOUEY J.L., GONZALEZ M., DOMINGUEZ C.M., 2009. Floristic and ecological differences between recent and ancient forests growing on non-acidic soils. *Forest Ecology and Management*, vol. 258, pp. 600-608.

SURASINGHE T., BALDWIN R.F., 2014. Ghost of land-use past in the context of current land cover: evidence from salamander communities in streams of Blue Ridge and Piedmont ecoregions. *Canadian Journal of Zoology*, vol. 92, pp. 527-536.

SUTHERLAND W.J., FRECKLETON R.P., GODFRAY H.C.J., BEISSINGER S.R., BENTON T., CAMERON D.D., CARMEL Y., COOMES D.A., COULSON T., EMMERSON M.C., HAILS R.S., HAYS G.C., HODGSON D.J., HUTCHINGS M.J., JOHNSON D., JONES J.P.G., KEELING M.J., KOKKO H., KUNIN W.E., LAMBIN X., LEWIS O.T., MALHI Y., MIESZKOWSKA N., MILNER-GULLAND E.J., NORRIS K., PHILLIMORE A.B., PURVES D.W., REID J.M., REUMAN D.C., THOMPSON K., TRAVIS J.M.J., TURNBULL L.A., WARDLE D.A., WIEGAND T., 2013. Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology*, vol. 101, pp. 58-67.

SWETNAM T.W., ALLEN C.D., BETANCOURT J.-L., 1999. Applied historical ecology: Using the past to manage for the future. *Ecological Applications*, vol 9, pp. 1189-1206.

SZABO P., HEDL R., 2011. Advancing the integration of history and ecology for conservation. *Conservation Biology*, vol. 25, pp. 680-687.

THOMAES A., DE KEERSMAEKER L., VERSCHELDE P., VANDEKERKHOVE K., VERHEYEN K., 2014. Tree species determine the colonisation success of forest herbs in post-agricultural forests: Results from a 9 yr introduction experiment. *Biological Conservation*, vol. 169, pp. 238-247.

VALLAURI D., GREL A., GRANIER E., DUPOUEY J.L., 2012. Les forêts de Cassini. Analyse quantitative et comparaison avec les forêts actuelles. Rapport WWF/INRA, Marseille. 64 p. + CD.

VELLEND M., VERHEYEN K., JACQUEMYN H., KOLB A., VAN CALSTER H., PETERKEN G., HERMY M., 2006. Extinction debt of forest plants persists for more than a century following habitat fragmentation. *Ecology*, vol. 87, pp. 542-548.

VERHEYEN K., BOSSUYT B., HERMY M., TACK G., 1999. The land use history (1278-1990) of a mixed hardwood forest in western Belgium and its relationship with chemical soil characteristics. *Journal of Biogeography*, vol. 26, pp. 1115-1128.

VERHEYEN K., HERMY M., 2004. Recruitment and growth of herb-layer species with different colonizing capacities in ancient and recent forests. *Journal of Vegetation Science*, vol. 15, pp. 125-134.

VERHEYEN K., HONNAY O., MOTZKIN G., HERMY M., FOSTER D.R., 2003. Response of forest plant species to land-use change: a life-history trait-based approach. *Journal of Ecology*, vol. 91, pp. 563-577.

WULF M., 2003. Forest policy in the EU and its influence on the plant diversity of woodlands. *Journal of Environmental Management*, vol. 67, pp. 15-25.

WULF M., HEINKEN T., 2008. Colonization of recent coniferous versus deciduous forest stands by vascular plants at the local scale. *Applied Vegetation of Science*, vol. 11, pp. 307-316.

ÉCOLOGIE HISTORIQUE ET ANCIENNETÉ DE L'ÉTAT BOISÉ : CONCEPTS, AVANCÉES ET PERSPECTIVES DE LA RECHERCHE (Résumé)

Les forêts françaises ont doublé de surface depuis le début du XIX^{e} siècle. Elles sont donc composées au moins pour moitié d'anciennes terres cultivées, de pâtures et de landes. Cet article synthétise les connaissances sur le rôle clé que joue l'utilisation passée des terres sur les écosystèmes forestiers, notamment la diversité et la composition de la flore et la faune. Nous définissons tout d'abord les concepts liés à la notion de continuité forestière et de forêt ancienne. Puis nous présentons les avancées sur les sources historiques permettant de reconstituer les changements d'usages des terres depuis 200 ans. Nous synthétisons les connaissances sur la réponse des espèces et des communautés forestières à la continuité forestière aussi bien au niveau local que paysager. Enfin, nous abordons les enjeux de gestion et de conservation et identifions les principaux fronts de recherche de l'écologie forestière historique.

HISTORICAL ECOLOGY AND CONTINUITY OF WOODLAND STATUS – CONCEPTS, DEVELOPMENTS AND RESEARCH OUTLOOK (Abstract)

French forest area has doubled since the beginning of the 19th century. At least half of forests grow on formerly cultivated land, rangeland or heathland. This article reviews knowledge about the key role played by past land-uses in forest ecosystems, in particular in the diversity and composition of the flora and of wildlife. The authors begin by defining the concepts relating to forest continuity and ancient forests. They go on to present developments in historical sources that enable changes in land uses over the last 200 years to be reconstructed. A summary of the knowledge pertaining to response of forest species and communities to forest continuity both at the local and the landscape levels is provided. Finally, the article examines the implications for forest management and conservation and identifies the main areas for future research in historical forest ecology.