



HAL
open science

Identifier les facteurs historiques de vulnérabilité dans la relation sylviculture-biodiversité

Jean-Luc Dupouey, Rocio Besoain, Sandrine Chauchard, Thomas Feiss, Idaline Laigle, Pierre Montpied, Xavier Rochel, Thomas Cordonnier, Laurent Bergès

► To cite this version:

Jean-Luc Dupouey, Rocio Besoain, Sandrine Chauchard, Thomas Feiss, Idaline Laigle, et al.. Identifier les facteurs historiques de vulnérabilité dans la relation sylviculture-biodiversité: Tâche 111. 52 p. 2014. hal-02800364

HAL Id: hal-02800364

<https://hal.inrae.fr/hal-02800364>

Submitted on 5 Jun 2020

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.



Distributed under a Creative Commons Attribution - ShareAlike 4.0 International License

Tâche 111

Identifier les facteurs historiques de vulnérabilité dans la relation sylviculture-biodiversité

21/04/2014

Jean-Luc Dupouey, Rocio Besoain, Sandrine Chauchard, Thomas Feiss, Idaline Laigle, Pierre Montpied, Xavier Rochel

INRA-Université de Lorraine
UMR Ecologie et Ecophysiologie forestière
54280 Champenoux
mail : dupouey@nancy.inra.fr

Thomas Cordonnier

Irstea Grenoble
mail : thomas.cordonnier@irstea.fr

Laurent Bergès

Irstea Nogent-sur-Vernisson
mail : laurent.berges@irstea.fr



SOMMAIRE

- 1 - Quarts en réserve de Lorraine** p1

- 2 - Impacts des occupations anciennes du sol dans le Vercors et les Préalpes du Nord** p12

- 3 - Impact à long terme des exploitations en taillis dans le Vercors** p28

- 4 - Conclusion générale** p37

- 5 - Clef d'identification des usages anciens à partir de la végétation. Liste d'espèces végétales sensibles aux actions sylvicoles et changements d'usages des sols »** p40

1 - Quarts en réserve de Lorraine

1.1 - Objectifs

1.1.1 - présentation du quart en réserve

La règle du « quart en réserve » désigne l'obligation de mise en réserve d'un quart de la surface boisée faite aux forêts communales et d'établissements publics. Elle constituait une mesure de prévoyance dans l'intérêt du pays et des collectivités afin de répondre aux besoins en bois de futaie pour la construction et la marine principalement. C'est pourquoi cette zone mise en réserve, ou dite aussi « mise en futaie », était gérée en futaie régulière ou en mélange taillis-futaie riche en réserve. Cette obligation de mise en réserve était prévue pour les seules forêts de plus de 10 hectares cultivées en feuillus. Les forêts résineuses n'étaient pas concernées. Toute exploitation sans autorisation était soumise à amende. Il y avait délivrance d'autorisation de coupes extraordinaires pour les besoins urgents.

Brève histoire du quart en réserve

Durant la période de déboisement du XVI^{ème} siècle, l'ordonnance royale de 1561 décida de la mise en haute-futaie d'un tiers des surfaces des forêts des communautés et des établissements publics. La mesure étant jugée trop stricte, cette surface passa à un quart en 1573. La mise en haute-futaie contrastait avec le reste de la surface forestière destinée à produire du bois de feu pour répondre aux besoins de la population et de l'industrie.

Cette mesure fut perpétuée par l'ordonnance de 1669. A cette époque, la Lorraine ne faisait pas encore partie du royaume de France. Cependant, au XVIII^{ème} siècle, les Ducs de Lorraine adoptèrent la mesure des quarts en réserve et l'appliquèrent aux boisements du duché.

Le régime forestier de 1827 ne changea pas l'obligation et le statut du quart mais on constata une nette hausse des autorisations de coupes extraordinaires de cette date jusqu'en 1900. A partir du milieu du XIX^{ème} siècle, on voit apparaître sur les plans d'archives une subdivision en coupes des quarts en réserve, alors qu'auparavant, ils étaient représentés en un seul bloc. Cette subdivision est parfois faite par réécriture sur les plans du XVIII^{ème}. Une numérotation particulière, en chiffres romains, est attribuée à ces coupes du quart en réserve, alors que la numérotation des coupes affouagères conserve, en chiffres arabes, l'ancien ordre de passage en coupes (1^{ère}, 2^{ème}...). A partir du XX^{ème} siècle, les quarts pouvaient être exploités librement si l'âge d'exploitation était atteint. La coupe extraordinaire devint alors ordinaire. Les quarts en réserve sont aujourd'hui les témoins préservés d'une période d'exploitation intensive qui s'appliquait alors dans ce que l'on appelait les coupes (ou séries) affouagères, destinées à répondre aux besoins en bois de feu. Ces coupes appelées aussi « coupes ordinaires » se caractérisaient par des révolutions plus courtes, une réserve moins riche et des perturbations plus fréquentes.

1.1.2 - Hypothèses

- L'exportation de bois à des rythmes et niveaux de prélèvements supérieurs dans les séries affouagères a entraîné des pertes de fertilité minérale (cations, acidité, en particulier sur sols acides) et organique (taux de carbone et d'azote), dont la trace est encore visible aujourd'hui malgré l'arrêt de la différenciation entre ces deux traitements.
- Le rythme des perturbations, plus fréquentes en série affouagère, a entraîné une colonisation par des espèces de milieux perturbés, non forestières, nitrophiles et héliophiles, plus fréquentes encore aujourd'hui.

1.2 - Matériel et méthodes

1.2.1 - Echantillonnage

L'échantillonnage est fait par paires de points, le minimum ayant été fixé à 30 paires. Chaque paire comprend un relevé dans le quart en réserve (QR) et un autre dans les coupes affouagères (CA). Pour observer des différences dues uniquement aux activités sylvicoles, la condition d'homogénéité est essentielle au sein de chaque paire de points échantillonnée. Cette exigence se traduit par les critères suivants :

- une même nature géologique : calcaire (keuper, bajocien...), acide (grès, granit, conglomérat), marne ;
- une topographie (exposition, pente) similaire ;
- un peuplement forestier actuellement homogène, soumis à une même sylviculture. Par exemple, dans le cas d'une futaie régulière, stade de développement et densité du peuplement doivent être homogènes.
- un même degré de perturbation (présence de chemins, intensité de la dernière éclaircie).

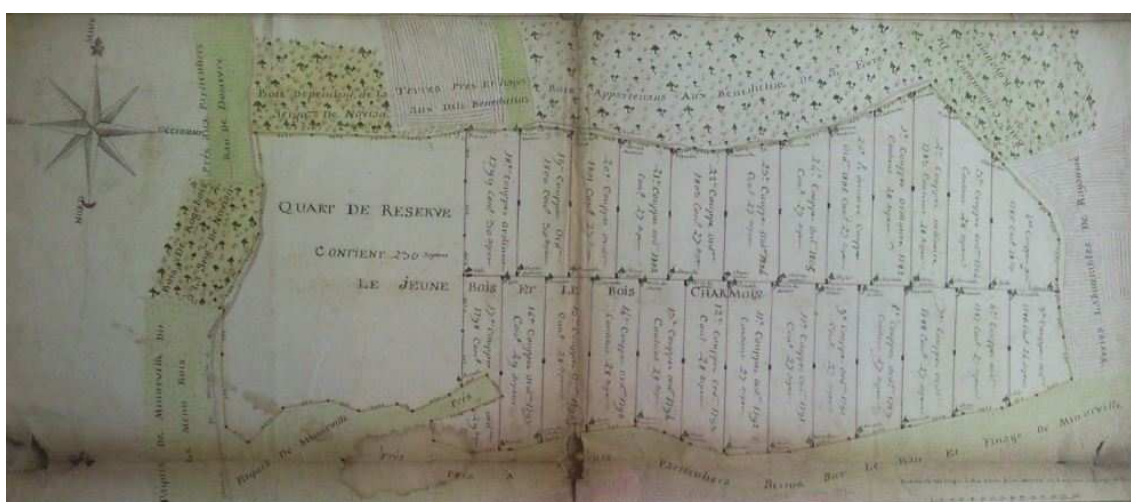
Si les deux premiers critères peuvent être en partie vérifiés sur carte, les deux derniers nécessitent une visite préalable de terrain.

Nous avons dans un premier temps recherché des cartes anciennes de localisation des anciens quarts en réserve dans les Archives départementales.

| Archives Départementales | Répertoires | Nombre de sites trouvés en archives | Nombre de sites retenus avant la phase de terrain |
|---------------------------------------|----------------|-------------------------------------|---|
| 54 | Série B | 84 | 13 |
| 54 | Série 7M | 197 | 118 |
| 54 | E-dépôts | 8 | 2 |
| 54 | Série W | 41 | 14 |
| 88 | Série 2FI et M | 41 | 11 |
| 88 | Série O | 20 | 0 |
| 88 | Série B | 5 | 0 |
| Total (en nombre de documents) | | 396 | 158 |

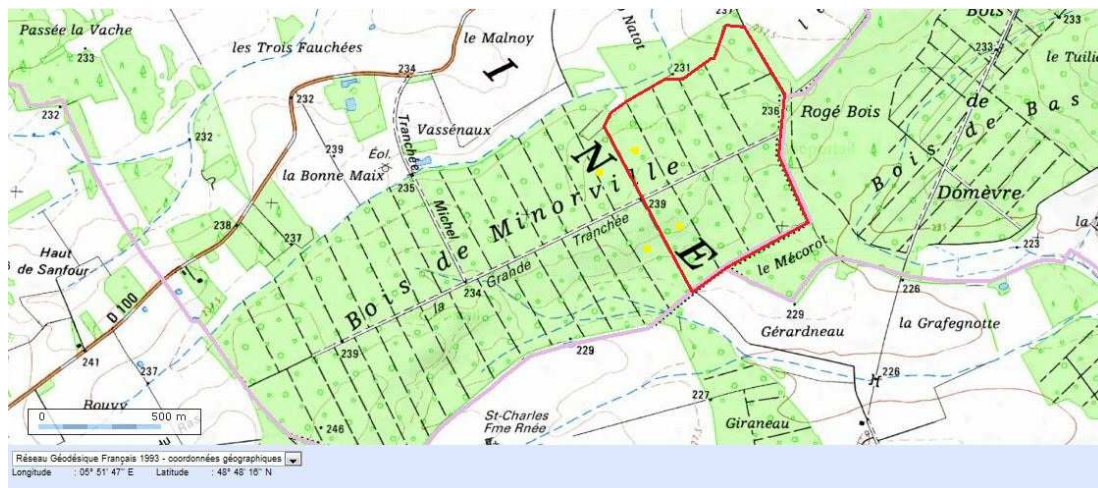
Bilan du travail de recherche et sélection des sites de QR aux archives.

Plus de la moitié des sites potentiels trouvés aux archives sont, par le travail de sélection préalable, éliminés, pour les raisons suivantes : impossibilité de relocaliser précisément la forêt ou le QR concernés, disparition du quart en réserve, trop faible surface forestière, hétérogénéité topographique ou géologique et zone de guerre.



Carte présentant le quart en réserve, les coupes affouagères et la nature des parcelles voisines de la forêt communale Minorville (Archives départementales 54, 1780, cote 7M1180).

Pour chaque site, les limites anciennes du quart en réserve ont été replacées sur la carte IGN (Scan25) actuelle à l'aide des limites des parcelles cadastrales, des limites administratives et du parcellaire forestier actuel qui garde souvent la trace de ces anciennes limites de gestion.



Position du quart en réserve de Minorville sur la carte actuelle. Les points jaunes indiquent des paires de placettes potentielles, d'après la topographie et la desserte forestière actuelle.

Nous avons échantillonné au final 34 couples de points, situés en Meurthe-et-Moselle et dans les Vosges (figure ci-dessous). Une classification effectuée a priori d'après la position géographique des relevés suggère que :

- 11 sites sont situés sur substrat calcaire, en Meurthe-et-Moselle,
- 12 sites sur substrat marneux en Meurthe-et-Moselle,
- 11 sites sur substrat acide, 6 en Meurthe-et-Moselle et 5 dans les Vosges.



Localisation des sites d'étude (paires de placettes) des quarts en réserve en Lorraine

Les placettes ont été installées à 50 m au minimum de la limite entre quart en réserve et coupes affouagères (et de tout écotone important -route, massif forestier...-).

Dans chaque placette, nous avons effectué :

- un relevé dendrométrique des circonférences des arbres dans 2 cercles concentriques : un cercle de 9 m de rayon, dans lequel ont été relevées toutes les tiges de 2,5 cm de diamètre et plus et un cercle de 17,8 m de rayon, soit 1000 m² de surface, où l'on relève toutes les tiges de 22,5 cm de diamètre et plus. Ont été considérés dans les analyses petits bois (PB) les bois de 2,5 (inclus) à 22,5 cm (exclus) de diamètre, bois moyens (BM) les bois de 22,5 cm à 47,5 cm et gros bois et très gros bois (GBTGB) ceux de 47,5 cm de diamètre et plus.
- un relevé floristique sur une placette carrée de 400 m², en 4 strates (arbres, arbustes hauts, bas et strate herbacée), comprenant les plantes vasculaires et mousses terricoles ;
- la description morphologique de l'humus et du sol, dans une mini-fosse de 40 cm de profondeur, complétée à la tarière pédologique jusqu'à arrêt ou 120 cm ;
- un prélèvement dans l'horizon superficiel du sol (A) de 5 cylindres de 8 cm de diamètre et 5 cm de profondeur.

Ont été analysés (à l'INRA-Arras) le pH eau, le pH KCl, le complexe d'échange (Ca, K, Mg, Mn, Fe, H, Na, Al, extraction à la cobaltihexamine), la matière organique (C organique, N total) et le phosphore (méthode Duchaufour, total des extractions acide et basique). Ont été calculés à partir de ces mesures le rapport C/N, l'acidité d'échange, la somme des bases échangeables, la CEC et le rapport S/T. La teneur isotopique en ¹⁵N a été mesurée à l'INRA de Nancy.

1.2.2 - Méthodes d'analyse

Tests des variables continues

Le rôle de l'usage ancien sur toute variable continue (descripteurs dendrométriques, du sol, axes factoriels...) a été testé dans un modèle d'analyse de variance mixte, dans lequel les effets fixes sont la zone géologique (en 3 catégories, « calcaire », « marne » ou « acide »), puis le facteur étudié (en deux classes, ancien quarts en réserve ou ancienne série affouagère), dans cet ordre et le seul effet aléatoire est le site (où sont échantillonnés les deux éléments d'une paire de placettes). Le degré de signification de l'effet de l'ancien usage a été jugé dans un test de type I (donc après prise en compte de l'effet de la zone géologique). Les pourcentages ont été transformés par la fonction arcsin o racine carrée avant analyse.

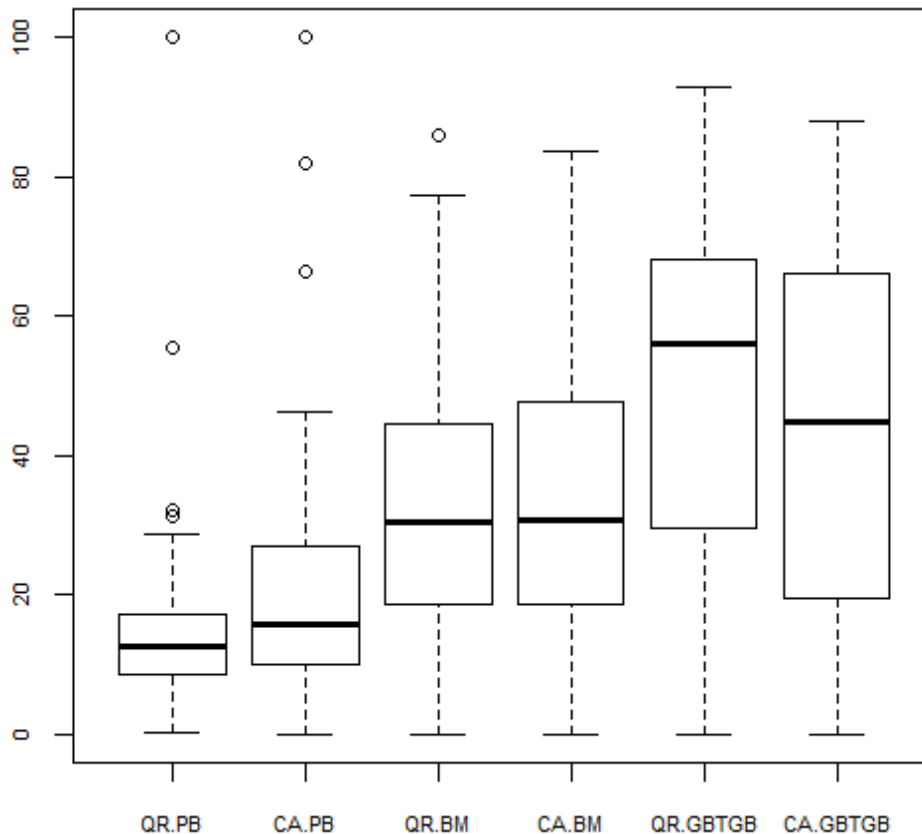
Comparaisons des fréquences de présence des espèces

Les fréquences de présence des espèces ont été comparées, entre ancien quart en réserve et ancienne série affouagère, par un test exact de comparaison de fréquence non conditionnel (fonction exact.test de la librairie Exact v1.4 de R). On a naturellement considéré les sommes marginales des présences et absences des espèces dans chacun des deux types d'usage ancien comme fixées (puisque égales au nombre de relevés total).

1.3 - Résultats

1.3.1 - Peuplements

La surface terrière est plus élevée dans les anciens quarts en réserve, 49,2 m²/ha en médiane contre 43,8 m²/ha dans les anciennes séries affouagères, différence à peine significative (P<0,1). En fait cette différence se manifeste dans deux catégories de diamètre : les petits bois sont plus abondants dans les anciennes séries affouagères (15,8% de la surface terrière de la placette, en médiane, contre 12,5% dans les anciens quarts en réserve), alors que les gros bois sont plus importants dans les anciens quarts en réserve (56,1% de la surface terrière par placette, en valeur médiane, contre 44,9% dans les séries affouagères). La différence est significative au seuil P<0,05 dans les deux cas.



Pourcentage de la surface terrière totale de la placette occupée par les différentes catégories de diamètre (petits bois -PB-, bois moyens -BM- et gros bois/très gros bois -GBTGB-) dans les quarts en réserve (QR) et les séries affouagères (CA).

On ne détecte aucune différence significative de composition en essences du peuplement, en particulier pour les pourcentages de surface terrière du hêtre, des chênes ou du charme. Tout au plus y a-t-il une tendance à une proportion plus élevée de chêne sessile dans les gros et très gros bois des anciens quarts en réserve que dans les mêmes catégories de diamètre en série affouagère.

La richesse en espèces ligneuses inventoriées ne diffère pas non plus entre les deux traitements anciens, ni globalement, ni par zone de substrat géologique (3 espèces par placette en médiane, jusqu'à 12 au maximum).

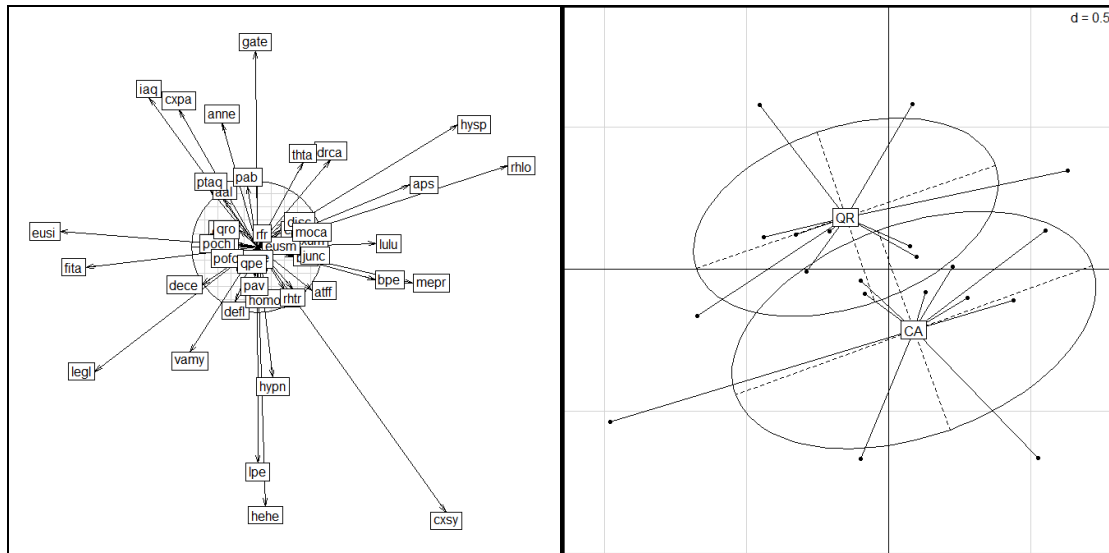
1.3.2 - Flore

On a relevé 10 à 65 taxons par relevé (31 en valeur médiane), 189 au total (167 dans les anciens quarts en réserve, 166 dans les anciennes séries affouagères). Le nombre total de taxons par relevé est un peu supérieur dans les anciennes séries affouagères par rapport aux anciens quarts en réserve : 33,6 dans les séries affouagères et de 32,0 en quart en réserve, en moyenne. Par zone : 48,3 contre 47,5 dans les zones calcaires, 34,6 contre 32,0 en zone marneuse et 17,7 contre 16,6 en zone acide, en valeurs moyennes (53 contre 48 dans les zones calcaires, 33,5 contre 31,5 en zone marneuse et 17 contre 16 en zone acide, en valeurs médianes). La différence n'est significative que dans les végétations sur substrat marneux ($P < 0,05$). Les différences ne sont pas plus accentuées dans l'une ou l'autre des strates verticales relevées, ni parmi les mousses.

Une analyse factorielle de l'ensemble des 68 relevés (en ne conservant que les espèces observées dans au moins 3 relevés) montre la présence de 3 groupes bien différenciés de relevés, selon le type de substrat :

- 8 sites à végétation calcicole (sur substrat calcaire),
- 16 sites à végétation neutrophile (substrat presque toujours marneux),
- 10 sites à végétation acidiphile (sur substrat acide).

Une analyse intra-classe (intra-site) montre un effet significatif de l'usage ancien sur la composition des communautés végétales ($P < 0,001$, sur le second axe de l'AFC intra-classe). Mais cet effet dépend beaucoup du substrat sur lequel on se trouve. On constate rapidement, en inspectant les projections factorielles, ou par analyses de variance, que l'effet est significatif sur les substrats acides, absent sur les substrats marneux et faible sur les substrats calcaires.



Plan factoriel 1-3 de l'analyse factorielle des correspondances intra-site de la composition des communautés végétales dans les 10 paires de relevés de végétation acidiphile. Graphique des espèces à gauche, et des sites à droite. On observe une nette différenciation en fonction des anciens usages.

Sur substrat acide, les espèces qui différencient les anciens quarts en réserve sont *Galeopsis tetrahit* (gate), *Ilex aquifolium* (iaq), *Carex pallescens* (cxpa), *Anemone nemorosa* (anne), secondairement *Pteridium aquilinum* (ptaq), *Picea abies* (pab) et *Abies alba* (aal) alors que *Carex sylvatica* (cxy), *Hedera helix* (hehe), *Lonicera periclymenum* (lpe) et *Hypnum* sp. (le plus souvent *Hypnum cupressiforme* ou *H. jutlandicum*) et secondairement, *Betula pendula* (bpe) et *Melampyrum pratense* (mepr), caractérisent les anciennes coupes de taillis.

