



HAL
open science

La flore des forêts anciennes du Massif central

Léo Malzieu, Benoît Renaux

► **To cite this version:**

Léo Malzieu, Benoît Renaux. La flore des forêts anciennes du Massif central. *Revue forestière française*, 2017, 69 (4), pp.405-426. 10.4267/2042/67869 . hal-03447385

HAL Id: hal-03447385

<https://hal.science/hal-03447385>

Submitted on 24 Nov 2021

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

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

LA FLORE DES FORÊTS ANCIENNES DU MASSIF CENTRAL

LÉO MALZIEU – BENOÎT RENAUX

Après la fin de la dernière glaciation, il y a 12 000 ans, la forêt a recolonisé le continent européen et recouvert quasiment la totalité de l'espace (Carbiener, 1996). Actuellement, en dehors des stations à forte contrainte (à haute altitude, sur sol trop humide ou trop sec, lorsque des crues ou des éboulements décapent régulièrement le sol...), les milieux ouverts observés dans le Massif central sont la conséquence des défrichements successifs pour l'agriculture et le pastoralisme. Certaines zones sont restées forestières à travers les âges et représentent un héritage de la végétation forestière originelle postglaciaire. Selon la définition classiquement admise, une forêt est dite ancienne lorsqu'elle figure sur les plus anciennes cartographies disponibles, et qu'elle a continuellement existé depuis sans subir de défrichement (Hermy *et al.*, 1999 ; Hermy et Verheyen, 2007). La date butoir choisie diffère donc selon les zones géographiques, en fonction de leur histoire forestière et des cartes historiques produites. En France, si la plus ancienne carte réalisée à l'échelle nationale est celle dite de Cassini (seconde moitié du XVIII^e siècle), les cartes d'état-major (milieu du XIX^e siècle) s'avèrent être plus précises pour identifier les forêts anciennes (Dupouey *et al.*, 2002a ; Vallauri *et al.*, 2012). Celles-ci datent en outre du minimum forestier, ce qui, contrairement aux cartes de Cassini, réduit le risque qu'une forêt actuelle soit présente sur la carte ancienne tout en ayant connu un épisode d'usage agricole entre temps.

Les forêts anciennes abritent une biodiversité particulière, qui nécessite la présence continue dans le temps d'un sol forestier et d'un sous-bois pour se développer puis se maintenir. Plusieurs études ont mis en évidence des différences entre la flore d'une forêt ancienne et celle d'une forêt récente, et des listes d'espèces indicatrices d'ancienneté ont été proposées (Hermy *et al.*, 1999 ; Dupouey *et al.*, 2002b ; Verheyen *et al.*, 2003 ; Graae *et al.*, 2003 ; Bergès *et al.*, 2016 ; Sciamma *et al.*, 2009). Si certaines études ont porté sur ses marges (Dambrine *et al.*, 2007 au nord de l'Allier ; Febvre, 2010 dans les Cévennes), aucune n'a été menée sur l'ensemble du Massif central. Même si un « noyau dur » d'espèces indicatrices d'ancienneté semble être commun aux différentes zones géographiques, ces listes ont une portée régionale (Dupouey *et al.*, 2002), de nombreuses espèces diffèrent entre elles, et leur validité pour le Massif central n'est pas éprouvée (Gironde-Ducher, 2014). Certaines espèces endémiques du Massif central sont forcément absentes des listes élaborées ailleurs. Pour d'autres plantes, la réponse à l'ancienneté peut varier selon le contexte géographique (Hermy *et al.*, 1999) ou écologique (Verheyen *et al.*, 2003).

CONTEXTE GÉOGRAPHIQUE ET HISTORIQUE

La zone d'étude est le territoire d'agrément du Conservatoire botanique national du Massif central (CBNMC), qui comprend l'ensemble des départements d'Auvergne-Rhône-Alpes et de Nouvelle-Aquitaine situés dans le Massif central (Corrèze, Creuse, Haute-Vienne, Allier, Cantal, Haute-Loire, Puy-de-Dôme, Ardèche, Loire et Rhône).

Le Massif central abrite une forte diversité écologique et ses formations végétales sont influencées par son relief et sa complexité géologique. Le plus haut sommet, le Puy de Sancy, culmine à 1 886 m dans le département du Puy-de-Dôme. Ce relief a été marqué par des bouleversements tectoniques et par une activité volcanique importante. Situé au carrefour entre plusieurs zones climatiques, il est principalement soumis aux influences océanique à l'ouest, médio-européenne à l'est et méditerranéenne au sud. L'atténuation de l'influence océanique d'ouest en est est à l'origine de précipitations importantes sur la bordure occidentale des massifs, tandis que la frange orientale est davantage caractérisée par des hivers plus secs, avec des orages de printemps et d'été. La partie sud est marquée à basse altitude par des températures annuelles plus élevées, alors qu'en montagne un régime de précipitations particulier est observé. Une part importante des précipitations survient en effet à l'occasion d'épisodes cévenols brefs et violents.

Les activités humaines ont également façonné le paysage du Massif central, avec une alternance de phases de défrichement et de déprise agricole. L'histoire forestière du Massif central est comparable à la situation nationale. Après le minimum forestier du milieu du XIX^e siècle, on note deux périodes majeures de reboisement avec le programme de restauration des terrains en montagne (RTM) vers la fin du XIX^e siècle, puis avec le fonds forestier national (FFN) à partir du milieu du XX^e