Prises individuellement, aucune espèce, à part *Melampyrum pratense* ($P < 0,05$) ne montre de différence significative de fréquence de présence entre les deux anciens usages (tableau ci-dessous) pour l'ensemble des substrats géologiques. On constate dans le tableau ci-dessous qu'il y a plus d'espèces présentant une fréquence plus élevée dans les séries affouagères (19) que l'inverse (8), confirmant la tendance à une richesse spécifique par relevé plus importante dans les séries affouagères. Les espèces plus fréquentes dans les anciens quarts en réserve ont une tendance à être un peu plus souvent sciaphiles, de milieux stables et fermés (*Ilex*, *Fagus*), alors que celles des anciennes séries affouagères sont un peu plus souvent des espèces de milieux ouverts ou perturbés (*Melampyrum*, *Scrophularia*...).

Dans la zone sur sols acides, les espèces les plus différenciées sont *Luzula luzuloides* (7 présences en série affouagère et 3 en quart en réserve, sur 10 relevés dans chaque catégorie), *Picea abies* (1 et 4), *Ilex aquifolium* (1 et 4), *Eurhynchium stockesii* (2 et 5), *Dryopteris carthusiana* (2 et 5) et *Betula pendula* (3 et 0). En zone sur marne, *Populus tremula* est présent dans 4 anciennes séries affouagères sur 16 et aucun des 16 anciens quarts en réserve (différence de fréquence significative au seuil $P < 0,05$).

| Espèce | Fréquence CA (sur 34 relevés) | Fréquence QR (sur 34 relevés) | Différence |
|-----------------------------------|--|--|-------------------|
| <i>Stellaria holostea</i> | 6 | 1 | 5 |
| <i>Scrophularia nodosa</i> | 8 | 3 | 5 |
| <i>Dryopteris carthusiana</i> | 6 | 11 | -5 |
| <i>Carex sylvatica</i> | 22 | 17 | 5 |
| <i>Brachytecium rutabulum</i> | 9 | 4 | 5 |
| <i>Polygonatum multiflorum</i> | 11 | 7 | 4 |
| <i>Melampyrum pratense</i> | 4 | 0 | 4 |
| <i>Luzula luzuloides</i> | 8 | 4 | 4 |
| <i>Fagus sylvatica</i> | 29 | 33 | -4 |
| <i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> | 15 | 12 | 3 |
| <i>Quercus petraea</i> | 23 | 26 | -3 |
| <i>Populus tremula</i> | 4 | 1 | 3 |
| <i>Poa chaixii</i> | 10 | 7 | 3 |
| <i>Picea abies</i> | 1 | 4 | -3 |
| <i>Orchis mascula</i> | 3 | 0 | 3 |
| <i>Ilex aquifolium</i> | 1 | 4 | -3 |
| <i>Holcus mollis</i> | 3 | 0 | 3 |
| <i>Heracleum sphondylium</i> | 7 | 4 | 3 |
| <i>Helleborus foetidus</i> | 2 | 5 | -3 |
| <i>Glechoma hederacea</i> | 3 | 0 | 3 |
| <i>Fragaria vesca</i> | 12 | 9 | 3 |
| <i>Euonymus europaeus</i> | 4 | 7 | -3 |
| <i>Dryopteris filix-mas</i> | 10 | 7 | 3 |
| <i>Dicranella heteromala</i> | 8 | 5 | 3 |
| <i>Deschampsia cespitosa</i> | 17 | 14 | 3 |
| <i>Crataegus monogyna</i> | 11 | 14 | -3 |
| <i>Circaea lutetiana</i> | 9 | 6 | 3 |

Nombre de relevés où les espèces sont présentes dans les anciennes coupes affouagères et les anciens quarts en réserve (seules les taxons présentant une différence de 3 relevés ou plus sont indiquées).

1.3.3 - Sols

Les sols se regroupent en 3 classes, selon leur composition chimique (deux paires de relevés sont classées différemment par les analyses du cortège floristique et de la chimie des sols) :

- 9 sites à sols calcaires,
- 14 sites à sols marneux,
- 11 sites à sols acides.

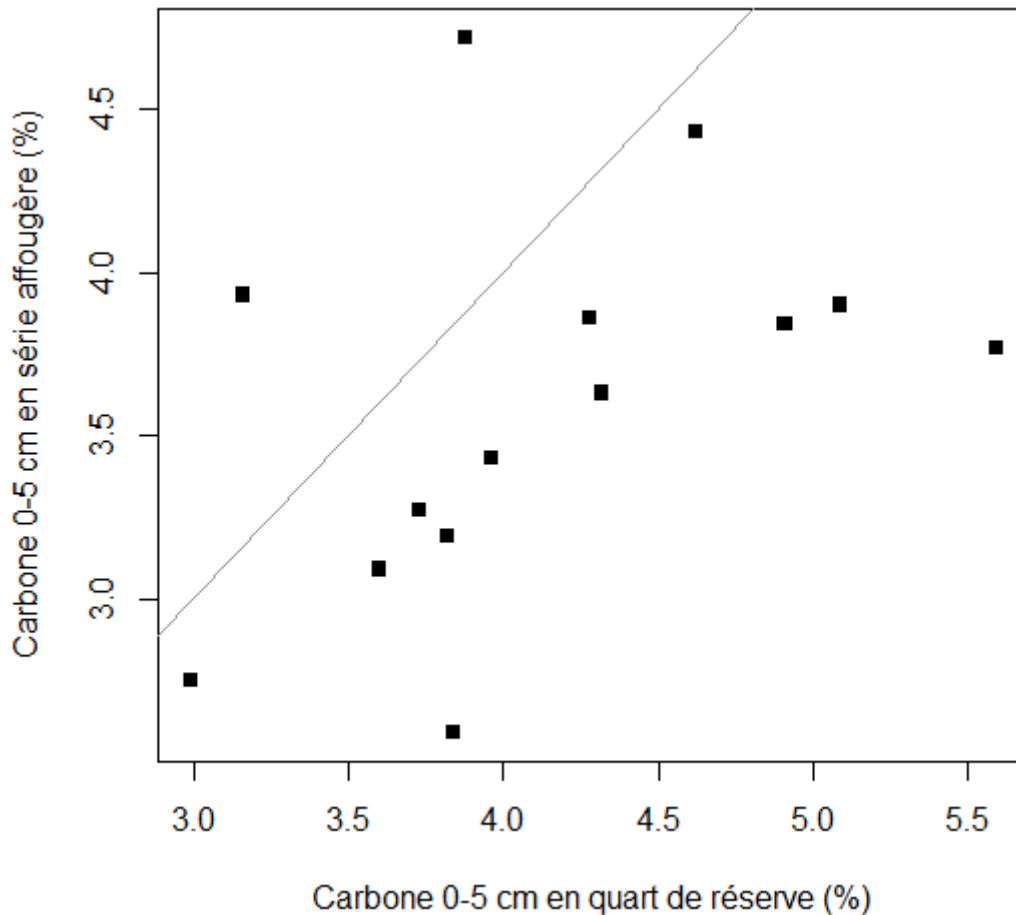
Une analyse variable par variable montre que, pour l'ensemble des sites étudiés, les taux de carbone et d'azote, les cations échangeables et la CEC présentent des valeurs plus élevées en quart en réserve. Mais seul le taux de potassium montre une différence significative ($P < 0,05$, $n=68$ placettes) entre série affouagère et quart en réserve, dans un modèle mixte intégrant les effets du traitement (effet fixe), de la zone géologique (calcaire, marneuse ou acide, effet fixe) et du site (effet aléatoire) : 0,524 cmol+/kg en quart en réserve, 0,457 cmol+/kg en série affouagère, en moyenne.

| Variable | Quart en réserve (n=34) | Série affouagère (n=34) |
|---|-------------------------|-------------------------|
| pH eau | 4,90 | 4,88 |
| pH KCl | 3,91 | 3,91 |
| C (g/kg) | 44,7 | 39,2 |
| N (g/kg) | 2,86 | 2,51 |
| C/N | 15,4 | 15,3 |
| Phosphore (P ₂ O ₅) (g/kg) | 0,126 | 0,132 |
| Ca (cmol+/kg) | 6,52 | 5,73 |
| Mg (cmol+/kg) | 1,21 | 1,25 |
| K (cmol+/kg) | 0,524 | 0,457 |
| Mn (cmol+/kg) | 0,222 | 0,184 |
| Na (cmol+/kg) | 0,046 | 0,038 |
| Fe (cmol+/kg) | 0,011 | 0,009 |
| Al (cmol+/kg) | 1,87 | 1,79 |
| Protons (cmol+/kg) | 0,306 | 0,296 |
| Cations basiques (cmol+/kg) | 6,52 | 5,73 |
| Ae (cmol+/kg) | 2,40 | 2,31 |
| CEC (cmol+/kg) | 10,1 | 8,7 |
| S/T (%) | 70,3 | 71,4 |
| δ ¹⁵ N (‰) | -6,67 | -6,89 |

Valeurs médianes des variables sol en fonction du traitement.

En analyse multivariable, une ACP intra-classe (intra-paires) de l'ensemble des variables précédentes (en écartant les variables trop corrélées entre elles, pour ne garder que pH KCL, C, N, C/N, P, Ca, Mg, K, Na, Mn, Fe, Al, H, δ¹⁵N) montre un effet faible mais significatif de l'usage ancien sur l'axe 1 (P<0,05, n=68 placettes). Ce sont surtout les taux plus élevés de carbone, azote et, dans une moindre mesure, sodium, fer et protons qui sont à l'origine de cette différenciation des quarts en réserve sur cette composante principale.

Mais une analyse séparée par type de substrat géologique montre que sur les sols marneux, et uniquement sur ceux-ci, des différences plus fortes de teneurs en carbone et azote apparaissent entre quart en réserve et série affouagère, qui sont significatives (P<0,05).



Taux de carbone du sol dans les séries affouagères en fonction du taux de carbone du sol dans le quart en réserve. La droite indique l'égalité. On constate une nette diminution du taux de carbone dans les séries affouagères.

Les valeurs moyennes des taux de carbone et d'azote sont, respectivement, de 41,3 g/kg en quart en réserve et de 36,0 g/kg en série affouagère, et 2,72 g/kg en quart en réserve et 2,43 g/kg en série affouagère (en valeurs médianes : 39,2 g/kg en quart en réserve et 37,0 g/kg en série affouagère, et 2,65 g/kg en quart en réserve et 2,49 g/kg en série affouagère). Les baisses médianes, dans les 14 paires observées sur substrat marneux, du taux de carbone et du taux d'azote du sol dans la série affouagère sont toutes les deux de 14%, en valeur relative par rapport à la valeur mesurée dans le quart en réserve, atteignant au maximum une perte de 33% pour le carbone et 28% pour l'azote.

On observe aussi une valeur de concentration en Na significativement plus faible dans la série affouagère, 0,036 cmol+/kg contre 0,043 cmol+/kg dans le quart en réserve.

La CEC est reliée au taux de carbone du sol ($r=0,77$ dans l'ensemble de l'échantillon, et $r=0,52$ dans les seuls sols sur marnes). On observe, dans les sols marneux, une CEC plus faible dans la série affouagère que dans le quart en réserve, de manière faiblement significative ($P<0,1$). La perte est de 10% en médiane des valeurs relatives de la série affouagère par rapport au quart en réserve.

Les types d'humus relevés sur le terrain ne diffèrent pas entre les deux usages anciens. Mais les observations des épaisseurs et recouvrements des couches qui composent l'humus (O_l, O_f, O_h) montrent une tendance à une accumulation de matière organique dans l'humus un peu plus forte dans les quarts en réserve que dans les séries affouagères. Le pourcentage recouvrement du sol par les couches O_{ln}, O_{lv} et, dans une moindre mesure, O_f, y est plus important. Ces différences, étudiées variable par variable, ne sont significatives que pour le pourcentage de recouvrement de la couche O_{ln} ($P<0,01$). La différence reste faible, puisque ce pourcentage moyen de recouvrement d'O_{ln} est de 77% en quart en réserve et 71% en série affouagère. Par contre, étudiées conjointement au sein d'une ACP intra-classe, elles différencient très significativement les deux types d'usage ancien ($P<0,001$, sur le second axe d'ACP).

1.4 - Discussion-conclusion

Les résultats de cette première étude montrent globalement des effets visibles mais faibles de l'ancien usage, quart en réserve ou série affouagère, sur la plupart des descripteurs étudiés : par rapport aux séries affouagères, les quarts en réserve présentent des peuplements avec un peu plus de gros bois et très gros bois, et moins de petits bois ; ils ont une flore très légèrement moins riche en espèces au niveau du site (diversité α) ; la composition des communautés végétales diffère, avec une tendance à la présence d'espèces de milieux fermés et stables ; les sols sont plus riches en matière organique (carbone, azote).

Ces résultats sont en partie cohérents avec les hypothèses que l'on pouvait faire au départ sur l'impact présumé de l'exploitation du bois de chauffage dans les séries affouagères :

- la baisse nette du taux de matière organique observée dans les zones sur marnes, et les légères différences de recouvrement des couches OI peuvent s'expliquer par (1) des exportations supposées de matière ligneuse plus importante dans les anciennes séries affouagères et (2) une fréquence et une intensité plus élevée des coupes dans cet ancien usage, provoquant de fréquentes et rapides minéralisations de la matière organique.
- pour les mêmes raisons, fréquence et intensité des coupes, on peut expliquer la présence d'une flore de milieux plus perturbés dans les anciennes séries affouagères.
- la proportion plus importante de gros bois enfin est le reflet exact, l'objectif même du quart en réserve : conserver des gros bois pour les usages « nobles ».

Mais cette cohérence n'est que partielle. La plupart de ces différences sont faibles voire très faibles. Seul le taux de matière organique montre un écart important, de 14% de perte dans les anciennes séries affouagères en moyenne, et sur substrat marneux seulement. Certaines différences qui étaient attendues n'ont pas du tout été observées : pas d'augmentation de l'acidité, pas de pertes de cations, pas de baisse du taux de saturation, pas d'augmentation du rapport C/N dans les anciennes séries affouagères par rapport aux anciens quarts en réserve ; pas de bio-indication par la végétation des mêmes phénomènes ; pas d'importance plus grande du hêtre, ou du chêne sessile par rapport au chêne pédonculé, dans les anciens quarts en réserve. De plus, les différences observées ne le sont souvent que dans une seule zone géologique, et pas dans les deux autres (différences de matière organique sur les seuls substrats marneux, différences de communautés végétales sur les seuls substrats acides), sans qu'il soit aisé d'expliquer ces différences géographiques (ou géologiques).

Faut-il pour autant en déduire que l'impact des coupes affouagères, répétées à rythme souvent de plus en plus rapproché, et durant de longues périodes, n'a eu qu'un impact à long terme limité sur les écosystèmes forestiers, ou du moins leurs peuplements, sols et végétation ? Ce serait imprudent à ce stade car :

- nous n'avons pas de contrôle de ce qu'ont réellement été les niveaux de prélèvement de bois dans les deux modalités anciennes que nous avons étudiées : les quarts en réserve étaient-ils réellement respectés ? Quelle était la fréquence des coupes dites extraordinaires qui s'y pratiquaient ? Des études historiques plus précises sont en cours pour essayer de quantifier ces prélèvements.
- les dates d'arrêt de cette différenciation, et encore plus de début, sont mal connues. On ne parle pas ici des dates des arrêtés, codes ou lois se rapportant à la sylviculture, mais des dates réelles de mise en place ou d'arrêt de ces pratiques sylvicoles dans les forêts étudiées. Cependant, la date de fin ne peut pas être très ancienne, étant située au cours du XX^e siècle ou tout au plus à la fin du XIX^e. Donc, si impact écologique de la création du quart en réserve il y eu, puis effacement de cet impact comme nous le constatons ici, cet effacement a été rapide, d'une durée de l'ordre de moins d'un siècle.
- la faiblesse des différences observée ici pourrait traduire l'existence de périodes antérieures à la mise en place des quarts en réserve au cours desquelles les effets des prélèvements de

bois ont été massifs et généralisés, entraînant des changements écologiques aujourd'hui partout perçus, et que la mise en place des quarts en réserve n'a en rien effacés.

Dans l'idéal, les études historiques futures visant à caractériser l'impact à long terme des prélèvements de bois devraient respecter les cinq contraintes suivantes :

- 1 - localisation spatiale précise des zones ayant subi des traitements différentiels ;
- 2 - adjacence des traitements différentiels étudiés, afin de limiter l'effet d'autres facteurs de variation ;
- 3 - répétitions indépendantes du phénomène en nombre suffisant ;
- 4 - connaissance des niveaux de prélèvements ou, au moins, assurance que ces niveaux ont été significativement différents.
- 5 - caractérisation relativement précise de la date de fin de la différenciation des pratiques.

Notre étude respectait les trois premiers points, ce qui en fait déjà une étude très précieuse dans le domaine de l'écologie historique. Mais elle ne respectait pas le quatrième. En cas de différence observée importante, cela n'aurait pas été gênant. En cas de différence faible, telle qu'observée ici, cela rend le résultat non concluant.

La perte de carbone observée sur substrats marneux suggère tout de même un des effets à long terme que l'on peut attendre des prélèvements de bois énergie. On retrouve là une problématique bien connue dans les sols agricoles. Les sols forestiers ont des niveaux de matière organique bien supérieurs aux sols agricoles actuels. Mais ils ont probablement la « capacité » de perdre à long terme une part significative de cette fertilité organique, sous l'effet des coupes et exportations répétées.

Il reste à comprendre pourquoi cette perte n'est observée qu'en sol développé sur marne, et non sur substrat calcaire ou acide. L'absence d'effet en sol calcaire est peut-être liée à leur richesse en matière organique (8,0% de carbone) nettement plus élevée que dans les sols sur substrat marneux (3,9% de carbone) ou acide (4,6% de carbone). Il se pourrait aussi que les quarts en réserve aient été plus ou moins bien respectés selon les zones géographiques (et donc les substrats) en Lorraine. Il serait aussi intéressant d'étudier jusqu'à quelle profondeur cette perte est observée.

Dans un premier temps, nous allons étendre l'échantillon sur marnes de 14 paires actuellement à 30 paires, afin de conforter la réalité de ce phénomène.

2 - Impacts des occupations anciennes du sol dans le Vercors et les Préalpes du Nord

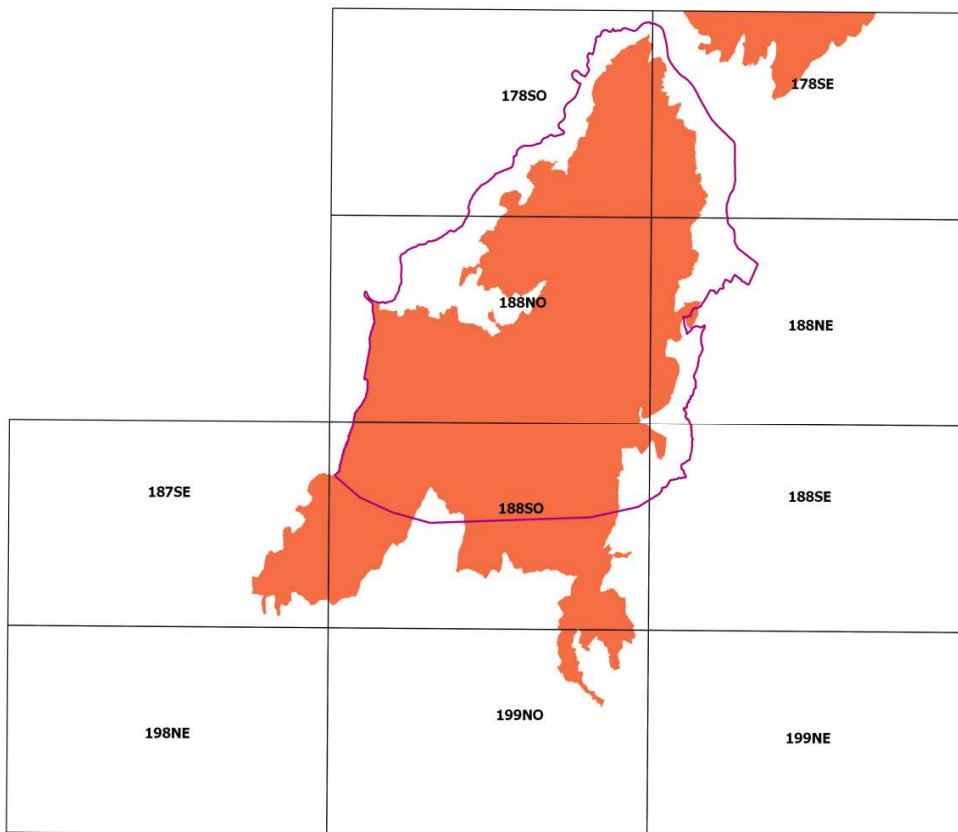
2.1 - Objectifs

On s'intéresse ici à l'impact des anciens usages du sol sur la végétation herbacée forestière actuelle. Ces impacts ont été très largement étudiés dans les plaines d'Europe ou d'Amérique du Nord, mais quasiment pas ni dans les grands massifs montagneux (alpins ou pyrénéens), ni en région méditerranéenne. Les questions étaient donc :

- quelle a été l'ampleur de la recolonisation forestière dans la région d'étude ?
- cette recolonisation d'anciennes terres agricoles, d'usages variés (terres de labour, prairies de fauche ou pâtures), laisse-t-elle un impact visible dans la flore des forêts actuelles ?

S'ajoutait à ces questions un enjeu méthodologique : au lieu de se baser sur un échantillonnage *ad hoc* de relevés, effectués pour répondre spécifiquement à cette question, nous avons utilisé une base de relevés existante, celle du Conservatoire Botanique Régional Alpin (CBNA) et étudié au travers de cette base les impacts des usages anciens du sol. Ce type d'approche *in silico* n'avait pas encore été employé pour la caractérisation de l'impact des changements d'usage sur la végétation herbacée forestière.

2.2 - Méthodologie



Zone d'étude

La zone d'étude de l'impact des changements d'occupation ancienne sur la flore correspond à la sylvoécocorégion IGN des Préalpes du Nord (H10), délimitée ici en orange. Cette sylvoécocorégion occupe la plus grande partie de la zone des Quatre-Montagnes, dans laquelle s'est déroulée la partie Vercors du projet ANR Forgeco, et qui est ici délimitée en violet. Les 10 feuilles de la carte d'Etat-Major qui ont été digitalisées sont indiquées par leur numéro.

Les feuilles suivantes des minutes au 1:40 000 couleur de la carte d'Etat-Major ont été vectorisées et géoréférencées :

| Feuille | Date des levés | Nombre de points de géoréférencement | Erreur quadratique moyenne de la carte d'origine (m) | Erreur quadratique moyenne après géoréférencement (m) |
|---------|----------------|--------------------------------------|--|---|
| 178SO | 1843 | 1867 | 52,2 | 29,4 |
| 178SE | 1843 | 2362 | 49,6 | 27,2 |
| 187SE | 1843 | 3023 | 45,3 | 24,5 |
| 188NO | 1853 | 3914 | 50,1 | 26,5 |
| 188NE | 1853 | 1638 | 44,3 | 30,6 |
| 188SO | 1853 | 3686 | 54,1 | 28,0 |
| 188SE | 1853 | 3271 | 45,5 | 23,3 |
| 198NE | 1845 et 1856 | 3216 | 68,6 | 27,4 |
| 199NO | 1858 | 2811 | 45,7 | 23,3 |
| 199NE | 1857 et 1858 | 2803 | 40,1 | 20,3 |

La méthode est présentée en détail dans : Favre C., Granier E., Cosserat-Mangeot R., Bachacou J., Dupouey J.L., 2013, Digitalisation des cartes anciennes. Manuel pour la vectorisation et le géoréférencement des minutes 1:40 000 de la carte d'Etat-Major. v12.4, INRA, 51 p.

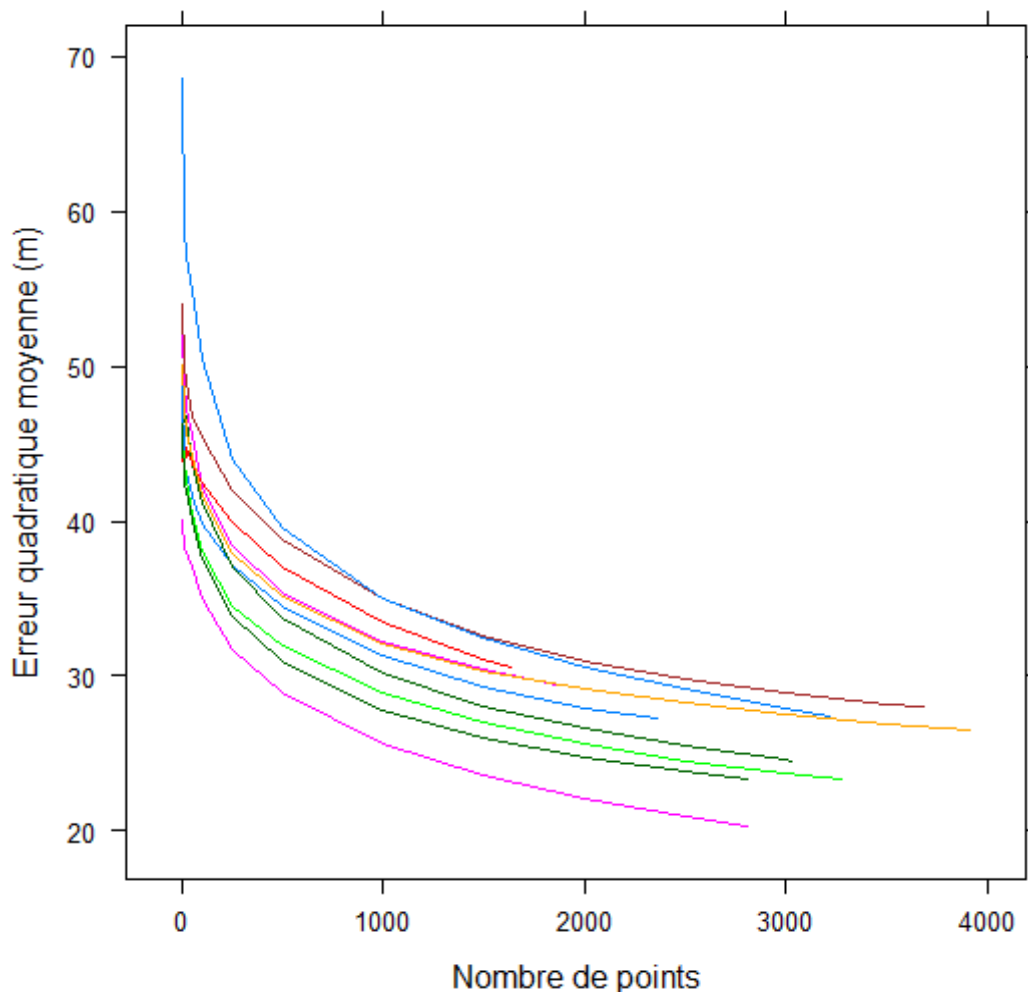
Ce manuel, mis au point en grande partie lors du projet Forgeco, est aujourd'hui très largement diffusé pour la numérisation des cartes anciennes en général.



Extrait de la feuille de Vizille des minutes 1:40 000 de la carte d'Etat-Major

Précision des cartes

La figure ci-dessous montre l'évolution de l'erreur (quadratique moyenne) de positionnement en fonction du nombre de points de géoréférencement utilisés. On passe de 50,6 m d'erreur quadratique moyenne dans la carte d'origine à moins de 30 m après géoréférencement, pour la plupart des feuilles (ou de 38,3 m en erreur médiane initiale, à moins de 20 m après géoréférencement).



Relevés floristiques

Dans la zone d'étude floristique (la partie des Préalpes du Nord couverte par notre carte ancienne), le CBNA a fourni 5226 relevés localisés dans les forêts actuelles, après croisement avec la couche cartographique des forêts de l'IGN/IFN. Nous avons sélectionné parmi ces relevés les 4728 relevés ayant au moins 5 espèces. Par prudence, nous avons éliminé tous les relevés ne contenant aucune espèce d'arbre, ce qui nous a laissé 3808 relevés. Cette absence complète d'essences forestières dans de nombreux relevés forestiers (près de 20%) est étonnante et mériterait des investigations supplémentaires.

Ces relevés contenaient 1359 taxons. Mais seuls 890 taxons ont été observés dans 5 relevés ou plus, et 714 dans 10 relevés ou plus.

Nous avons croisé la couche de localisation de ces relevés avec la carte des occupations anciennes précédente, et attribué à chaque point son usage 1850.

Les 3808 relevés se répartissent à 33,9% en forêt récente et 66,1% en forêt ancienne. Parmi ceux effectués en forêt récente, 139 étaient d'anciennes prairies de fauche, 450 d'anciennes terres (de labour) et 585 d'anciennes pâtures. 115 autres relevés appartiennent à diverses catégories d'occupation ancienne non forestière, la majorité (90) étant situés dans des zones de falaises, éboulis ou autres zones rocheuses.

Parmi les 450 anciennes terres, 29 relevés sont situés au-dessus de 1400 m et probablement attribués par erreur à d'anciennes terres (voir ci-après). Ils ont été retirés des analyses des cortèges floristiques.

Analyses : recherche des espèces liées aux occupations anciennes du sol

Nous avons recherché les espèces liées aux occupations anciennes à l'aide du modèle logistique suivant :

$$\text{logit}(p_i) = \text{Log} [p_i/(1-p_i)] = a_0 + a_1 \cdot \text{occupation ancienne} + a_2 \cdot \text{altitude} + a_3 \cdot \text{altitude}^2 + a_4 \cdot \text{sinus}(\text{exposition}) + a_5 \cdot \text{sinus}(\text{exposition})^2 + e_i$$

L'altitude et l'exposition en chaque point relevé ont été calculés à partir du MNT de la France au pas de 50 m de l'IGN. L'exposition a été prise en compte dans le modèle en construisant une variable prenant ses valeurs entre -1 (sud) et 1 (nord), égale au sinus de l'orientation de la pente calculée en chaque point.

L'occupation ancienne a toujours été introduite comme un facteur à deux classes. Nous avons testé successivement : les forêts anciennes contre les forêts récentes (regroupant tous les types d'occupation non forestière en 1850), les forêts récentes sur anciennes cultures contre les forêts récentes sur anciennes prairies de fauche, les forêts récentes sur anciennes cultures contre les forêts récentes sur anciennes pâtures.

Dans chacun des trois cas, la significativité de l'effet a été testée en comparant le modèle avec l'altitude et l'exposition seuls, contre le modèle avec altitude, exposition et effet de l'occupation ancienne, par un test F de réduction de l'erreur résiduelle dans le cas de modèles emboîtés.

Les autres types d'analyses utilisées sont présentés lors de leur utilisation.

2.3 - Résultats

2.3.1 - Les changements d'occupation du sol forestier dans le Vercors (massif des Quatre-Montagnes)

Caractéristiques générales

Le taux de boisement actuel du territoire d'étude est de 64,9%. Il était de 49,2% en 1850.

Le pourcentage de forêts anciennes dans les forêts actuelles est de 71,4% (et donc de 28,6% pour les forêts récentes). Le déboisement des forêts de 1850 a été de 5,8%. La carte

La propriété forestière actuelle est 55,4% privée, 31,7% communale et 12,9% domaniale. Comme on le constate très généralement, la forêt privée recèle seulement 63,3% de forêts anciennes, la forêt communale 79,3% et la forêt domaniale 87,3%. La progression forestière depuis 150 ans s'est donc majoritairement faite sur les terrains privés (71,3% des forêts récentes). Malgré un taux plus élevé de forêts anciennes dans son territoire que dans les autres types de propriété, l'état ne détient que 15,8% seulement des forêts anciennes.

Dans les forêts récentes, 9,3% proviennent d'anciennes prairies de fauche, 28,8% d'anciennes pâtures, 56,0% d'anciennes cultures et 5,9% de diverses autres occupations du sol.

| | Vercors | Centre | Lorraine |
|--|---------|-------------|----------|
| Taux de couvert forestier XIX ^e | 49 % | 16 % | 31 % |
| Taux de couvert forestier actuel | 65 % | 21 % | 38 % |
| Proportion de forêt ancienne dans les forêts actuelles | 71 % | 60 % | 75 % |
| Proportion de forêt ancienne en forêt domaniale | 87 % | non calculé | 90 % |
| Proportion de forêt ancienne en forêt communale | 79 % | non calculé | 88 % |
| Proportion de forêt ancienne en forêt privée | 63 % | non calculé | 49 % |

Répartition géographique, par classes d'altitude et d'exposition

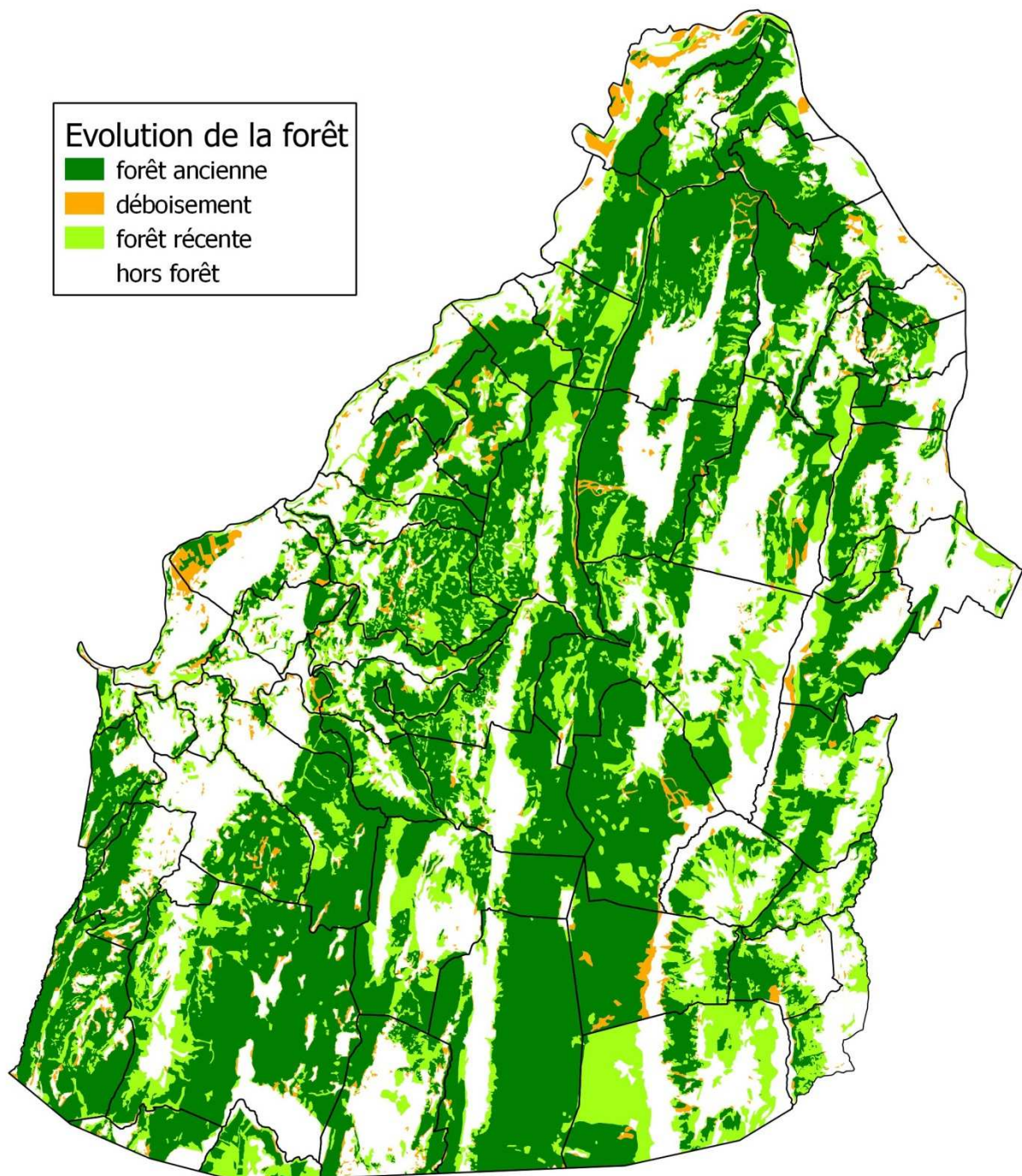
L'examen de la carte des changements de localisation des masses forestière, ci-dessous, montre que les déboisements ont eu lieu principalement dans les zones urbaines, dans les fonds de vallées de la périphérie du massif. Partout ailleurs, c'est la progression forestière qui domine. Celle-ci se fait

souvent de façon centripète, de l'extérieur vers l'intérieur de chaque commune, encerclant le village, central, dans une ceinture forestière de plus en plus rapprochée. C'est typiquement le cas à Bouvante, au sud-ouest de la zone, à Château-Bernard ou encore à Rencurel.

La limite tranchée entre la forêt récente de Gresse-en-Vercors d'un côté (développée sur d'anciens pâturage d'altitude), et les forêts anciennes de Saint-Andéol et de Saint-Agnan-en-Vercors d'autre part, bien visible au sud-est de la carte, suggère deux interprétations :

- soit cette commune possédait effectivement, au moment de la réalisation de la carte d'Etat-Major, des espaces de pacages ouverts en altitude d'assez grande étendue ;
- soit il s'agit d'un problème d'interprétation différente par les cartographes du même type de formation ouverte d'altitude, notée par certains comme un espace forestier et par d'autres comme un espace de pâturage.

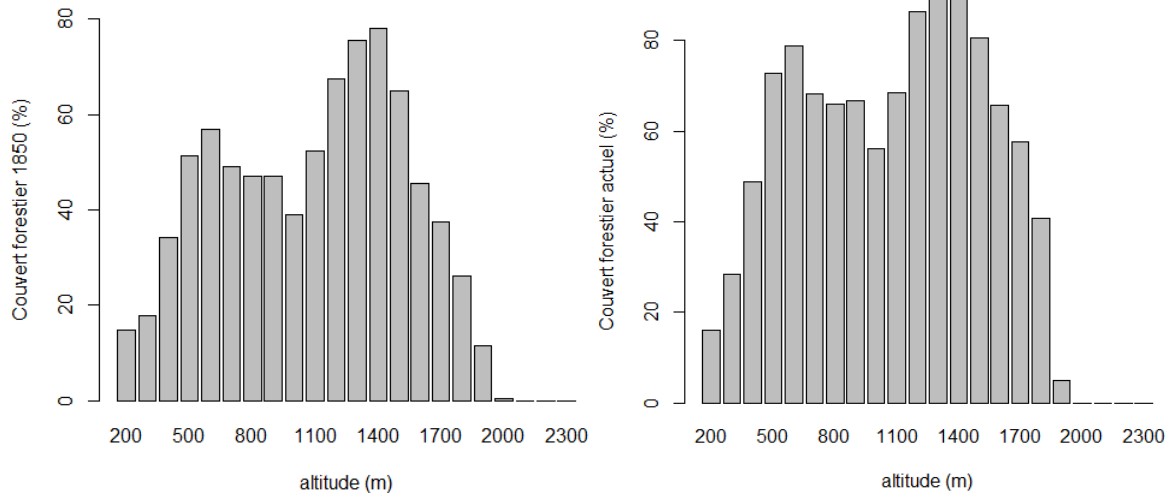
La carte montre aussi que la progression forestière s'est majoritairement faite par accréation des forêts récentes aux forêts anciennes, et non par nucléation, de façon non connectée aux massifs existants.



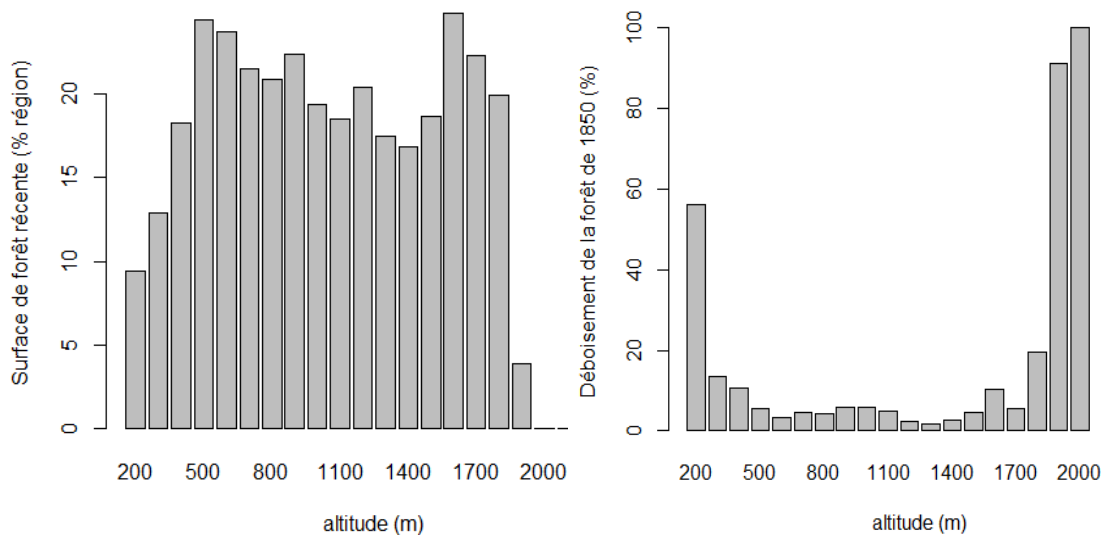
Carte des forêts anciennes et récentes de la zone d'étude

Le taux de couvert forestier actuel dans la zone présente deux pics, à 600 m et 1300/1400 m. La forêt s'arrête à 1940 m (selon la cartographie de l'Inventaire forestier national).

Le déboisement des forêts de 1850, de faible ampleur globale, s'est concentré aux basses et hautes altitudes (figure ci-dessous), ce qui était peu prévisible. On pense plutôt en général que la limite supérieure des forêts suit actuellement une dynamique de remontée, ce qui n'est pas le cas dans notre zone d'étude. L'altitude médiane des forêts a baissé de 20 m entre les deux dates (1144 m à 1124 m). Le maximum a baissé de 2020 m à 1937 m. Mais cette variation est faible en ampleur. Le quantile 90% de la distribution des altitudes n'a pas varié. Des différences méthodologiques entre hier et aujourd'hui concernant la définition de la forêt peuvent aisément expliquer ces variations d'altitude extrême.

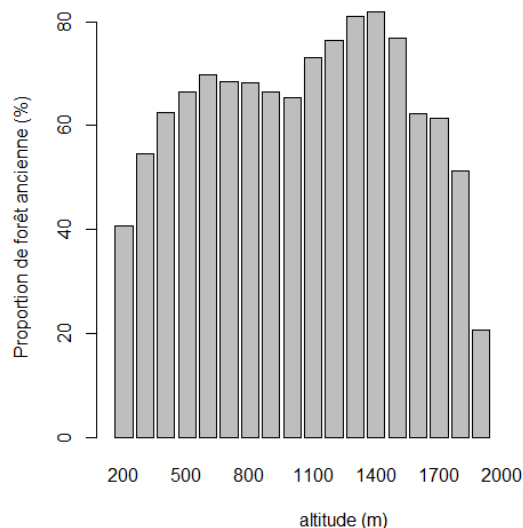


Taux de couvert forestier par classe d'altitude, en 1850 (à gauche) et actuellement (à droite).



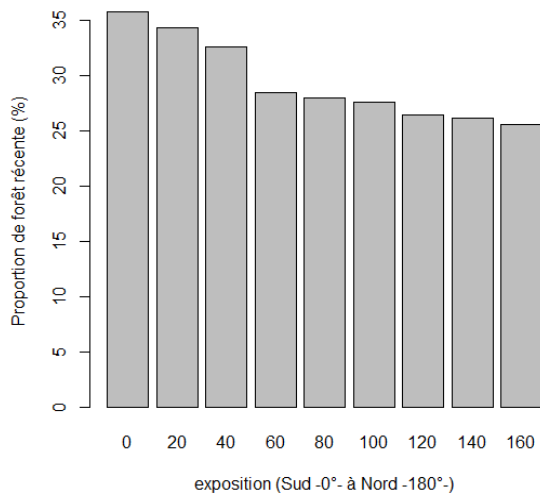
Couvert de forêts récentes (en proportion du territoire total dans chaque classe d'altitude), à droite, et taux de déboisement des forêts entre 1850 et aujourd'hui, à gauche.

La proportion de forêt ancienne suit les mêmes tendances (figure ci-après).



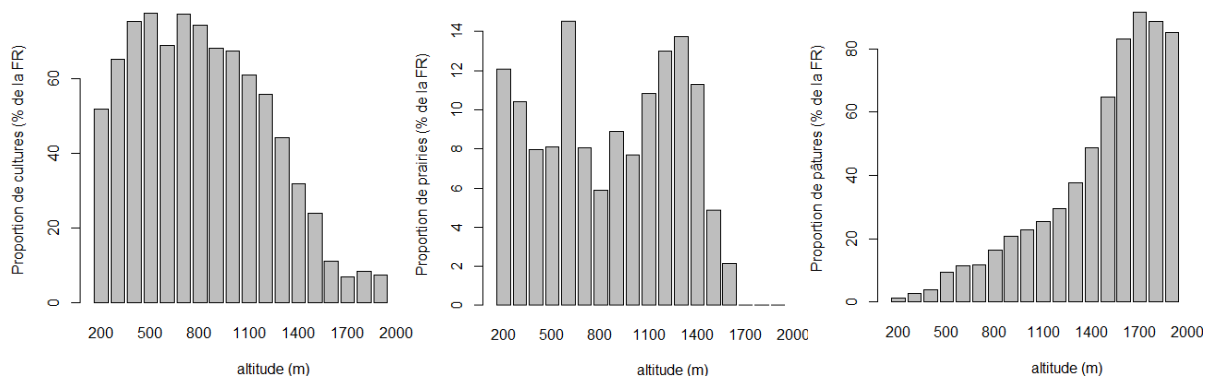
Pourcentage de forêt ancienne dans les forêts actuelles.

On constate une progression plus importante de la forêt dans les expositions Sud, indiquant que les zones d'abandon agricole se concentrent dans ces expositions.



Proportion de forêt récente dans les forêts actuelles, par classe d'exposition.

Un point important est la distribution asymétrique des anciens usages, dans les forêts récentes actuelles, en fonction de l'altitude : les anciennes cultures sont très nettement en basse altitude, et les anciennes pâtures aux altitudes plus élevées, comme on pouvait s'y attendre en raison de leur répartition initiale.



Proportion de cultures, prairies de fauche et pâtures dans les forêts récentes.

On constate ci-dessus la présence en altitude de zones indiquées comme cultures. Une analyse plus fine et un retour aux cartes d'Etat-Major montre que, au-dessus de 1400 m, ces cultures sont en fait des erreurs de saisie de la carte ou, plus souvent encore, liées à un problème récurrent d'interprétation des figurés de la carte. En effet, celle-ci indique souvent dans les hautes montagnes françaises des zones non coloriées (donc de la couleur du papier en fond de carte), comme elle le fait pour les zones de culture de basse altitude (figure ci-dessous). Il y a donc régulièrement confusion entre ces deux usages. Ces zones ne représentent cependant que de petites surfaces (2% de l'ensemble du territoire, en première approximation). Elles pourront être corrigées par la suite, ce qui demande cependant un travail coûteux en temps. Ces erreurs n'impactent pas le croisement qui est fait dans le chapitre suivant avec les bases de données floristiques car, les surfaces de forêts récentes sur anciennes cultures au-dessus de 1400 m étant petites, elles ont peu de chance de contenir des relevés floristiques. De fait, sur les 450 relevés situés dans les forêts récentes sur d'anciennes cultures de la base du CBNA, 29 sont situés au-dessus de 1400 m, dont 14 seulement au-dessus de 1500 m. De plus, cette erreur ne joue pas de rôle dans l'identification des espèces de forêts anciennes ou récentes, tant qu'on ne s'intéresse pas aux divers types d'usage ancien dans les forêts récentes.



Exemple de problème d'interprétation de la carte d'Etat-Major. Au sud du col de l'Arc (Villard-de-Lans), entre deux zones de pâturages (taches bleues sur fond de carte), une zone rocheuse est représentée sans couleurs, comme le sont aussi les cultures de plus basse altitude.

2.3.2 - Impacts des changements d'occupation du sol sur la végétation herbacée

Distribution des espèces

Les changements précédents ont eu un impact important sur la végétation. L'analyse de la présence/absence de chacun des 1359 taxons observés dans les 3808 relevés de la zone en fonction de l'ancienneté a permis d'identifier une première liste de 505 espèces montrant une préférence significative pour les forêts anciennes ou récentes. Il apparaît immédiatement que le nombre d'espèces de forêts récentes est beaucoup plus élevé que le nombre d'espèces de forêt ancienne, 3 fois plus avant correction des effets altitude et exposition.

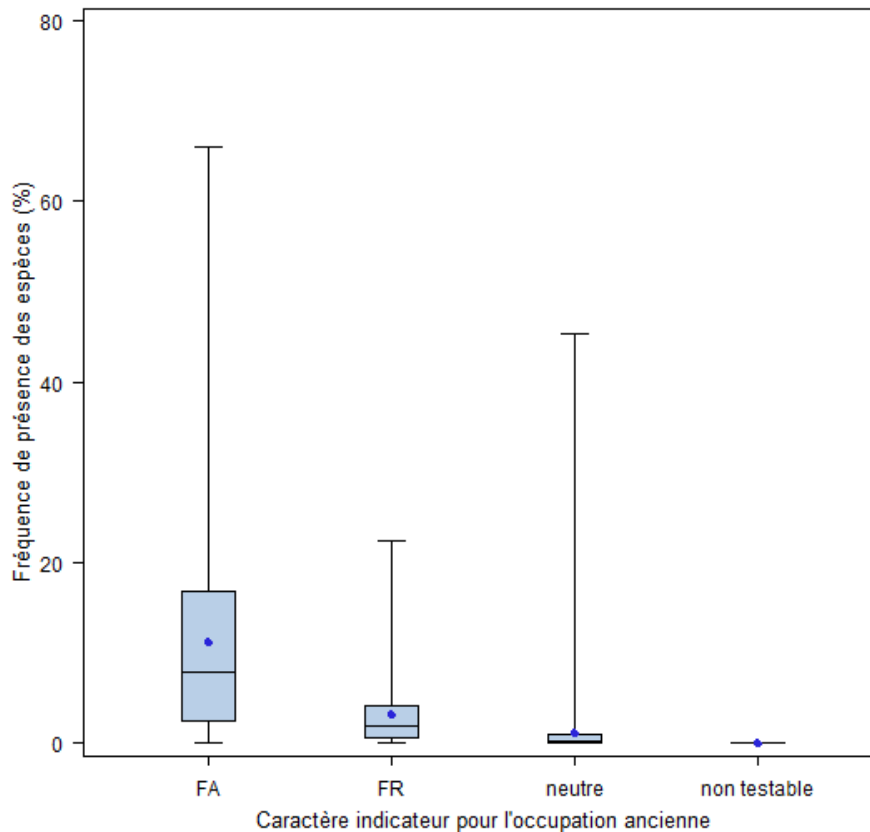
La prise en compte de la distribution altitudinale et selon l'exposition des espèces change les listes précédentes, principalement parce que de nombreuses espèces, qui étaient peu fréquentes, ne peuvent plus être modélisées correctement avec 3 facteurs explicatifs au lieu d'un.

| | Comparaison en tenant compte de l'altitude et de l'exposition | Comparaison sans tenir compte de l'altitude et de l'exposition |
|--|---|--|
| Nombre d'espèces de forêt ancienne | 116 (10%) | 119 (9%) |
| Nombre d'espèces de forêt récente | 283 (25%) | 386 (28%) |
| Nombre d'espèces ne montrant pas de préférence significative | 718 (64%) | 854 (63%) |
| Nombre d'espèces non modélisables | 242 | 0 |
| Nombre d'espèces total | 1359 | 1359 |

Nombre d'espèces montrant un effet significatif de l'ancienneté de l'état boisé, avec ou sans prise en compte des effets de l'altitude et de l'exposition. Pourcentage par rapport aux nombre total d'espèces testables.

Les tests d'identification du lien avec l'ancienneté ne peuvent identifier de façon fiable les espèces caractéristiques d'un ancien usage ou d'un autre que si l'espèce testée est suffisamment fréquemment observée. On constate un lien très fort entre fréquence de l'espèce et valeur indicatrice pour l'ancienneté (figure ci-dessous). En particulier, les espèces dites « neutres », pour lesquelles les tests n'indiquent pas de préférence, le sont principalement parce que leur faible fréquence empêche l'identification de leur *preferendum*. 95% des espèces « neutres » ont une fréquence d'occurrence inférieure à 5,5%. Une seule espèce fréquente est indifférente à l'ancienneté de l'état boisé, l'épicéa, qui est présent dans 45% des relevés et neutre par rapport à l'ancienneté de l'état boisé.

On constate aussi que les espèces de forêt ancienne sont nettement plus fréquentes dans les forêts anciennes que ne le sont les espèces de forêt récente dans les forêts récentes.



Distribution de la fréquence d'occurrence des espèces selon leur valeur indicatrice. FA : espèces différentielles des forêts anciennes (et fréquence d'occurrence dans les forêts anciennes), 116 taxons, FR : espèces différentielles des forêts récentes (et fréquence d'occurrence dans les forêts récentes), 283 taxons, neutre : espèces pour lesquelles un modèle a pu être construit, mais dans lequel l'effet de l'ancienneté de l'état boisé est non significatif, 718 taxons, non testable : espèces pour lesquelles un modèle n'a pu être bâti, 242 taxons. Le point central indique la moyenne, la barre horizontale la médiane. Les extrémités de la boîte sont les quantiles 25% et 75%. Les extrémités des traits verticaux sont le minimum et le maximum.

Par exemple, *Epipogium aphyllum* Swartz, qui est très probablement une espèce de forêt ancienne, est présent dans 11 relevés de forêt ancienne (sur 2519 au total) et 2 relevés de forêt récente (sur 1289 relevés au total), ce qui rend les comparaisons statistiques infructueuses. Dans le même cas, *Corallorrhiza corallorrhiza* (L.) Karsten est observé dans 10 relevés de forêt ancienne de 2 de forêt récente.

Au-delà de la seule distinction entre forêt ancienne et récente, nous avons aussi caractérisé le comportement des espèces par rapport aux divers types d'occupations anciennes au sein des seules forêts récentes. Le nombre de relevés est suffisant pour étudier les anciennes terres de culture, les anciennes prairies de fauche et les anciennes pâtures. En utilisant le même modèle que précédemment, intégrant en cofacteur l'altitude et l'exposition, nous avons pu mettre en évidence des cortèges d'espèces liés à chacun de ces trois usages anciens. 36 espèces sont différentielles des

cultures par rapport aux pâtures, et 70 de l'inverse. 54 espèces sont différentielles des cultures par rapport aux pâtures, et 34 de l'inverse.

Les listes d'espèces correspondantes sont données dans le livrable L-111c « Clef d'identification des usages anciens à partir de la végétation. Liste d'espèces végétales sensibles aux actions sylvicoles et changements d'usages des sols ».

Richesse spécifique

Diversité alpha (richesse spécifique par relevé)

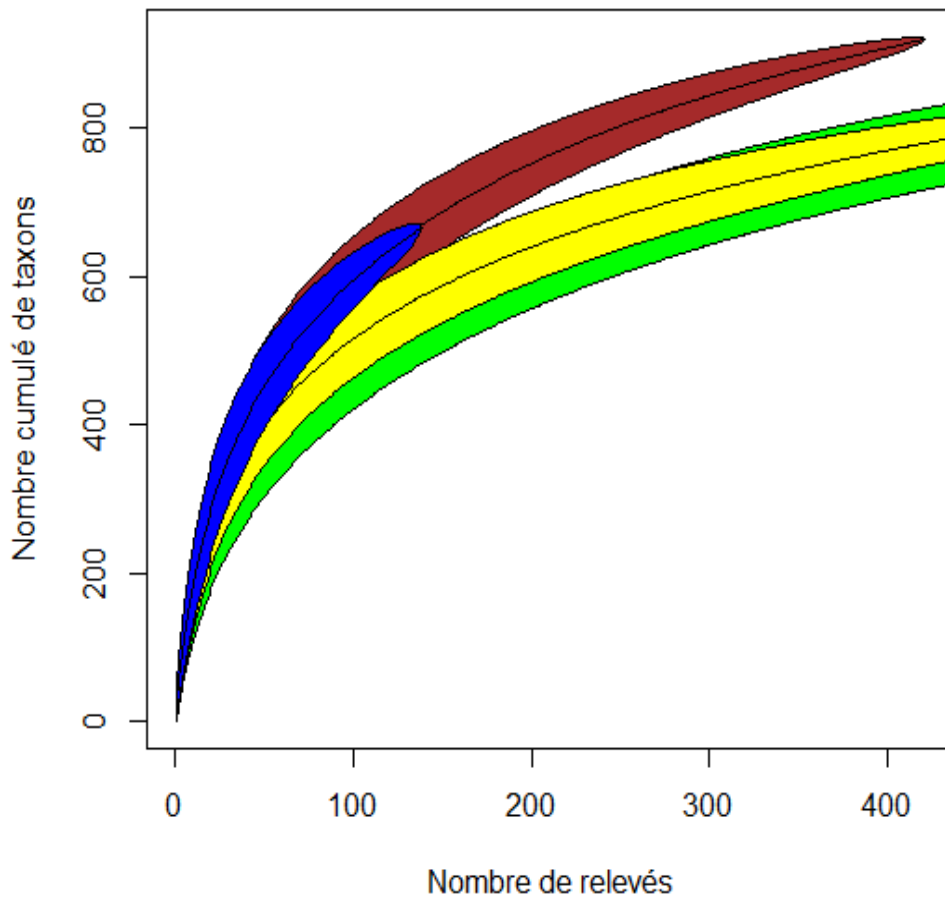
Une analyse de variance de l'effet de l'ancienneté sur la richesse spécifique par relevé en espèces, intégrant l'effet de l'altitude et de l'exposition montre un effet faible mais très significatif de l'occupation ancienne :

| Ancienne occupation | Nombre d'espèces moyen, corrigé des effets de l'altitude |
|---------------------|--|
| Forêt | 25,7 |
| Culture | 26,5 |
| Prairie | 27,8 |
| Pâture | 23,9 |

Les anciennes pâtures et forêts sont les moins riches, les anciens prés de fauche et cultures les plus riches. Un test de Tukey de comparaison deux à deux des moyennes estimées indique que seules les pâtures se détachent significativement des autres usages anciens.

Diversité gamma (richesse spécifique totale)

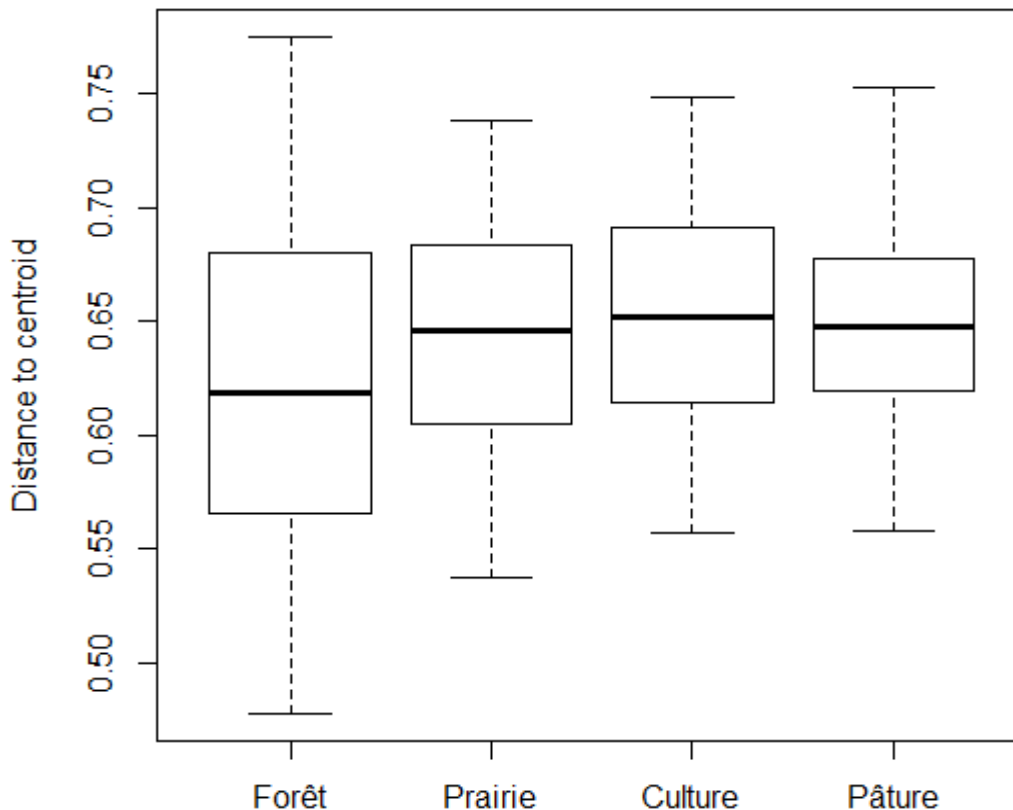
Les courbes d'accumulation du nombre d'espèces rencontrées en fonction du nombre de relevés pris en compte montrent une richesse totale plus élevée dans les anciennes cultures et prairies de fauche, et plus faible dans les anciennes forêts et pâtures (sans prise en compte des effets éventuels de l'altitude).



Nombre d'espèces rencontrées en fonction du nombre de relevés pris en compte. Anciennes forêts en vert, anciennes pâtures en jaune, anciennes cultures en marron et anciens prés de fauche en bleu. La courbe a été construite en utilisant la méthode « exacte » de la fonction « specaccum » de la librairie « vegan » de R.

Diversité beta (entre sites)

La diversité entre sites au sein de chacun des usages anciens est très élevée. Le coefficient moyen de dissimilarité de Sorensen est 0,85 dans les forêts ancienne et 0,91 dans les forêts récentes. Cette différence est très significative, et relativement importante. Décomposée par type d'usage ancien, il n'apparaît pas de différences de beta-diversité au sein des forêts récentes (figure ci-dessous).



Beta-diversité selon les usages anciens. Un test de comparaison de Tukey entre les anciens usages pris deux à deux montre que seules les anciennes forêts diffèrent (très) significativement des autres anciens usages. Les calculs ont été effectués avec les fonctions « betadisver » puis « betadisper » de la librairie « vegan » de R. Nous avons utilisé la méthode de calcul de la beta-diversité basée sur la courbe aire-espèce d'Arrhenius. Le simple calcul de la dissimilarité moyenne de Sorensen entre toutes les paires de relevés dans chacune des catégories d'usage ancien donne exactement les mêmes résultats (plus simplement).

2.4 - Discussion-Conclusion

Nous avons mis en évidence un lien très fort entre anciens usages et composition des communautés végétales. De nombreuses espèces montrent une préférence nette pour les forêts anciennement cultivées ou non. On retrouve dans ces cortèges de nombreuses espèces pour lesquelles la même préférence avait déjà été observée dans les plaines d'Europe du Nord et de l'Ouest (*Convallaria maialis*, *Galium odoratum*, *Milium effusum*, *Paris quadrifolia*... pour les espèces de forêt ancienne). Mais l'intérêt du présent travail est d'avoir associé à tout un nouveau cortège d'espèces montagnardes, non présentes en plaine, ces *preferendum* pour certains anciens usages. Par exemple, sur les 64 espèces très significativement liées aux forêts anciennes indiquées dans le premier tableau du livrable L-111c, 15 au moins sont des espèces montagnardes qui n'avaient jamais encore été identifiées en tant que telles.

Causes des liens entre occupation ancienne et distribution des espèces

Trois grandes catégories de causes expliquent ce lien fort entre histoire et composition des communautés végétales :

1 - Le milieu a été modifié par les activités humaines anciennes, de façon propre à chaque type d'occupation ancienne. Les sols des terres cultivées ont été aplanis, par la construction de terrasse, et souvent épaissis, par l'apport direct de terre. Ils ont été épierrés, ce qui augmente leur réserve en eau. Et ils ont été fumés pendant de longues périodes, ce qui a pu radicalement changer leurs caractéristiques chimiques et, secondairement, leur structure physiques.

Les prairies de fauche ont souvent été irriguées, par la construction de canaux d'irrigation, dont le but était autant d'amener l'eau que d'éventuelles fumures. Il faut noter que même dans des régions à très

forte précipitations, on irrigue les prés de fauche pour deux raisons : faire fondre la neige plus tôt en saison et apporter avec l'eau une fertilisation.

Les pâtures et les forêts ont été en général appauvries par le pâturage des animaux (dans les forêts aussi) ou l'exportation de bois, conduisant tous deux à des exportations minérales. Elles ont aussi subi des phénomènes érosifs plus fréquents, surtout dans les prairies.

Ces modifications des milieux entraînent une modification de la distribution des espèces dans les paysages qui peut perdurer au moins aussi longtemps que la modification environnementale perdure. Et certains des changements précédents ne s'effacent que très lentement. Les modifications des sols liées à la mise en culture peuvent rester visibles plusieurs millénaires. C'est le cas par exemple des teneurs en phosphore des sols fertilisés. On notera par exemple la présence plus fréquente de l'ortie (*Urtica dioica*), une espèce phosphophile, dans les forêts récentes.

2 - Certaines espèces apparaissent cantonnées aux forêts anciennes parce qu'elles n'ont pas encore eu le temps de recoloniser les forêts récentes (dette de colonisation).

Nous ne pouvons, parmi les nouvelles espèces mises en évidence comme étant associées aux forêts anciennes, désigner lesquelles le sont en raison d'une dette de colonisation longue, c'est-à-dire d'un retard de colonisation, et lesquelles le sont en raison du filtre environnemental précédent. L'une des raisons est notre mauvaise connaissance des modes de dispersion exacts des espèces végétales (et animales, et microbiennes...). Les bases de données et, encore plus, les flores existantes ne sont que partiellement ou pas du tout renseignées concernant ce trait de vie pourtant fondamental. Même les articles ou travaux spécialement consacrés à l'identification des espèces limitées par la dispersion ne prennent que peu en compte les espèces montagnardes. La liste connue des espèces myrmécochores à élaïosome par exemple ne contient presque que des espèces des plaines européennes. Il s'agit là surtout d'un biais des études déjà réalisées, et non d'une réalité biologique. *Melampyrum nemorosum* et *Moehringia muscosa* font partie des rares espèces montagnardes myrmécochores avec élaïosome déjà connues, et pourraient donc faire partie des espèces limitées par la dispersion.

Une extension possible de notre étude serait d'identifier ces espèces à partir de nos bases de données. En calculant en chaque point de relevé de forêt récente sa distance à la forêt ancienne la plus proche, et son degré de connexion avec cette forêt ancienne, on pourrait identifier quelles sont les espèces qui montrent un pattern de colonisation dépendant de la distance à la lisière de forêt ancienne, et donc quelles sont les espèces très probablement limitées par la colonisation. Cette perspective relativement facile à mettre en œuvre a pourtant ses limites, car on a montré par ailleurs que certaines espèces sont tellement limitées que leur degré de recolonisation des forêts récentes peut être extrêmement faible, même dans des forêts récentes d'âge adulte.

3 - Il existe un lien initial, préexistant aux modifications dues aux usages, entre type d'occupation et caractéristiques du milieu, parce que le choix des usages par l'Homme a été fait en fonction de contraintes environnementales existantes : sols plus épais, plus plats et moins caillouteux pour les terres de culture, sols plus humides des fonds de thalweg ou de vallées pour les prairies de fauche, zones plus pierreuses et d'altitude pour les pâturages, etc.

Ces différences pré-existantes n'ont évidemment qu'un intérêt limité pour nos études, qui visent à caractériser en quoi les actions humaines modifient l'environnement. Ce sont même des différences dont nous voulons nous affranchir dans l'identification des taxons liés à l'ancienneté de l'état boisé. Or, il reste difficile de le faire. Nous avons bien, en grande partie, éliminé le rôle de l'altitude et de l'exposition, deux facteurs majeurs de variation de la végétation dans la région. La prise en compte de ces deux cofacteurs dans les modèles de régression statistique pose cependant quelques problèmes. En particulier, nous avons observé que les cultures et les pâtures sont situées dans des gammes d'altitudes bien différentes. L'échantillon est déséquilibré en ce qui concerne la répartition des relevés entre forêts récentes sur anciennes cultures ou sur anciennes pâtures, et classes d'altitude. Il est donc difficile d'ajuster des modèles corrects avec ces deux paramètres. Vu la stratégie d'analyse choisie (test de l'effet additionnel du type d'occupation ancienne dans un modèle prenant déjà en compte les effets altitude et exposition), le seul risque est d'avoir conclu à la non significativité de l'effet de l'occupation ancienne alors qu'il existait, pour certaines espèces.

Plus grave est l'absence de prise en compte dans nos modèles de paramètres microtopographiques et pédologiques. Il est très probable que nous ayons des biais du type : sols plus profonds initialement

dans les anciennes cultures par rapport à tous les autres usages, et sols plus humides (pour des raisons principalement topographiques) dans les anciennes prairies de fauche. Seul l'usage de cartes des sols plus précises (à construire...) que celles actuellement disponibles, ou d'indices microtopographiques, issus des images lidar par exemple (plus facilement réalisable), permettra de diminuer ce biais. Une autre possibilité serait d'utiliser les relevés de l'Ifn, qui permettent un meilleur contrôle du type de sol, voire de la microtopographie. Mais leur nombre beaucoup plus faible limite par ailleurs leur intérêt. A long terme et comme souvent, la seule possibilité réelle de confirmation des résultats observés dans notre étude sera l'établissement de plan d'échantillonnage de terrain *ad hoc*, intégrant ces contraintes d'homogénéité des sols et de la microtopographie.

Impossibilité d'identifier des espèces rares liées à l'ancienneté de l'état boisé

Le lien statistique entre faible fréquence d'occurrence des taxons et impossibilité de déterminer le *preferendum* des espèces pour l'ancienneté de l'état boisé (mais aussi pour toute autre facteur de l'environnement !) n'a rien de surprenant, mais est souvent mal intégré par les gestionnaires de l'environnement. Il illustre parfaitement l'intérêt de travailler sur la biodiversité « ordinaire », la seule sur laquelle nous pouvons faire le type d'inférences statistiques faites dans ce travail. Dans l'état actuel de nos connaissances, nous sommes obligés de considérer que les espèces rares se comportent en moyenne comme les espèces plus fréquentes, ce qui doit être bien sûr en partie faux. Si toutes les espèces avaient un *preferendum* pour ce facteur ancienneté, et en considérant que la proportion d'espèces de forêts anciennes et récentes est la même parmi les espèces rares que parmi les espèces plus fréquentes, il pourrait alors se trouver près de 400 espèces de forêts anciennes, dont les trois quarts rares.

3 - Impact à long terme des exploitations en taillis dans le Vercors

3.1 - Objectifs

Les objectifs sont quasiment les mêmes que dans l'étude précédente des quarts en réserve de Lorraine : étudier la rémanence des effets des traitements sylvicoles anciens, et plus particulièrement les effets à long terme des exploitations de taillis, après réhomogénéisation de la sylviculture.

Nous avons donc ici comparé des stations anciennement traitées en futaie résineuse avec des stations anciennement traitées en taillis (feuillu) ou en mélange taillis-futaie résineuse, toutes aujourd'hui traitées en futaies résineuses. La comparaison a porté sur le peuplement ligneux, la végétation herbacée et la chimie des sols.

Contrairement aux quarts en réserve, nous n'avons pas pu installer ici des couples systématiques de points rapprochés dans l'espace, l'un dans une ancienne futaie, l'autre dans un ancien taillis ou mélange taillis-futaie. En effet, alors que le quart en réserve représentait par définition un quart de chaque forêt communale, ce qui a permis aujourd'hui l'installation systématique de paires de placettes dans et hors l'ancien quart en réserve dans chaque forêt communale, les traitements en taillis ou futaie dans le Vercors nord n'était pas distribué de façon à pouvoir monter un tel plan d'échantillonnage. Les placettes comparées ont donc été appariées en fonction des principales contraintes environnementales que nous pouvions maîtriser lors de la phase préalable d'échantillonnage. Mais cet appariement environnemental a automatiquement conduit à un éclatement dans l'espace physique.

3.2 - Méthode

Echantillonnage

Dans une phase initiale de l'échantillonnage, on a croisé une carte des types de peuplement 1902, vectorisée par l'Irseta-Grenoble à partir d'un inventaire des forêts de l'époque, la carte des types de peuplement actuels de l'Ifn et la carte d'Etat-Major.

On n'a retenu que les forêts actuellement résineuses, anciennes (déjà forestières sur la carte d'Etat-Major). Au sein de cet univers d'échantillonnage, on a sélectionné sous SIG des paires de points situées dans des conditions homogènes d'altitude, d'exposition, de pente et de grandes catégories de sol, l'une dans une ancienne futaie, l'autre dans un ancien taillis ou mélange taillis-futaie.

Les catégories de sol sont celles définies et cartographiées dans la carte pédologique du département de l'Isère, dressée sous la direction de la Chambre Régionale d'Agriculture de Rhône-Alpes, indiquant à l'échelle de 1:250 000 les différentes entités morphologiques, pédologiques et géologiques existant dans le département de l'Isère. Cette carte a été élaborée à partir de divers travaux déjà existants et complétée par des visites sur le terrain, en 1991.

On a essayé de répartir les placettes de façon à couvrir au maximum l'espace représenté par chaque strate d'échantillonnage, en essayant en particulier de limiter les échantillons dans un même polygone.

L'homogénéité des mêmes critères que ceux utilisés pendant la première phase d'échantillonnage (altitude, exposition, pente, type de sol) a ensuite été recherchée lors de la phase de terrain, en éliminant certains des points choisis lors de la phase initiale de recherche sous SIG. On a aussi vérifié sur le terrain l'ancienneté de l'état boisé (absence de traces évidentes d'usage agricole récent) et éliminé les points trop certainement en forêt récente.

Au total, ce sont 66 sites qui ont été échantillonnés et qui répondent aux critères recherchés : 36 anciennes futaies et 30 anciens taillis (3 placettes) ou mélanges futaie-taillis (27 placettes). Ils se répartissent dans 23 paires, 5 singletons et 5 triplets.

En raison d'une erreur initiale, nous avons de plus échantillonné 14 sites en forêt récente et 3 sites en forêt ancienne mais qui étaient hors de la carte des peuplements 1902, donc ayant un traitement sylvicole ancien inconnu. Pour certaines analyses, ces points supplémentaires peuvent être intéressants. On indique par la suite les cas où ils sont utilisés. Un échantillon pour analyse de sol a été perdu. Nous n'en avons donc analysé que 82. Les 4 premiers sites mesurés en 2011 ont été rééchantillonnés à la fin de la campagne 2011, pour la végétation herbacée et l'inventaire du peuplement. Ceci afin de minimiser les problèmes liés à la phénologie et, surtout, à l'entraînement des observateurs.

L'analyse de la répartition des types de peuplement 1902 apporte quelques informations intéressantes :

Le seul traitement actuel au sein duquel on peut comparer des traitements anciens est la futaie résineuse. Mais même au sein de ce type de peuplement, le plus fréquent dans le Vercors nord (58,7% de la surface de notre univers d'échantillonnage, tableau ci-dessous), on ne trouve que 0,7% de surface d'anciens taillis simples. Une strate bien trop petite pour être échantillonnée, et qui présente même à la simple inspection de ce tableau des risques forts de se trouver dans des conditions particulières, non représentatives des forêts résineuses actuelles. Il nous a donc fallu abandonner l'idée initiale d'une comparaison des anciens taillis *versus* anciennes futaies, et intégrer dans la comparaison les anciens mélanges taillis-futaie.

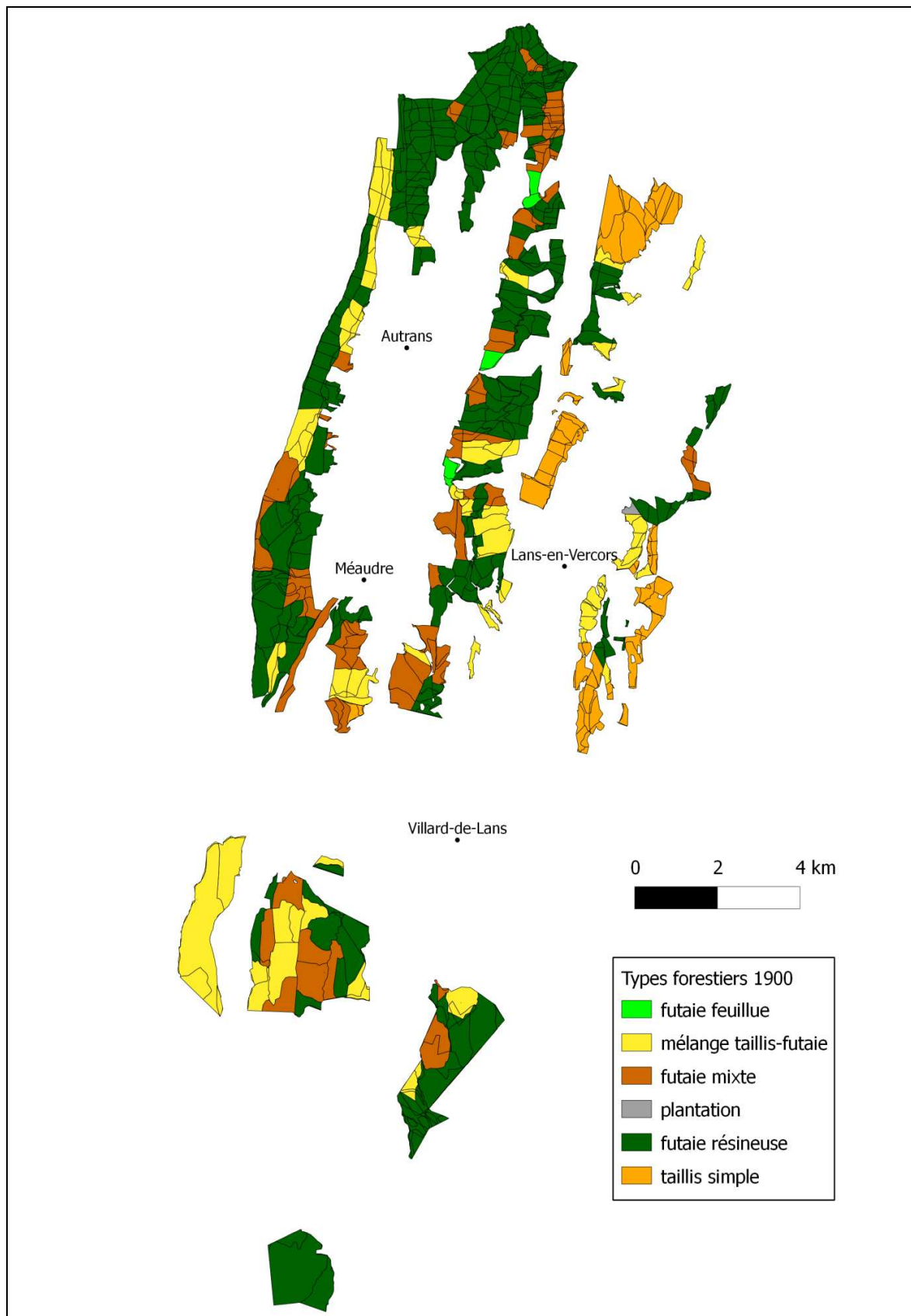
| Peuplement 1902 | Type de peuplement actuel (lfn) | | | | | | | | | | Total |
|------------------------|---------------------------------|-----------------|-----------------|--------------------------|-------------------------|---------|----------------|---------------|---------------|-------|-------|
| | Futaie résineuse | Futaie feuillue | Futaie mélangée | Futaie résineuse-taillis | Futaie feuillue-taillis | Taillis | Autre résineux | Autre feuillu | Autre mélange | Autre | |
| Taillis | 0,7 | - | 0,9 | 2,1 | - | 2,9 | 0,6 | 0,02 | 0,4 | 0,3 | 8,0 |
| Mélange taillis-futaie | 10,8 | 0,01 | 2,7 | 4,6 | 0,1 | 0,2 | 0,03 | 0,04 | 0,05 | 0,2 | 18,7 |
| Futaie résineuse | 30,7 | - | 4,4 | 9,4 | 0,02 | 0,2 | 0,4 | 0,04 | 0,3 | 1,4 | 46,8 |
| Futaie feuillue | 0,4 | - | - | 0,4 | - | - | - | 0,1 | - | - | 0,9 |
| Futaie mélangée | 11,2 | - | 1,7 | 2,8 | - | - | - | 0,2 | 0,05 | 0,4 | 16,3 |
| Plantation | 0,09 | - | - | - | - | - | - | 1,0 | - | - | 1,1 |
| Autre | 4,8 | - | 0,01 | 1,6 | - | 0,04 | 0,9 | - | 0,3 | 0,6 | 8,2 |
| Total | 58,7 | 0,01 | 9,7 | 20,9 | 0,1 | 3,4 | 1,9 | 1,4 | 1,1 | 2,9 | 100 |

Répartition des surfaces de la carte des types de peuplement 1902 en fonction du type de peuplement 1902 et du type de peuplement actuel (carte lfn). Toutes valeurs en pourcentage de la surface totale cartographiée en 1902 (7520 ha). Les chiffres en gras indiquent les cases de tableau que nous avons échantillonnées.

On constate aussi un lien intéressant, même s'il était attendu, entre ancienneté de l'état boisé (1850) et type de peuplement (1902) : les anciennes futaies résineuses sont 6,3 fois plus abondantes dans les forêts anciennes que dans les forêts récentes, les anciens mélanges taillis-futaie 4,3 fois plus fréquents et les anciens taillis simples 1,3 fois plus fréquents seulement : les forêts récentes ont été plus souvent exploitées en taillis que les forêts anciennes.

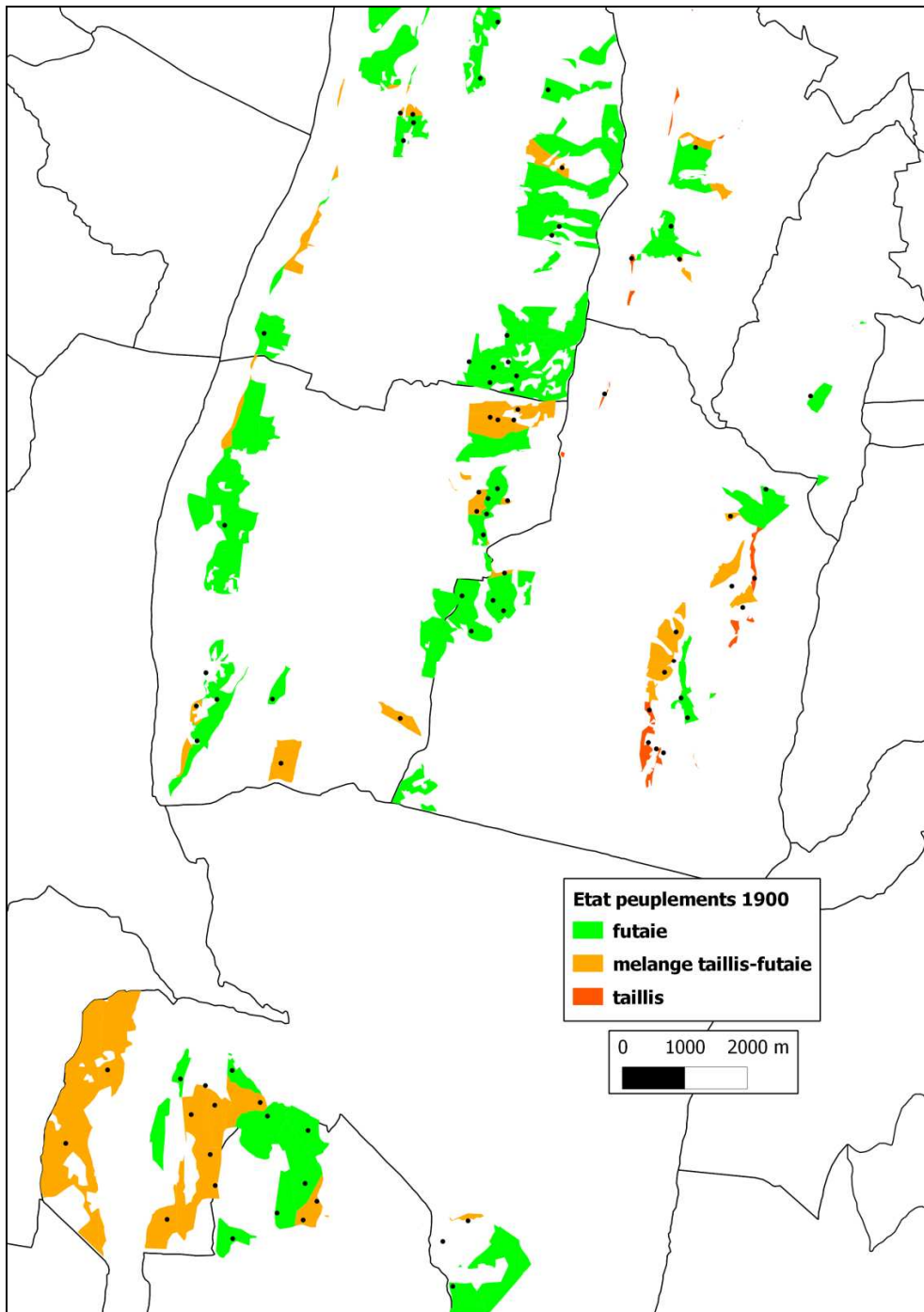
| Peuplement 1902 | Etat carte d'Etat-Major (1850) | | Total |
|------------------------|--------------------------------|----------------|-------|
| | Forêt récente | Forêt ancienne | |
| Futaie résineuse | 9,9 | 62,9 | 72,8 |
| Taillis | 0,7 | 1,0 | 1,7 |
| Mélange taillis-futaie | 4,4 | 21,1 | 25,5 |
| Total | 15,1 | 84,9 | 100 |

Distribution des surfaces de notre univers d'échantillonnage en fonction de l'occupation du sol sur la carte d'Etat-Major (forêt ancienne : forêt sur la carte d'Etat-Major de 1850, forêt récente : non forestier sur la carte d'Etat-Major de 1850). Valeurs en pourcentage de la surface totale (3158 ha).



Carte des types de peuplement 1902.

La carte de notre univers d'échantillonnage, et des 3 strates à échantillonner montre qu'il existe des déséquilibres géographiques importants dans la répartition des strates. En particulier, les anciens mélanges taillis-futaie sont plus fréquents dans la partie sud-ouest de la zone.



Emplacement des 83 points échantillonnés, superposé au type de peuplement 1902, limité à notre univers d'échantillonnage.

Mesures et observations de terrain

Dans chaque placette, nous avons effectué :

- un relevé dendrométrique des circonférences des arbres dans 2 cercles concentriques : un cercle de 9 m de rayon, dans lequel ont été relevées toutes les tiges de 2,5 cm de diamètre et plus et un cercle de 17,8 m de rayon, soit 1000 m² de surface, où l'on relève toutes les tiges de 22,5 cm de diamètre et plus. Ont été considérés dans les analyses petits bois (PB) les bois de 2,5 (inclus) à 22,5 cm (exclus)

de diamètre, bois moyens (BM) les bois de 22,5 cm à 47,5 cm et gros bois et très gros bois (GBTGB) ceux de 47,5 cm de diamètre et plus.

En 2011 seulement, le protocole était légèrement différent : toutes les tiges de 2,5 cm de diamètre et plus n'étaient dans un premier temps relevées que dans un cercle de 6 m de rayon. Lorsqu'il en avait été relevé strictement moins que 15 (30 placettes sur les 71 inventoriées), le comptage au même seuil de diamètre était étendu à 9 m de rayon. En 2012, la placette de 6 m de rayon a été abandonnée, et celle de 9 m de rayon a été systématiquement utilisée pour le comptage des petits bois.

- un relevé floristique sur une placette carrée de 400 m², en 4 strates (arbres - ligneux ou lianes avec apex à plus de 7m- arbustes hauts -ligneux ou lianes avec apex entre 2 et 7 m-, bas - ligneux ou lianes avec apex entre 30 cm et 2 m- et strate herbacée -ligneux ou lianes avec apex à moins de 30 cm, et espèces herbacées quelle que soit leur hauteur-), comprenant les plantes vasculaires - phanérogames et cryptogames-. Les mousses n'ont pas été relevés, car trop mal connues des observateurs pour cette région ;

- la description morphologique de l'humus et du sol, dans une mini-fosse de 40 cm de profondeur ;

- un prélèvement dans l'horizon superficiel du sol (horizon A, à l'exclusion des horizons holorganiques O_i, O_f ou O_h) de 5 cylindres de 8 cm de diamètre et 5 cm de profondeur, aux quatre coins et au centre du relevé floristique.

Analyses de sol

Ont été analysés (à l'INRA-Arras) le pH eau, le complexe d'échange (Ca, K, Mg, Mn, Fe, H, Na, Al, extraction à la cobaltihexamine), la matière organique (C organique, N total) et le phosphore extractible (méthode Olsen). Ont été calculés à partir de ces mesures le rapport C/N, l'acidité d'échange, la somme des bases échangeables, la CEC et le rapport S/T.

Tests des variables continues

Le rôle de l'usage ancien sur toute variable continue (descripteurs dendrométriques, du sol, axes factoriels...) a été testé dans un modèle d'analyse de variance mixte, dans lequel le seul effet fixe est le traitement ancien, en deux classes (anciennes futaies *versus* anciens taillis ou mélanges taillis-futaies) et le seul effet aléatoire est la paire (groupe de sites, le plus souvent deux, parfois un ou trois homogènes pour leurs conditions stationnelles globales). Les pourcentages ont été transformés par la fonction arcsin ou racine carrée avant analyse.

Comparaisons des fréquences de présence des espèces

Les fréquences de présence des espèces ont été comparées, entre anciennes futaies et anciens taillis ou mélanges taillis-futaie, par un test exact de comparaison de fréquence non conditionnel (fonction exact.test de la librairie Exact v1.4 de R). On a naturellement considéré les sommes marginales des présences et absences des espèces dans chacun des deux types d'usage ancien comme fixées (puisque égales au nombre de relevés total).

3.3 - Résultats

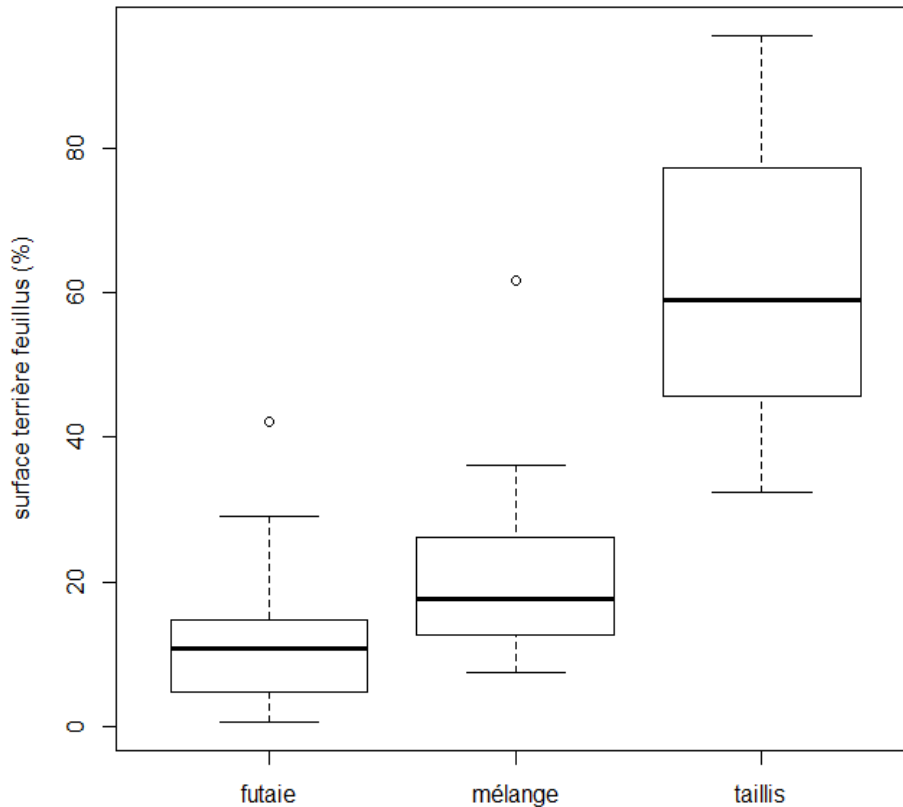
Les placettes échantillonnées sont bien globalement homogènes pour l'altitude, l'exposition et la pente, sans biais systématique entre traitements, du moins pas de biais significatif dans les analyses statistiques. L'altitude moyenne est de 1294 m dans les anciennes futaies, 1305 m dans les anciens mélanges taillis-futaie, mais de 1400 m dans les anciens taillis simples. Sur un gradient nord-sud de 0 à 180°, l'exposition moyenne est de 91,8° dans les anciennes futaies, 91,1° dans les anciens mélanges taillis-futaie et légèrement plus sud, 98,7°, dans les anciens taillis simples. Seuls les anciens taillis simples ont une pente plus forte (29,6° en moyenne) que les anciens mélanges taillis-futaie (16,6°) ou les anciennes futaies (16,4°).

En résumé, si les placettes d'anciennes futaies et d'anciens mélanges taillis-futaie sont bien homogènes, il n'en est pas tout à fait de même pour les anciens taillis simples, situés plus souvent en versant sud, à plus haute altitude et plus en pente.

3.3.1 - Peuplements

La surface terrière totale est de 41,3 m²/ha dans les anciennes futaies, de 35,8 m²/ha dans les anciens mélanges taillis-futaie et de 43,6 m²/ha dans les anciens taillis simples. La différence entre anciennes futaies et anciens mélanges taillis-futaie est significative (P<0,05).

Les peuplements des anciens mélanges taillis-futaie et, surtout, des anciens taillis simples ont une proportion plus importante de feuillus : 18%, 59% et 11% respectivement (différence significative, P<0,01, en excluant les anciens taillis simples).



Distribution des pourcentages de surface terrière de la placette occupés par des feuillus, selon le type de traitement ancien.

Une étude plus fine, espèce par espèce, montre que ce sont les proportions de hêtre et d'érable sycomore qui sont significativement plus élevées dans les anciens mélanges taillis-futaie en comparaison des anciennes futaies (P<0,01 et P<0,05 respectivement), en n'incluant pas dans la comparaison les anciens taillis simples, pour lesquels la différence est beaucoup plus marquée encore.

On observe aussi que le pourcentage de surface terrière des arbres issus de cépées est plus important dans les anciens taillis et mélanges taillis-futaie que dans les anciennes futaies. La répartition des diamètres n'est pas la même selon le traitement ancien : plus de gros bois et bois moyens dans les anciennes futaies que dans les anciens taillis ou mélanges taillis-futaie, et l'inverse pour les petits bois.

3.3.2 - Communautés végétales

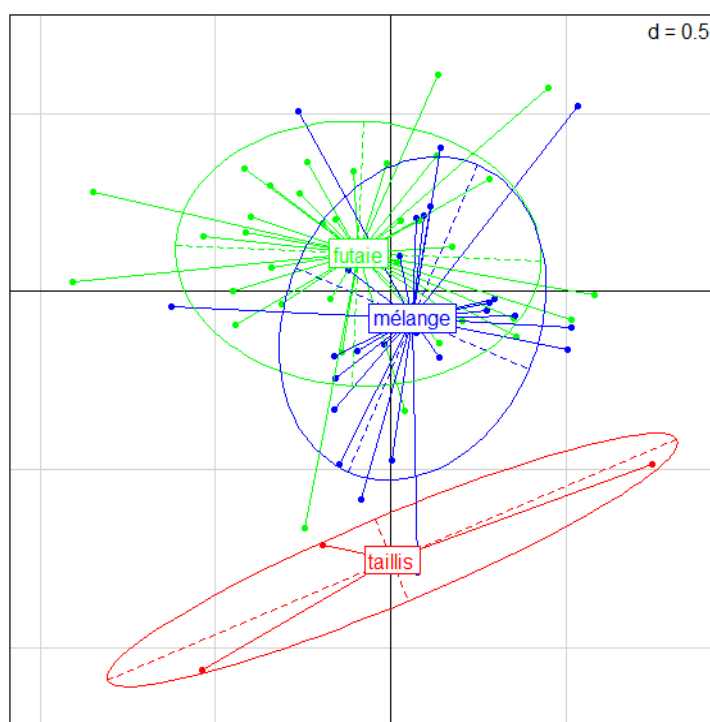
La richesse spécifique totale observée dans les deux types de traitements anciens est la même (médianes de 53 espèces par relevé dans les anciennes futaies et 52,5 dans les anciens taillis ou mélanges taillis-futaie).

Testées une par une dans un test de comparaison exact de fréquences, seules 6 espèces montrent une préférence significative pour un type de traitement sylvicole ancien :

| Espèce | Fréquence d'occurrence en ancienne futaie (%) | Fréquence d'occurrence en ancien taillis ou mélange taillis-futaie (%) | Signification de la différence de fréquence |
|-------------------------------|---|--|---|
| <i>Cardamine pentaphyllos</i> | 5,5 | 30,0 | ** |
| <i>Vaccinium vitis-idaea</i> | 27,8 | 3,3 | ** |
| <i>Luzula luzulina</i> | 38,9 | 13,3 | * |
| <i>Galium mollugo</i> | 11,1 | 33,3 | * |
| <i>Sambucus racemosa</i> | 36,1 | 13,3 | * |
| <i>Heracleum sphondylium</i> | 5,6 | 23,3 | |

On remarque que *Vaccinium vitis-idaea* et *Luzula luzulina* sont des acidiphiles strictes.

Une analyse factorielle des correspondances des 66 relevés x 152 espèces de fréquence d'occurrence supérieure ou égale à 3 relevés montre une différenciation très nette des anciens types forestiers, dans le plan des axes 2 et 3. Cette différenciation se maintient si l'on retire de l'analyse les seuls taillis simples, ou si l'on fait l'analyse factorielle intra-paire. Elle est significative au seuil $P < 0,05$ sur l'axe 2 et $P < 0,01$ sur l'axe 3, dans un modèle mixte prenant en compte l'effet du traitement en deux classes (après exclusion des anciens taillis simples) et l'effet aléatoire de la paire. Lorsqu'on inclut les 3 placettes d'anciens taillis dans les analyses, celles-ci sont nettement plus significatives, puisque ces anciens taillis simples se situent toujours à l'extrémité des axes factoriels, les anciens mélanges taillis-futaie se positionnant toujours de façon intermédiaire avec les anciennes futaies.



Analyse factorielle des 152 espèces de la strate herbacée et arbustive basse (fréquence d'occurrence supérieure ou égale à 3) x 66 relevés. Plan des axes 2 (horizontal) et 3 (vertical).

| Espèces des anciennes futaies | | Espèces des anciens mélanges taillis-futaie | |
|---------------------------------|----------------------------|---|----------------------------|
| Espèce | Contribution à l'axe 3 (‰) | Espèce | Contribution à l'axe 3 (‰) |
| <i>Carex sylvatica</i> | 32 | <i>Calamagrostis varia</i> | 42 |
| <i>Epilobium angustifolium</i> | 32 | <i>Cardamine heptaphylla</i> | 35 |
| <i>Petasites albus</i> | 25 | <i>Melica nutans</i> | 34 |
| <i>Geranium sylvaticum</i> | 24 | <i>Moehringia muscosa</i> | 31 |
| <i>Dryopteris carthusiana</i> | 24 | <i>Daphne mezereum</i> | 23 |
| <i>Veronica urticifolia</i> | 24 | <i>Galium mollugo</i> | 22 |
| <i>Saxifraga rotundifolia</i> | 21 | <i>Poa chaixii</i> | 21 |
| <i>Hieracium prenanthoides</i> | 21 | <i>Convallaria majalis</i> | 21 |
| <i>Ranunculus platanifolius</i> | 19 | <i>Prunus avium</i> | 20 |
| <i>Milium effusum</i> | 17 | <i>Polygonatum odoratum</i> | 19 |
| <i>Polystichum aculeatum</i> | 15 | <i>Asplenium trichomanes</i> | 17 |
| <i>Homogyne alpina</i> | 14 | <i>Valeriana tripteris</i> | 17 |
| <i>Luzula luzulina</i> | 14 | <i>Crataegus monogyna</i> | 17 |
| <i>Vicia sepium</i> | 13 | <i>Brachypodium sylvaticum</i> | 16 |
| <i>Hypericum perforatum</i> | 13 | <i>Mercurialis perennis</i> | 16 |
| <i>Dryopteris dilatata</i> | 12 | <i>Lilium martagon</i> | 14 |
| <i>Campanula rotundifolia</i> | 11 | <i>Melampyrum sylvaticum</i> | 14 |
| <i>Athyrium filix femina</i> | 11 | <i>Carex digitata</i> | 13 |
| | | <i>Monotropa hypopitys</i> | 13 |
| | | <i>Taraxacum officinale</i> | 11 |
| | | <i>Anthyllis vulneraria</i> | 10 |
| | | <i>Anthoxanthum odoratum</i> | 10 |

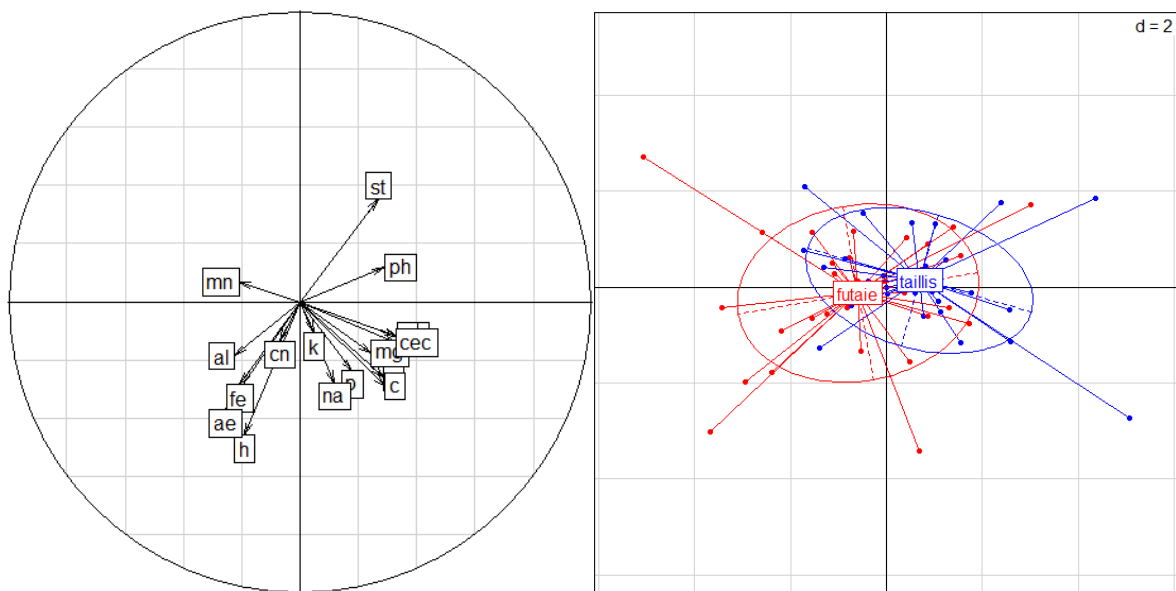
Liste des espèces ayant les plus fortes contributions (supérieure ou égale à 1%) à la formation de l'axe 3 de l'AFC des 144 espèces x 63 relevés des anciennes futaies et anciens mélanges taillis-futaie, qui sépare le mieux ces deux anciens traitements.

3.3.3 – Chimie des sols

On observe une tendance nette, plutôt faible pour chaque descripteur du sol testé, mais globalement cohérente, à des sols plus acide, plus désaturés, moins riches en cations basiques, à acidité d'échange plus élevée et à taux de matière organique plus faible dans les anciennes futaies comparées aux anciens taillis et mélanges taillis-futaie. Les 3 placettes d'anciens taillis simples prises seules montrent une tendance encore plus nette, avec des valeurs encore plus différentes des anciennes futaies (valeurs non montrées ici).

| Variable | Valeur moyenne futaies | Valeur moyenne taillis et mélanges taillis-futaie | Degré de signification de la différence | Effet « paire » |
|---|------------------------|---|---|-----------------|
| pH eau | 5,54 | 5,90 | (*) | ns |
| C (g/kg) | 80,0 | 100,4 | (*) | ns |
| N (g/kg) | 4,06 | 5,08 | (*) | ns |
| C/N | 20,2 | 19,7 | ns | ns |
| Phosphore (P ₂ O ₅) (g/kg) | 0,033 | 0,033 | ns | ns |
| Ca (cmol+/kg) | 24,2 | 32,2 | * | ns |
| Mg (cmol+/kg) | 0,84 | 1,00 | * | * |
| K (cmol+/kg) | 0,243 | 0,247 | ns | * |
| Mn (cmol+/kg) | 0,293 | 0,232 | ns | ns |
| Na (cmol+/kg) | 0,044 | 0,045 | ns | ns |
| Fe (cmol+/kg) | 0,0155 | 0,0075 | (*) | ns |
| Al (cmol+/kg) | 0,432 | 0,191 | * | ** |
| Protons (cmol+/kg) | 0,453 | 0,258 | (*) | ns |
| Cations basiques (cmol+/kg) | 25,3 | 33,5 | * | ns |
| CEC (cmol+/kg) | 26,5 | 34,2 | (*) | ns |
| Ae (cmol+/kg) | 0,885 | 0,449 | * | ns |
| S/T (%) | 90,8 | 96,9 | * | ns |

Une analyse en composante intra-paire renforce les résultats précédents, en montrant clairement un premier axe d'acidité globale du sol le long duquel les deux types de traitements anciens se distinguent significativement ($P < 0,01$), futaies vers le pôle plus acide et taillis vers le pôle moins acide. La distinction reste nette en ACP classique, sans prendre en compte l'effet paire. Les résultats sont identiques si l'on retire les 3 placettes d'anciens taillis simples.



Analyse en composante principale intra-paire des descripteurs de la chimie du sol. A gauche, plan 1-2 des variables, à droite, plan 1-2 des placettes, avec leur appartenance à chacun des deux traitements anciens (anciennes futaies et regroupement des anciens taillis simples et mélanges taillis-futaie).

La morphologie des sols est semblable au sein des paires. Les humus varient fortement entre placettes mais ne diffèrent pas significativement entre nos traitements anciens, à part une différence systématique d'épaisseur de la couche O₁, plus épaisse dans les anciens taillis simples (3 cm en moyenne) et les mélanges taillis-futaie (1,6 cm en moyenne) que dans les anciennes futaies (1,1 cm en moyenne).

Nous avons testé les différences de pourcentage d'affleurements rocheux en surface dans la placette, de pourcentage volumique d'éléments grossiers dans les 15 premiers centimètres du sol, de pourcentage d'élément grossier dans l'horizon A, de profondeur d'apparition d'un horizon enrichi en argile. Pour aucune de ces variables nous n'observons de différence significative entre nos traitements, que ce soit en incluant ou en excluant les anciens taillis simples.

Toutefois, les anciens mélanges taillis-futaie sont plus fréquemment situés dans des zones de lapiaz (22% des placettes sur lapiaz ou dalle lapiazée) que les anciennes futaies (6% des placettes seulement).

3.4 – Anciens traitements sylvicoles dans le Vercors : discussion-conclusion

Contrairement à ce qu'on a observé dans les anciens quarts en réserve de Lorraine, comparés aux séries affouagères adjacentes, la comparaison des anciennes futaies et des anciens mélanges taillis-futaie du Vercors nord montre un signal cohérent et significatif, dans les peuplements, la végétation herbacée et la chimie des sols : les stations forestières de ces deux types anciens de sylviculture, aujourd'hui tous traités en futaie résineuses, diffèrent significativement. Les anciennes futaies montrent une végétation plus acidiphile et des sols plus acides. Les anciens peuplements avec taillis ont aujourd'hui une surface terrière en moyenne plus faible et, surtout, une proportion de hêtre et secondairement, d'érable sycomore, plus faibles que les anciennes futaies.

Ces différences vont dans un sens opposé aux hypothèses initiales du projet, qui supposaient que des prélèvements continus de bois d'affouage, avec des coupes peut-être fréquentes, avaient conduit à une perte de fertilité dans les anciens taillis ou mélanges taillis-futaie en comparaison des anciennes futaies. Ces différences peuvent s'interpréter de deux manières :

- Par un effet acidifiant du traitement continu en futaie. L'effet principal pourrait être simplement dû à l'éradication des feuillus dans les futaies, et du hêtre en particulier, laissant la place à une dominance très forte sapin/épicéa et conduisant à des sols plus acides.
- Par des biais non maîtrisés dans notre échantillon. Il est très difficile de s'assurer, dans des échantillons non appariés (comme c'était par contre le cas dans les quarts en réserve de Lorraine), de l'homogénéité absolue des substrats. En particulier, les sols développés sur les substrats calcaires du Vercors nord sont des sols très caillouteux, peu profonds en apparence, établis sur des roches dans aux degrés d'altération très variés. Nos mini-fosses (75 cm au maximum, 40 cm en moyenne, le plus souvent en raison des difficultés à creuser) ne nous ont permis qu'une caractérisation superficielle. Il se pourrait donc que les traitements en taillis aient été réservés de longue date aux sols moins fertiles, à réserve en eau plus faible, avec dalle calcaire plus proche de la surface, donc plus calcaires, et que les traitements et les conversions en futaie aient été menés prioritairement dans des peuplements bien venants, sur sols plus épais, donc probablement plus acides.

Il sera extrêmement difficile de trancher entre ces deux hypothèses.

4 - Conclusion générale

Deux conclusions principales se dégagent de ces travaux :

1 – Les effets de la mise en culture ancienne ont des impacts beaucoup plus importants que ceux des changements de type de sylviculture, du moins pour les types de sylviculture étudiés ici.

Les effets de la mise en culture ancienne sont très aisés à mettre en évidence, touchent de larges cortèges d'espèces herbacées, permettent de distinguer assez finement les impacts de divers types d'activités agricoles antécédentes. Nous ne l'avons pas étudié ici, mais il a été montré par ailleurs que ces activités agricoles anciennes dans les territoires aujourd'hui forestiers ont impacté les sols, leur chimie et leur structure. Bref, ils sont importants en amplitude et généralisés en surface.

A l'opposé, que ce soit en Lorraine ou, dans une moindre mesure, dans le Vercors, nous avons eu des difficultés à mettre en évidence les effets des anciennes activités sylvicoles. Cela peut s'expliquer soit parce que ces effets sont effectivement en général faibles, soit parce les cas que nous avons comparés n'ont pas connu dans le passé des différences de sylviculture aussi tranchées que nous le voudrions.

Dans le Vercors, nous observons même des impacts allant significativement dans un sens opposé à l'hypothèse de départ : les sols et la végétation dans les anciens mélanges taillis-futaie sont plus riches aujourd'hui que dans les anciennes futaies. Dans les systèmes forestiers résineux de montagne, cela pose la question du bilan de deux actions de sens contraire : l'amélioration probable des écosystèmes traités en taillis par l'introduction des feuillus dans des systèmes sinon totalement enrésinés, et leur appauvrissement en raison des coupes de taillis répétées.

Il faut probablement revenir aujourd'hui vers l'histoire, l'interroger à nouveau avec une plus grande exigence sur l'estimation, la reconstruction, des sylvicultures anciennes, leur localisation et leur quantification. De telles études devront dorénavant s'appuyer sur des cas historiquement mieux caractérisés (qui n'existent pas aujourd'hui!), dans lesquels les exportations, quantifiées sur de relativement longues périodes, devront être localisées à la parcelle et dans lesquels des situations tranchées seront repérées à l'avance (avant étude environnementale).

Il serait aussi intéressant de modéliser les exportations d'éléments dans des scénarios sylvicoles du passé, à l'aide de simulateurs actuels, afin de tester les impacts potentiels des prélèvements des divers types de sylviculture, en particulier celles étudiées ici : à quelles différences d'exportation peut-on s'attendre dans les chênaies de Lorraine, où les rythmes de coupe (et, peu ou prou, de croissance) sont connus ?

Cette conclusion renforce aussi l'idée que, du point de vue de l'écologie, la première information historique à acquérir en vue d'une meilleure compréhension des *patterns* de distribution actuelle de la biodiversité et de la fertilité des sols est avant tout la carte de localisation des usages agricoles anciens dans les forêts actuelles ou, son négatif, la carte des forêts anciennes, non impactées par l'agriculture.

2 – Les études d'écologie historiques buttent sur un écueil persistant : la difficulté de séparer les réelles conséquences sur les écosystèmes des activités humaines anciennes d'une part, de différences préexistantes entre les zones choisies par l'Homme pour ses diverses activités, qu'elles soient agricoles ou forestières.

Nous avons retrouvé ce biais dans l'étude du croisement des bases de données du CBNA avec la carte des forêts anciennes, ou dans la comparaison des anciennement traités sylvicoles du Vercors : comment, dans les deux cas, s'assurer que les effets observés sont bien des arrières-effets des activités humaines et ne sont pas en fait des conséquences du choix différentiel, dans le paysage, entre les zones défrichées pour mise en culture et celles dévolues à la forêt (ancienne donc), ou entre les zones exploitées en taillis et celles promptement converties à la futaie ?

Il faut noter que, dans le cas le mieux maîtrisé, les quarts en réserve de Lorraine, en raison de l'utilisation de paires de points à faible distance, du caractère linéaire de la limite entre quart en réserve et série affouagère (qui ne peut donc pas suivre systématiquement des limites écologiques), de la relative facilité de contrôle de l'homogénéité des sols, nous n'avons justement obtenu que de faibles différences entre anciens traitements sylvicoles. Et pourtant, même dans ce cas, il pourrait encore exister un biais. Il a été régulièrement écrit que le quart de réserve avait été installé plus souvent sur les meilleurs sols de la forêt communale. Nous sommes en train de vérifier une hypothèse différente : il a été installé le plus souvent au plus loin de chemin de pénétration dans la communale depuis le village, pour des raisons évidemment pratiques.

Bien sûr, nous avons de nombreux autres arguments, en ce qui concerne l'impact des activités agricoles anciennes, qui nous montrent que les effets mis en évidence, les listes d'espèces construites, ne sont pas que des artefacts. Le principal est que ces espèces montrent non seulement une différence de fréquence entre forêts anciennes et récentes mais surtout, qu'elles montrent aussi des *patterns* de pénétration dans les forêts récentes caractéristiques d'une limitation par la dispersion, et donc caractéristiques d'une dette de recolonisation et non seulement de la préexistence d'un filtre environnemental. C'est une des perspectives possible et intéressantes de ces travaux : intégrer dans

les modèles développés ici pour identifier les espèces de forêts ancienne ou récente les effets de distance aux lisières de forêt ancienne les plus proches.

Mais la question de la confusion entre effets induits et différences préexistantes se pose de façon plus prégnante dans le cas des effets des sylvicultures anciennes, en particulier parce qu'ils sont plus faibles. Il s'agit en fait d'une question de sciences du sol, pédologie ou même plutôt géologie : quels sont les « invariants » environnementaux de l'écosystème (donc du sol, le plus stable de ses composants) face aux perturbations humaines, selon le type de perturbation, sa durée, son ancienneté ? Comment cartographier ces invariants ? Si nous disposions de cartes des sols (profonds...) bien faites, nous pourrions avancer beaucoup plus rapidement sur ces questions d'impacts des activités humaines. Dans tous les cas, on ne peut plus envisager de telles études sans prévoir dès le départ des analyses texturales et chimiques d'horizons de profondeur intermédiaire (40 cm à 1m ici, par exemple), qui seules nous permettraient une meilleure sûreté dans l'interprétation des résultats. Les cartes des sols existantes sont bien trop imprécises pour pouvoir se passer de ces analyses. Il faudra aussi mieux réfléchir à quels descripteurs du sol constituent les meilleurs invariants possibles.

5 - Clef d'identification des usages anciens à partir de la végétation. Liste d'espèces végétales sensibles aux actions sylvicoles et changements d'usages des sols »

5.1 - Clef d'identification des usages anciens à partir de la végétation.

Les tableaux suivants donnent la liste des espèces les plus caractéristiques des occupations anciennes dans les forêts de la sylvoécocorégion IGN/Ifn des Préalpes du Nord (H10, voir carte dans le rapport final. Les espèces ont été identifiées par croisement de la base de données de relevés du CBNA, de la carte d'Etat-Major, et de la carte des forêts actuelles de l'IGN/Ifn.

On présente successivement 6 tableaux :

- les espèces différentielles des forêts anciennes comparées aux forêts récentes ;
- dans les forêts récentes, les espèces différentielles des anciennes cultures par rapport aux anciennes prairies de fauche ;
- dans les forêts anciennes, les espèces différentielles des anciennes cultures par rapport aux anciennes pâtures.

On a indiqué à chaque fois la fréquence d'occurrence de chaque espèce dans chaque type de forêt, son indice de fidélité d'Ochiai par rapport à ce type de forêt et le rapport de cote du test de l'effet de l'appartenance à ce type de forêt sur la fréquence de l'espèce dans un modèle logistique.

Plus précisément, et en prenant l'exemple des listes d'espèces différentielles des forêts anciennes et récentes :

- L'indice d'Ochiai (Cáceres M. de, Font X., Oliva F., 2008, "Assessing species diagnostic value in large data sets: A comparison between phi-coefficient and Ochiai index", Journal of Vegetation Science, vol. 19, 779-788) est calculé comme :

$$I_0 = \sqrt{\frac{n_p}{N_p} \times \frac{n_p}{n}}$$

avec n_p le nombre de relevés de forêt ancienne (ou récente, dans le second tableau) dans lesquels l'espèce est présente, N_p le nombre de relevés total de forêt ancienne (ou récente) analysés et n le nombre de relevés dans lesquels l'espèce est présente pour l'ensemble du jeu de données (forêts anciennes et récentes réunies). La valeur de l'indice d'Ochiai varie entre 0 et 1. Plus elle est élevée, plus l'espèce est caractéristique du type de forêt, ancienne ou récente.

- Le rapport de cote est calculé comme l'exponentielle du coefficient correspondant au facteur forêt ancienne (ou récente) dans le modèle logistique de prédiction de la présence de l'espèce intégrant les effets de l'altitude et de l'ancienneté. Il varie de 1 à l'infini. Plus il est élevé, plus l'espèce montre une préférence marquée pour un type de forêt, *indépendamment des effets de l'altitude et de l'exposition* (contrairement à l'indice d'Ochiai).

Pour la différenciation des forêts anciennes et récentes (deux premiers tableaux), on a limité la liste des espèces à celles ayant un indice de fidélité d'Ochiai supérieur ou égal à 0,15 et un effet de l'ancienneté dans le modèle logistique présentant un seuil de significativité $P < 0,001$ (test de type 3). L'objectif de ces listes est en effet d'aider à la reconnaissance de l'ancienneté de l'état boisé d'après la flore, sur le terrain. On pourra demander à l'INRA de Nancy la liste complète des espèces présentant une préférence pour les forêts anciennes ou récentes, si l'objectif est plus conservatoire, par exemple.

Pour les tableaux suivants (comparaison cultures-prairies et cultures-pâtures), on a conservé toutes les espèces montrant un effet significatif de l'usage ancien, car leur nombre était bien sûr plus limité, en raison de l'ajustement des modèles sur un nombre plus faible de relevés.

L'examen des deux premiers tableaux ci-dessous montre que la fidélité des espèces de forêts anciennes aux forêts anciennes est très significativement plus élevée que celles des espèces de forêts récentes aux forêts récentes. On pouvait s'y attendre, puisque une part de l'explication de ces différences floristiques réside dans la capacité de colonisation des espèces : faible pour les espèces de forêt ancienne, plus élevée pour celles de forêt récente. Il est donc normal de retrouver celles-ci dans tous types de milieux.

La remarque précédente a une conséquence directe pour l'identification du type de forêt à partir de la flore : il vaut mieux se baser sur la présence des espèces de forêts anciennes (premier tableau) que sur celles du second tableau. Si le nombre d'espèces de forêt ancienne est élevé, on est en forêt ancienne, sinon en forêt récente, indépendamment du nombre d'espèces de forêts récentes.

Le meilleur seuil de discrimination se situe autour d'un tiers des espèces du relevé. Lorsque le nombre d'espèces du premier tableau dépasse le tiers du nombre total d'espèces du relevé, on décide de classer le relevé en forêt ancienne, sinon en forêt récente. Mais cette procédure reste peu fiable. Elle ne permet, au mieux, que de classer correctement 67% des relevés de forêt ancienne de la base du CBNA et 69% des relevés de forêt récente.

Au sein des forêts récentes, il est évidemment plus aisé de distinguer les anciens usages à partir de la flore, puisqu'on limite fortement la variation possible.

Entre prairies et cultures, nous avons calculé la fonction discriminante suivante :

Indice = + 0.834

+ 0.08 * pourcentage d'espèces dans le relevé appartenant au tableau « cultures vs. prairies de fauche » (en %)

- 0.102 * pourcentage d'espèces dans le relevé appartenant au tableau « prairies de fauche vs. cultures » (en %)

Si l'indice est positif, on décide de classer le relevé en ancienne culture, sinon en ancienne prairie de fauche. Cette fonction discriminante permet de classer correctement 82% des anciennes cultures et 71% des anciennes prairies de fauche dans le jeu de relevés du CBNA.

Entre les cultures et les pâtures, l'indice est :

Indice = - 0,351

+ 0,134 * pourcentage d'espèces dans le relevé appartenant au tableau « cultures vs. pâtures » (en %)

- 0,177 * pourcentage d'espèces dans le relevé appartenant au tableau « pâtures vs. cultures » (en %)

Si l'indice est positif, on décide de classer le relevé en ancienne culture, sinon en ancienne pâture. Cette fonction discriminante permet de classer correctement 79% des anciennes cultures et 78% des anciennes pâtures dans le jeu de relevés du CBNA.

Espèces différentielles des forêts anciennes *versus* forêts récentes

Les espèces montagnardes qui n'avaient jamais été testées dans des études antérieures de liaison avec l'ancienneté de l'état boisé sont indiquées avec une étoile derrière leur nom.

| Taxon | Fréquence en forêt ancienne (%) | Fréquence en forêt récente (%) | Indice d'Ochiai | Rapport de cote de l'effet occupation ancienne |
|--|---------------------------------|--------------------------------|-----------------|--|
| <i>Abies alba</i> Miller | 50,9 | 25,1 | 0,64 | 2,47 |
| <i>Acer opalus</i> Miller | 15,4 | 10,3 | 0,34 | 1,78 |
| <i>Acer pseudoplatanus</i> L. | 44,5 | 28,8 | 0,58 | 1,73 |
| <i>Aconitum lycoctonum</i> L. subsp. <i>vulparia</i> (Reichenb. ex Sprengel) Nyman * | 9,1 | 3,4 | 0,28 | 2,69 |
| <i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth | 19,1 | 9,9 | 0,39 | 1,66 |
| <i>Cacalia alliariae</i> Gouan * | 15,6 | 6,4 | 0,36 | 2,87 |
| <i>Calamintha grandiflora</i> (L.) Moench * | 21,6 | 5,0 | 0,44 | 4,09 |
| <i>Cardamine heptaphylla</i> (Vill.) O.E. Schulz | 23,3 | 8,6 | 0,44 | 2,56 |
| <i>Cardamine pentaphyllos</i> (L.) Crantz * | 13,1 | 3,5 | 0,34 | 3,22 |
| <i>Carex digitata</i> L. | 5,9 | 2,6 | 0,22 | 2,72 |
| <i>Carex sylvatica</i> Hudson | 13,9 | 7,8 | 0,33 | 1,71 |
| <i>Convallaria majalis</i> L. | 13,9 | 6,7 | 0,33 | 1,85 |
| <i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott | 38,4 | 18,3 | 0,56 | 2,40 |
| <i>Epilobium montanum</i> L. | 16,6 | 8,1 | 0,36 | 1,79 |
| <i>Euphorbia amygdaloides</i> L. | 12,1 | 6,5 | 0,31 | 1,96 |
| <i>Fagus sylvatica</i> L. | 66,0 | 35,5 | 0,72 | 2,70 |
| <i>Festuca heterophylla</i> Lam. | 5,5 | 2,4 | 0,21 | 2,49 |
| <i>Galium aristatum</i> L. * | 5,6 | 1,8 | 0,22 | 2,56 |
| <i>Galium odoratum</i> (L.) Scop. | 36,1 | 15,3 | 0,54 | 2,37 |
| <i>Geranium robertianum</i> L. | 25,3 | 15,9 | 0,44 | 1,57 |
| <i>Heracleum sphondylium</i> L. subsp. <i>elegans</i> (Crantz) Schübler & Martens * | 5,6 | 2,1 | 0,22 | 2,37 |
| <i>Hordelymus europaeus</i> (L.) C.O. Harz | 24,7 | 9,7 | 0,45 | 2,16 |
| <i>Lamium galeobdolon</i> (L.) L. subsp. <i>montanum</i> (Pers.) Hayek | 19,0 | 9,8 | 0,39 | 1,98 |
| <i>Lonicera alpigena</i> L. * | 21,6 | 11,9 | 0,41 | 2,14 |
| <i>Lonicera nigra</i> L. * | 20,8 | 8,7 | 0,41 | 2,04 |
| <i>Lonicera xylosteum</i> L. | 23,6 | 16,8 | 0,42 | 1,41 |
| <i>Melampyrum nemorosum</i> L. * | 3,8 | 0,5 | 0,19 | 8,71 |
| <i>Melampyrum vaudense</i> (Ronniger) Soç * | 17,1 | 8,1 | 0,37 | 2,03 |
| <i>Melica nutans</i> L. | 8,4 | 2,0 | 0,27 | 4,66 |
| <i>Melica uniflora</i> Retz. | 17,8 | 7,0 | 0,38 | 2,54 |
| <i>Mercurialis perennis</i> L. | 22,5 | 10,2 | 0,43 | 2,10 |
| <i>Milium effusum</i> L. | 7,8 | 3,2 | 0,25 | 2,14 |
| <i>Moehringia muscosa</i> L. * | 16,2 | 4,7 | 0,38 | 3,35 |
| <i>Oxalis acetosella</i> L. | 21,3 | 11,9 | 0,41 | 1,62 |
| <i>Paris quadrifolia</i> L. | 15,4 | 7,8 | 0,35 | 1,68 |

| Taxon | Fréquence en forêt ancienne (%) | Fréquence en forêt récente (%) | Indice d'Ochiai | Rapport de cote de l'effet occupation ancienne |
|---|---------------------------------|--------------------------------|-----------------|--|
| <i>Polygonatum odoratum</i> (Miller) Druce | 6,9 | 4,0 | 0,23 | 1,79 |
| <i>Polygonatum verticillatum</i> (L.) All. | 28,7 | 12,5 | 0,48 | 2,30 |
| <i>Polypodium vulgare</i> L. | 7,9 | 4,0 | 0,25 | 1,93 |
| <i>Polystichum aculeatum</i> (L.) Roth | 18,6 | 8,1 | 0,39 | 2,16 |
| <i>Polystichum lonchitis</i> (L.) Roth * | 6,6 | 4,9 | 0,22 | 1,93 |
| <i>Prenanthes purpurea</i> L. | 39,1 | 18,8 | 0,56 | 2,22 |
| <i>Quercus humilis</i> Miller subsp. <i>lanuginosa</i> (Lam.) Franco & G. Lopez | 8,8 | 6,7 | 0,25 | 1,99 |
| <i>Ribes alpinum</i> L. | 21,4 | 9,1 | 0,42 | 2,27 |
| <i>Rosa pendulina</i> L. * | 13,7 | 6,1 | 0,33 | 2,40 |
| <i>Rubus idaeus</i> L. | 28,2 | 20,8 | 0,45 | 1,36 |
| <i>Rubus ulmifolius</i> Schott | 8,2 | 2,8 | 0,26 | 2,86 |
| <i>Rumex arifolius</i> All. * | 5,9 | 2,9 | 0,22 | 2,18 |
| <i>Sambucus racemosa</i> L. | 9,6 | 4,0 | 0,28 | 2,12 |
| <i>Saxifraga rotundifolia</i> L. | 15,4 | 8,7 | 0,35 | 1,89 |
| <i>Senecio ovatus</i> (G. Gaertner, B. Meyer & Scherb.) Will subsp. <i>ovatus</i> | 21,5 | 12,5 | 0,41 | 1,42 |
| <i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke subsp. <i>vulgaris</i> | 8,3 | 6,0 | 0,25 | 1,73 |
| <i>Solidago virgaurea</i> L. subsp. <i>virgaurea</i> | 21,9 | 11,6 | 0,41 | 1,88 |
| <i>Sorbus aria</i> (L.) Crantz | 24,4 | 17,5 | 0,42 | 1,45 |
| <i>Sorbus aucuparia</i> L. | 27,7 | 16,0 | 0,46 | 1,78 |
| <i>Stellaria nemorum</i> L. subsp. <i>montana</i> (Pierrat) Berher | 10,6 | 4,3 | 0,30 | 1,98 |
| <i>Teucrium scorodonia</i> L. | 5,2 | 2,1 | 0,21 | 2,67 |
| <i>Vaccinium myrtillus</i> L. | 31,0 | 20,2 | 0,48 | 1,62 |
| <i>Veronica urticifolia</i> Jacq. * | 13,2 | 7,6 | 0,32 | 1,57 |
| <i>Viola reichenbachiana</i> Jordan ex Boreau | 12,9 | 7,1 | 0,32 | 1,57 |
| <i>Viola riviniana</i> Reichenb. | 3,5 | 1,1 | 0,17 | 3,11 |

Espèces différentielles des forêts récentes versus forêts anciennes

| Taxon | Fréquence en forêt ancienne (%) | Fréquence en forêt récente (%) | Indice d'Ochiai | Rapport de cote de l'effet occupation ancienne |
|---|---------------------------------|--------------------------------|-----------------|--|
| <i>Acer campestre</i> L. subsp. <i>campestre</i> | 5,0 | 9,1 | 0,21 | 1,64 |
| <i>Achillea millefolium</i> L. | 2,6 | 6,7 | 0,20 | 2,72 |
| <i>Acinos alpinus</i> (L.) Moench subsp. <i>alpinus</i> | 3,1 | 8,1 | 0,21 | 2,00 |
| <i>Alchemilla alpigena</i> Buser | 2,1 | 8,3 | 0,23 | 2,16 |
| <i>Anthoxanthum odoratum</i> L. | 2,4 | 4,6 | 0,15 | 2,05 |
| <i>Anthyllis vulneraria</i> L. subsp. <i>valesiaca</i> (G. Beck) Guyot | 2,6 | 10,3 | 0,26 | 2,97 |
| <i>Armeria alpina</i> Willd. | 0,5 | 4,8 | 0,20 | 3,22 |
| <i>Aster bellidiflorus</i> (L.) Scop. | 1,9 | 6,4 | 0,20 | 2,65 |
| <i>Brachypodium rupestre</i> (Host) Roemer & Schultes | 7,0 | 10,6 | 0,22 | 1,60 |
| <i>Briza media</i> L. | 2,7 | 7,9 | 0,22 | 3,63 |
| <i>Bromus erectus</i> Hudson | 3,6 | 10,0 | 0,24 | 3,17 |
| <i>Bupleurum petraeum</i> L. | 1,1 | 5,7 | 0,20 | 2,66 |
| <i>Carex sempervirens</i> Vill. | 3,4 | 16,8 | 0,35 | 3,41 |
| <i>Cerastium arvense</i> L. subsp. <i>strictum</i> (Koch) Gremli | 3,2 | 11,1 | 0,27 | 2,25 |
| <i>Cotoneaster jurana</i> Gandoger | 3,5 | 7,9 | 0,21 | 1,79 |
| <i>Crataegus monogyna</i> Jacq. | 5,8 | 9,8 | 0,21 | 1,68 |
| <i>Cruciata laevipes</i> Opiz | 1,2 | 3,7 | 0,15 | 3,93 |
| <i>Dactylorhiza fuchsii</i> (Druce) Soç subsp. <i>fuchsii</i> | 2,0 | 4,6 | 0,16 | 2,87 |
| <i>Dactylorhiza latifolia</i> (L.) Soç | 1,3 | 5,2 | 0,19 | 2,63 |
| <i>Dianthus hyssopifolius</i> L. | 1,7 | 5,7 | 0,19 | 2,60 |
| <i>Draba aizoides</i> L. | 0,7 | 3,7 | 0,16 | 3,01 |
| <i>Euphorbia cyparissias</i> L. | 4,7 | 11,0 | 0,25 | 1,97 |
| <i>Festuca laevigata</i> Gaudin | 4,6 | 13,8 | 0,29 | 2,14 |
| <i>Galium timeroyi</i> Jordan | 0,4 | 3,3 | 0,16 | 6,19 |
| <i>Gentiana angustifolia</i> Vill. | 2,4 | 11,5 | 0,29 | 3,41 |
| <i>Globularia cordifolia</i> L. | 5,4 | 18,3 | 0,34 | 2,50 |
| <i>Globularia nudicaulis</i> L. | 6,5 | 14,2 | 0,27 | 1,78 |
| <i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br. in Aiton fil. | 2,5 | 5,0 | 0,16 | 2,01 |
| <i>Helianthemum nummularium</i> (L.) Miller | 0,9 | 3,9 | 0,16 | 3,09 |
| <i>Helianthemum oelandicum</i> (L.) DC. subsp. <i>alpestre</i> (Jacq.) Cesati | 0,6 | 5,4 | 0,21 | 3,12 |
| <i>Helictotrichon setaceum</i> (Vill.) Henrard | 0,6 | 3,1 | 0,15 | 4,06 |
| <i>Hippocrepis comosa</i> L. | 5,0 | 10,6 | 0,24 | 1,76 |
| <i>Juniperus communis</i> L. | 6,7 | 10,8 | 0,22 | 1,82 |
| <i>Juniperus sibirica</i> Loddiges in Burgsd. | 4,8 | 16,2 | 0,32 | 1,97 |
| <i>Lathyrus pratensis</i> L. | 3,9 | 6,1 | 0,17 | 2,11 |
| <i>Leucanthemum vulgare</i> Lam. | 6,7 | 11,4 | 0,23 | 1,65 |

| Taxon | Fréquence en forêt ancienne (%) | Fréquence en forêt récente (%) | Indice d'Ochiai | Rapport de cote de l'effet occupation ancienne |
|---|---------------------------------|--------------------------------|-----------------|--|
| <i>Listera ovata</i> (L.) R. Br. | 1,8 | 4,3 | 0,15 | 2,55 |
| <i>Luzula multiflora</i> (Ehrh.) Lej. | 0,9 | 4,1 | 0,17 | 4,33 |
| <i>Minuartia verna</i> (L.) Hiern | 0,5 | 3,1 | 0,15 | 3,01 |
| <i>Myosotis decumbens</i> Host | 4,0 | 6,2 | 0,17 | 2,02 |
| <i>Pedicularis gyroflexa</i> Vill. in Chaix | 0,4 | 3,9 | 0,18 | 5,68 |
| <i>Phyteuma orbiculare</i> L. | 3,6 | 9,5 | 0,23 | 2,02 |
| <i>Pinus sylvestris</i> L. | 4,2 | 9,9 | 0,23 | 2,64 |
| <i>Pinus uncinata</i> Ramond ex DC. | 4,5 | 22,4 | 0,40 | 3,91 |
| <i>Plantago media</i> L. | 1,6 | 4,3 | 0,16 | 3,01 |
| <i>Polygala calcarea</i> F.W. Schultz | 2,7 | 10,4 | 0,26 | 3,08 |
| <i>Potentilla neumanniana</i> Reichenb. | 1,2 | 3,7 | 0,15 | 3,15 |
| <i>Primula veris</i> L. | 2,0 | 7,8 | 0,23 | 3,59 |
| <i>Sanguisorba minor</i> Scop. | 2,5 | 6,1 | 0,18 | 2,66 |
| <i>Saxifraga exarata</i> Vill. | 0,2 | 3,2 | 0,17 | 4,23 |
| <i>Saxifraga paniculata</i> Miller | 3,7 | 9,7 | 0,24 | 1,81 |
| <i>Sesleria caerulea</i> (L.) Ard. | 11,1 | 20,2 | 0,31 | 1,53 |
| <i>Sideritis hyssopifolia</i> L. | 0,8 | 3,6 | 0,16 | 3,20 |
| <i>Teucrium montanum</i> L. | 1,7 | 4,9 | 0,17 | 2,35 |
| <i>Thymus serpyllum</i> L. | 2,1 | 7,6 | 0,22 | 2,52 |
| <i>Trifolium montanum</i> L. | 0,5 | 3,1 | 0,15 | 6,96 |
| <i>Trifolium pratense</i> L. | 3,7 | 8,0 | 0,21 | 2,24 |
| <i>Urtica dioica</i> L. | 10,0 | 13,0 | 0,23 | 1,48 |
| <i>Veronica chamaedrys</i> L. | 4,2 | 6,3 | 0,16 | 1,74 |

Espèces différentielles des anciennes cultures *versus* anciennes prairies de fauche

| Taxon | Fréquence sur ancienne culture (%) | Fréquence sur ancienne prairie de fauche (%) | Indice d'Ochiai | Rapport de cote de l'effet occupation ancienne |
|---|------------------------------------|--|-----------------|--|
| <i>Acinos arvensis</i> (Lam.) Dandy subsp. <i>arvensis</i> | 2,4 | 0,0 | 0,16 | 3,44E+10 |
| <i>Aconitum anthora</i> L. | 1,1 | 0,0 | 0,11 | 7,89E+11 |
| <i>Actaea spicata</i> L. | 9,1 | 5,8 | 0,28 | 2,56E+00 |
| <i>Arabis serpyllifolia</i> Vill. subsp. <i>serpyllifolia</i> | 0,7 | 0,0 | 0,08 | 5,03E+12 |
| <i>Arctium nemorosum</i> Lej. | 1,6 | 0,0 | 0,12 | 4,51E+10 |
| <i>Asarum europaeum</i> L. | 1,1 | 0,0 | 0,11 | 1,79E+11 |
| <i>Campanula glomerata</i> L. | 2,0 | 0,0 | 0,14 | 4,75E+11 |
| <i>Carlina vulgaris</i> L. subsp. <i>vulgaris</i> | 2,2 | 0,0 | 0,15 | 2,83E+10 |
| <i>Centaurea jacea</i> L. | 2,9 | 0,0 | 0,17 | 3,09E+10 |
| <i>Cephalanthera damasonium</i> (Miller) Druce | 5,3 | 0,7 | 0,23 | 7,04E+00 |
| <i>Cephalanthera rubra</i> (L.) L.C.M. Richard | 2,7 | 0,0 | 0,16 | 3,60E+10 |
| <i>Chaerophyllum temulum</i> L. | 4,7 | 0,7 | 0,21 | 6,00E+00 |
| <i>Crataegus monogyna</i> Jacq. | 19,6 | 9,4 | 0,41 | 2,00E+00 |
| <i>Daphne laureola</i> L. | 24,9 | 10,8 | 0,47 | 2,35E+00 |
| <i>Dianthus sylvestris</i> Wulfen subsp. <i>sylvestris</i> | 3,6 | 0,0 | 0,19 | 4,04E+10 |
| <i>Digitalis grandiflora</i> Miller | 6,0 | 2,2 | 0,23 | 3,49E+00 |
| <i>Epilobium montanum</i> L. | 10,9 | 7,2 | 0,30 | 2,80E+00 |
| <i>Festuca filiformis</i> Pourret | 1,8 | 0,0 | 0,13 | 6,89E+10 |
| <i>Galium aparine</i> L. | 2,9 | 0,0 | 0,17 | 3,83E+10 |
| <i>Genista cinerea</i> (Vill.) DC. | 2,7 | 0,0 | 0,16 | 5,08E+10 |
| <i>Hedera helix</i> L. | 20,0 | 8,6 | 0,42 | 2,04E+00 |
| <i>Hypericum hirsutum</i> L. | 1,1 | 0,0 | 0,11 | 1,00E+12 |
| <i>Inula conyza</i> DC. | 2,2 | 0,0 | 0,15 | 6,88E+10 |
| <i>Luzula forsteri</i> (Sm.) DC. | 2,2 | 0,0 | 0,15 | 3,58E+10 |
| <i>Mercurialis perennis</i> L. | 13,1 | 6,5 | 0,34 | 2,21E+00 |
| <i>Neottia nidus-avis</i> (L.) L.C.M. Richard | 10,4 | 3,6 | 0,31 | 3,80E+00 |
| <i>Paris quadrifolia</i> L. | 10,9 | 7,2 | 0,30 | 2,07E+00 |
| <i>Pimpinella saxifraga</i> L. | 3,6 | 0,7 | 0,18 | 6,11E+00 |
| <i>Pinus sylvestris</i> L. | 18,0 | 6,5 | 0,40 | 2,66E+00 |
| <i>Poa bulbosa</i> L. subsp. <i>bulbosa</i> var. <i>vivipara</i> Koeler | 0,7 | 0,0 | 0,08 | 1,61E+14 |
| <i>Quercus humilis</i> Miller subsp. <i>lanuginosa</i> (Lam.) Franco & G. López | 14,4 | 5,0 | 0,36 | 2,33E+00 |
| <i>Rubus ulmifolius</i> Schott | 5,3 | 0,7 | 0,23 | 6,48E+00 |
| <i>Salvia glutinosa</i> L. | 8,4 | 0,7 | 0,29 | 1,09E+01 |
| <i>Sanicula europaea</i> L. | 14,7 | 5,8 | 0,36 | 3,11E+00 |
| <i>Solidago virgaurea</i> L. subsp. <i>virgaurea</i> | 14,4 | 8,6 | 0,35 | 2,28E+00 |
| <i>Vicia tenuifolia</i> Roth | 2,9 | 0,7 | 0,16 | 8,84E+00 |

Espèces différentielles des anciennes prairies de fauche versus anciennes cultures

| Taxon | Fréquence sur ancienne culture (%) | Fréquence sur ancienne prairie de fauche (%) | Indice d'Ochiai | Rapport de cote de l'effet occupation ancienne |
|---|------------------------------------|--|-----------------|--|
| <i>Acer pseudoplatanus</i> L. | 26,2 | 46,0 | 0,40 | 1,73E+00 |
| <i>Achillea millefolium</i> L. | 6,2 | 10,8 | 0,19 | 2,52E+00 |
| <i>Agrostis capillaris</i> L. | 2,0 | 5,8 | 0,16 | 3,16E+00 |
| <i>Allium ursinum</i> L. subsp. <i>ursinum</i> | 1,3 | 5,0 | 0,16 | 4,91E+00 |
| <i>Alnus incana</i> (L.) Moench | 0,7 | 3,6 | 0,15 | 1,41E+01 |
| <i>Angelica sylvestris</i> L. | 3,6 | 9,4 | 0,20 | 3,96E+00 |
| <i>Aposeris foetida</i> (L.) Less. | 1,6 | 4,3 | 0,14 | 4,69E-02 |
| <i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth | 8,0 | 25,9 | 0,36 | 3,93E+00 |
| <i>Bunium bulbocastanum</i> L. | 0,2 | 2,2 | 0,13 | 9,66E+00 |
| <i>Cacalia alpina</i> L. | 0,9 | 4,3 | 0,16 | 4,72E+00 |
| <i>Carex panicea</i> L. | 0,0 | 1,4 | 0,12 | 5,14E+11 |
| <i>Carex paniculata</i> L. | 0,7 | 2,9 | 0,13 | 5,27E+00 |
| <i>Carex pendula</i> Hudson | 1,3 | 3,6 | 0,13 | 9,15E+00 |
| <i>Carex viridula</i> Michaux subsp. <i>brachyrrhyncha</i> (Celak.) B. Schmid var. <i>elatior</i> (Schlecht.) Crins | 0,0 | 1,4 | 0,12 | 6,54E+11 |
| <i>Chaerophyllum hirsutum</i> L. | 1,8 | 5,0 | 0,15 | 3,12E+00 |
| <i>Chrysosplenium alternifolium</i> L. | 0,9 | 5,8 | 0,20 | 7,82E+00 |
| <i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop. | 1,1 | 5,0 | 0,17 | 5,77E+00 |
| <i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench | 0,4 | 2,9 | 0,14 | 6,93E+00 |
| <i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv. | 1,6 | 7,2 | 0,21 | 6,42E+00 |
| <i>Dryopteris affinis</i> (Lowe) Fraser-Jenkins subsp. <i>borreri</i> (Newman) Fraser-Jenkins | 0,0 | 2,9 | 0,17 | 1,06E+12 |
| <i>Dryopteris dilatata</i> (Hoffm.) A. Gray | 3,1 | 10,1 | 0,22 | 2,88E+00 |
| <i>Epilobium alpestre</i> (Jacq.) Krockner | 0,2 | 2,9 | 0,15 | 1,15E+12 |
| <i>Epipactis palustris</i> (L.) Crantz | 0,0 | 1,4 | 0,12 | 6,54E+11 |
| <i>Equisetum hyemale</i> L. | 0,4 | 2,2 | 0,11 | 9,97E+00 |
| <i>Eriophorum latifolium</i> Hoppe | 0,0 | 1,4 | 0,12 | 6,54E+11 |
| <i>Eriophorum polystachion</i> L. [1753] | 0,0 | 1,4 | 0,12 | 5,71E+11 |
| <i>Euphrasia officinalis</i> L. | 0,0 | 2,2 | 0,15 | 8,90E+11 |
| <i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim. subsp. <i>ulmaria</i> | 2,0 | 6,5 | 0,18 | 4,09E+00 |
| <i>Galium mollugo</i> L. subsp. <i>mollugo</i> | 1,3 | 4,3 | 0,15 | 4,92E+00 |
| <i>Genista tinctoria</i> L. | 0,4 | 2,2 | 0,11 | 6,84E+00 |
| <i>Geum urbanum</i> L. | 7,6 | 14,4 | 0,23 | 2,36E+00 |
| <i>Glechoma hederacea</i> L. | 2,2 | 7,2 | 0,19 | 5,37E+00 |
| <i>Hepatica nobilis</i> Schreber | 0,2 | 0,7 | 0,06 | 1,24E+129 |
| <i>Hieracium amplexicaule</i> L. gr. | 0,2 | 1,4 | 0,10 | 9,65E+01 |
| <i>Hieracium glaucinum</i> Jordan gr. | 0,2 | 2,2 | 0,13 | 1,35E+01 |
| <i>Hieracium juranum</i> Fries gr. | 0,4 | 0,7 | 0,05 | 3,93E-04 |
| <i>Hieracium lactucella</i> Wallr. | 0,4 | 1,4 | 0,08 | 6,25E+11 |
| <i>Hieracium urticaceum</i> Arvet-Touvet & Ravaut gr. | 0,0 | 1,4 | 0,12 | 1,08E+14 |
| <i>Hypericum maculatum</i> Crantz | 2,4 | 8,6 | 0,21 | 7,03E+00 |
| <i>Juncus conglomeratus</i> L. | 0,0 | 1,4 | 0,12 | 1,86E+13 |
| <i>Knautia dipsacifolia</i> Kreutzer | 2,9 | 9,4 | 0,22 | 3,10E+00 |

| Taxon | Fréquence sur ancienne culture (%) | Fréquence sur ancienne prairie de fauche (%) | Indice d'Ochiai | Rapport de cote de l'effet occupation ancienne |
|--|------------------------------------|--|-----------------|--|
| <i>Lamium galeobdolon</i> (L.) L. subsp. <i>montanum</i> (Pers.) Hayek | 10,2 | 20,1 | 0,28 | 2,34E+00 |
| <i>Lamium maculatum</i> L. | 4,2 | 8,6 | 0,18 | 2,46E+00 |
| <i>Leucanthemum adustum</i> (Koch) Grelli | 0,2 | 1,4 | 0,10 | 2,78E+12 |
| <i>Luzula campestris</i> (Ehrh.) Lej. | 1,1 | 2,9 | 0,11 | 4,98E+00 |
| <i>Lysimachia nemorum</i> L. | 0,7 | 5,0 | 0,19 | 5,48E+00 |
| <i>Melampyrum sylvaticum</i> L. | 0,0 | 2,2 | 0,15 | 3,24E+11 |
| <i>Melittis melissophyllum</i> L. | 2,7 | 5,8 | 0,15 | 2,87E+00 |
| <i>Myosotis decumbens</i> Host | 5,1 | 18,7 | 0,32 | 3,43E+00 |
| <i>Narcissus pseudonarcissus</i> L. | 0,0 | 2,2 | 0,15 | 4,16E+11 |
| <i>Petasites hybridus</i> (L.) G. Gaertner, B. Meyer & Scherb subsp. <i>hybridus</i> | 1,3 | 5,8 | 0,18 | 4,68E+00 |
| <i>Plantago media</i> L. | 4,9 | 10,8 | 0,21 | 2,92E+00 |
| <i>Polygonum bistorta</i> L. | 2,2 | 7,2 | 0,19 | 3,04E+00 |
| <i>Populus alba</i> L. | 0,9 | 2,2 | 0,10 | 6,62E+00 |
| <i>Populus tremula</i> L. | 6,2 | 10,8 | 0,19 | 2,73E+00 |
| <i>Potentilla erecta</i> (L.) Räuschel | 1,6 | 8,6 | 0,23 | 5,96E+00 |
| <i>Primula elatior</i> (L.) Hill subsp. <i>elatior</i> | 1,1 | 3,6 | 0,13 | 6,67E+00 |
| <i>Ranunculus aconitifolius</i> L. | 1,8 | 7,2 | 0,20 | 2,88E+00 |
| <i>Ranunculus acris</i> L. | 3,1 | 12,9 | 0,27 | 5,29E+00 |
| <i>Rubus glandulosus</i> Bellardi | 1,8 | 8,6 | 0,23 | 6,71E+00 |
| <i>Rubus idaeus</i> L. | 15,6 | 34,5 | 0,37 | 1,98E+00 |
| <i>Salix aurita</i> L. | 0,4 | 2,2 | 0,11 | 6,39E+00 |
| <i>Silene dioica</i> (L.) Clairv. | 3,6 | 16,5 | 0,31 | 4,49E+00 |
| <i>Stellaria nemorum</i> L. subsp. <i>montana</i> (Pierrat) Berher | 2,9 | 11,5 | 0,25 | 3,11E+00 |
| <i>Thymus polytrichus</i> Borb s 2 | 0,4 | 2,9 | 0,14 | 3,07E+01 |
| <i>Urtica dioica</i> L. | 15,1 | 25,2 | 0,29 | 1,87E+00 |
| <i>Valeriana dioica</i> L. | 0,0 | 2,2 | 0,15 | 9,09E+11 |
| <i>Veratrum lobelianum</i> Bernh. in Schrader | 2,4 | 12,9 | 0,28 | 4,51E+00 |
| <i>Veronica beccabunga</i> L. | 0,4 | 3,6 | 0,16 | 8,15E+00 |
| <i>Veronica montana</i> L. | 0,0 | 1,4 | 0,12 | 1,04E+12 |

Espèces différentielles des anciennes cultures *versus* anciennes pâtures

| Taxon | Fréquence en ancienne culture (%) | Fréquence en ancienne pâture (%) | Indice d'Ochiai | Rapport de cote de l'effet occupation ancienne |
|---|-----------------------------------|----------------------------------|-----------------|--|
| <i>Acer campestre</i> L. subsp. <i>campestre</i> | 19,3 | 1,7 | 0,42 | 3,06E+00 |
| <i>Acer opalus</i> Miller | 18,7 | 3,4 | 0,39 | 1,80E+00 |
| <i>Actaea spicata</i> L. | 9,1 | 2,7 | 0,26 | 4,01E+00 |
| <i>Aethusa cynapium</i> L. | 1,3 | 0,0 | 0,12 | 8,31E+10 |
| <i>Arabis serpyllifolia</i> Vill. subsp. <i>serpyllifolia</i> | 0,7 | 0,2 | 0,07 | 1,37E+02 |
| <i>Arctium nemorosum</i> Lej. | 1,6 | 0,0 | 0,12 | 4,35E+11 |
| <i>Artemisia vulgaris</i> L. | 0,7 | 0,3 | 0,06 | 9,76E-02 |
| <i>Asplenium trichomanes</i> L. | 6,7 | 5,0 | 0,18 | 2,71E+00 |
| <i>Bellis perennis</i> L. | 1,1 | 0,0 | 0,11 | 1,68E+11 |
| <i>Campanula persicifolia</i> L. | 3,3 | 1,9 | 0,14 | 3,68E-01 |
| <i>Cardamine hirsuta</i> L. | 0,4 | 0,2 | 0,05 | 3,74E-10 |
| <i>Carduus personata</i> (L.) Jacq. subsp. <i>personata</i> | 1,1 | 0,0 | 0,11 | 4,32E+11 |
| <i>Cirsium rivulare</i> (Jacq.) All. | 0,7 | 0,0 | 0,08 | 3,44E+12 |
| <i>Crataegus laevigata</i> (Poiret) DC. | 4,0 | 0,5 | 0,19 | 3,31E+00 |
| <i>Crepis biennis</i> L. | 0,9 | 0,0 | 0,09 | 7,63E+12 |
| <i>Cytisophyllum sessilifolium</i> (L.) O.F. L ng | 5,6 | 0,0 | 0,24 | 7,95E+10 |
| <i>Dactylorhiza fuchsii</i> (Druce) Soç subsp. <i>fuchsii</i> | 7,3 | 1,7 | 0,24 | 2,31E+00 |
| <i>Equisetum telmateia</i> Ehrh. | 0,4 | 0,0 | 0,07 | 1,53E+15 |
| <i>Fragaria vesca</i> L. | 24,0 | 14,5 | 0,37 | 6,48E-01 |
| <i>Fraxinus excelsior</i> L. | 37,1 | 7,9 | 0,54 | 1,60E+00 |
| <i>Galium mollugo</i> L. | 2,2 | 0,2 | 0,14 | 3,28E+01 |
| <i>Geranium robertianum</i> L. | 23,6 | 8,4 | 0,40 | 2,26E+00 |
| <i>Hedera helix</i> L. | 20,0 | 1,4 | 0,43 | 2,85E+00 |
| <i>Helleborus foetidus</i> L. | 20,9 | 13,7 | 0,34 | 1,63E+00 |
| <i>Heracleum sphondylium</i> L. | 10,9 | 3,8 | 0,27 | 2,52E+00 |
| <i>Hippocrepis emerus</i> (L.) P. Lassen | 11,1 | 0,3 | 0,33 | 5,22E+00 |
| <i>Hypericum hirsutum</i> L. | 1,1 | 0,2 | 0,10 | 2,25E+01 |
| <i>Koeleria vallesiana</i> (Honckeny) Gaudin | 0,9 | 0,2 | 0,08 | 7,15E+01 |
| <i>Lapsana communis</i> L. subsp. <i>communis</i> | 5,8 | 0,5 | 0,23 | 1,80E+01 |
| <i>Larix decidua</i> Miller | 0,4 | 0,0 | 0,07 | 3,67E+13 |
| <i>Ligustrum vulgare</i> L. | 10,2 | 0,3 | 0,31 | 4,90E+00 |
| <i>Lonicera xylosteum</i> L. | 26,7 | 10,3 | 0,42 | 1,63E+00 |
| <i>Milium effusum</i> L. | 2,9 | 1,9 | 0,13 | 3,71E+00 |
| <i>Ononis natrix</i> L. | 1,3 | 0,0 | 0,12 | 2,02E+11 |
| <i>Petasites albus</i> (L.) Gaertner | 3,8 | 0,3 | 0,18 | 2,80E+01 |
| <i>Platanthera chlorantha</i> (Custer) Reichenb. | 0,7 | 0,0 | 0,08 | 1,61E+11 |
| <i>Poa bulbosa</i> L. | 0,4 | 0,3 | 0,05 | 6,44E-02 |
| <i>Populus tremula</i> L. | 6,2 | 3,4 | 0,19 | 3,47E-01 |

| Taxon | Fréquence en ancienne culture (%) | Fréquence en ancienne pâture (%) | Indice d'Ochiai | Rapport de cote de l'effet occupation ancienne |
|---|-----------------------------------|----------------------------------|-----------------|--|
| <i>Primula vulgaris</i> Hudson | 7,8 | 0,3 | 0,27 | 1,01E+01 |
| <i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn | 4,4 | 2,9 | 0,15 | 3,15E-01 |
| <i>Ranunculus aconitifolius</i> L. | 1,8 | 1,2 | 0,10 | 4,97E+00 |
| <i>Ranunculus ficaria</i> L. | 2,2 | 0,0 | 0,15 | 3,09E+10 |
| <i>Roegneria canina</i> (L.) Nevski | 1,8 | 0,0 | 0,13 | 9,78E+10 |
| <i>Salvia glutinosa</i> L. | 8,4 | 0,7 | 0,28 | 3,74E+00 |
| <i>Stachys alpina</i> L. | 4,4 | 0,9 | 0,19 | 6,18E+00 |
| <i>Stachys recta</i> L. | 6,4 | 0,2 | 0,25 | 6,03E+00 |
| <i>Succisa pratensis</i> Moench | 0,4 | 0,0 | 0,07 | 7,95E+52 |
| <i>Trifolium spadiceum</i> L. | 0,4 | 0,0 | 0,07 | 1,84E+12 |
| <i>Trisetum flavescens</i> (L.) P. Beauv. | 3,6 | 1,5 | 0,15 | 6,99E+00 |
| <i>Ulmus minor</i> Miller | 0,2 | 0,2 | 0,03 | 2,87E-04 |
| <i>Veronica officinalis</i> L. | 5,3 | 2,4 | 0,18 | 2,59E+00 |
| <i>Veronica urticifolia</i> Jacq. | 7,8 | 4,6 | 0,21 | 2,13E+00 |
| <i>Vicia sepium</i> L. | 22,0 | 6,8 | 0,40 | 1,99E+00 |
| <i>Vicia tenuifolia</i> Roth | 2,9 | 0,2 | 0,16 | 5,87E+01 |

Espèces différentielles des anciennes pâtures *versus* anciennes cultures

| Taxon | Fréquence en ancienne culture (%) | Fréquence en ancienne pâture (%) | Indice d'Ochiai | Rapport de cote de l'effet occupation ancienne |
|---|-----------------------------------|----------------------------------|-----------------|--|
| <i>Agrostis capillaris</i> L. | 2,0 | 5,0 | 0,19 | 4,82E+00 |
| <i>Amelanchier ovalis</i> Medik. | 7,6 | 9,9 | 0,25 | 2,57E+00 |
| <i>Bromus hordeaceus</i> L. | 0,2 | 0,3 | 0,05 | 2,92E+01 |
| <i>Bromus sterilis</i> L. | 0,2 | 0,3 | 0,05 | 7,85E+01 |
| <i>Carex sempervirens</i> Vill. | 1,1 | 32,1 | 0,56 | 4,82E+00 |
| <i>Cotoneaster integerrimus</i> Medik. | 0,2 | 1,2 | 0,10 | 7,81E+10 |
| <i>Daphne alpina</i> L. | 0,2 | 1,0 | 0,09 | 2,32E+12 |
| <i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv. | 1,6 | 2,2 | 0,12 | 3,83E+00 |
| <i>Dryopteris affinis</i> (Lowe) Fraser-Jenkins subsp. <i>borreri</i> (Newman) Fraser-Jenkins | 0,0 | 1,0 | 0,10 | 5,15E+11 |
| <i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P. Fuchs | 0,4 | 1,0 | 0,09 | 9,21E+00 |
| <i>Galium aristatum</i> L. | 1,3 | 1,9 | 0,11 | 3,44E+00 |
| <i>Globularia nudicaulis</i> L. | 3,1 | 26,7 | 0,49 | 2,52E+00 |
| <i>Gymnadenia odoratissima</i> (L.) L.C.M. Richard | 0,0 | 0,7 | 0,08 | 1,37E+11 |
| <i>Hieracium amplexicaule</i> L. gr. | 0,2 | 1,0 | 0,09 | 7,19E+01 |
| <i>Hieracium lawsonii</i> Vill. gr. | 0,0 | 1,2 | 0,11 | 3,92E+13 |
| <i>Holcus lanatus</i> L. | 0,2 | 0,5 | 0,06 | 4,78E+01 |
| <i>Hypericum montanum</i> L. | 2,0 | 2,7 | 0,13 | 4,69E+00 |
| <i>Leucanthemum adustum</i> (Koch) Gremlt | 0,2 | 2,2 | 0,14 | 4,89E+10 |
| <i>Lysimachia nemorum</i> L. | 0,7 | 2,2 | 0,13 | 8,06E+00 |
| <i>Malus sylvestris</i> Miller | 0,2 | 0,5 | 0,06 | 1,63E+11 |
| <i>Phegopteris connectilis</i> (Michaux) Watt | 0,0 | 0,5 | 0,07 | 1,11E+15 |
| <i>Phleum pratense</i> L. | 0,2 | 0,7 | 0,07 | 1,13E+01 |
| <i>Phyteuma orbiculare</i> L. | 0,9 | 15,9 | 0,39 | 6,77E+00 |
| <i>Pinus uncinata</i> Ramond ex DC. | 1,3 | 43,6 | 0,65 | 5,98E+00 |
| <i>Rhamnus alpina</i> L. | 5,3 | 10,6 | 0,28 | 2,18E+00 |
| <i>Rhododendron ferrugineum</i> L. | 0,0 | 3,6 | 0,19 | 2,32E+10 |
| <i>Rubus glandulosus</i> Bellardi | 1,8 | 3,2 | 0,15 | 4,82E+00 |
| <i>Rubus idaeus</i> L. | 15,6 | 22,7 | 0,39 | 4,88E-01 |
| <i>Saxifraga aizoides</i> L. | 0,2 | 1,0 | 0,09 | 2,12E+01 |
| <i>Scabiosa lucida</i> Vill. | 2,2 | 2,6 | 0,12 | 1,43E-01 |
| <i>Thesium alpinum</i> L. | 0,0 | 4,3 | 0,21 | 6,23E+10 |
| <i>Thymus pulegioides</i> L. | 2,0 | 2,2 | 0,11 | 3,14E+00 |
| <i>Veronica montana</i> L. | 0,0 | 1,2 | 0,11 | 1,38E+11 |
| <i>Veronica persica</i> Poiret | 0,7 | 0,7 | 0,06 | 7,86E+00 |

5.2 - Liste d'espèces végétales sensibles aux actions sylvicoles et changements d'usages des sols

Espèces sensibles aux actions sylvicoles anciennes

Les résultats de nos études indiquent que, contrairement aux hypothèses initiales, nous n'avons pas détecté d'espèces sensibles à long terme aux traitements sylvicoles que nous avons comparés : anciens mélanges de taillis et de futaie versus anciennes futaies, que ce soit en Lorraine ou dans le Vercors. Nous entendons par espèce sensible une espèce sur laquelle pèserait un risque à long terme de régression ou de disparition lié à l'un de ces types de sylviculture.

Les différences de fréquence de présence des espèces, prises individuellement, entre les deux types anciens de traitement sylvicole comparés, sont négligeables. Les quelques espèces qui montrent une légère tendance à moins bien supporter, à long terme, le régime des coupes de taillis sont, en milieux acides, *Galeopsis tetrahit*, *Ilex aquifolium*, *Carex pallescens*, *Anemone nemorosa*, secondairement *Pteridium aquilinum*, *Picea abies* et *Abies alba*, auxquelles on peut ajouter *Dryopteris carthusiana* sur tout type de substrat. Ce sont toutes des espèces banales.

Comme analysé dans le rapport complet, nos méthodes ne peuvent cependant détecter des effets que pour les espèces de fréquence relativement élevée. Nous ne pouvons pas faire d'inférence statistique fiable pour les espèces rares, parmi lesquelles pourraient donc se trouver des espèces sensibles.

Espèces sensibles aux changements d'usages des sols

46% du territoire des Quatre Montagnes est couvert de forêt ancienne, un taux très élevé en France. A titre de comparaison, la région Ile-de-France/Centre nord-ouest, où s'est déroulé une autre partie du projet, n'en contient que 13%. L'habitat forêt ancienne n'est donc pas menacé dans le Nord Vercors.

Nous avons mis en évidence dans les listes précédentes de très nombreuses espèces qui sont liées à la recolonisation forestière, dans un sens ou dans l'autre. Mais là encore, nous sommes limités en termes d'identification d'espèces rares.

Parmi les espèces les plus rares pour lesquelles il apparaît un effet significatif de la recolonisation, on trouve dans les forêts anciennes :

- des espèces forestières relativement rares : *Cirsium erisithales*, *Huperzia selago*, *Oreopteris limbosperma*, *Polystichum setiferum*, *Ribes petraeum*.
- des espèces de micro-habitats intra-forestiers qui semblent préférer les forêts anciennes aux forêts récentes, même si la forêt n'est pas leur habitat primaire : *Potentilla nitida* (rochers calcaires), *Rhodiola rosea* (éboulis), *Glyceria notata* dans les milieux humides, rare régionalement, *Carex divulsa* dans les milieux ouverts intra-forestiers, *Erythronium dens-canis* (habitat primaire de landes et pelouses).

Mais la plupart des espèces rares, liées à l'ancienneté de l'état boisé, et qui pourraient être menacées en cas de rupture de la continuité (temporelle) forestière se trouvent probablement parmi les 960 taxons relativement peu fréquents et qui ne montrent pas d'effet significatif de l'ancienneté pour des raisons avant tout statistiques.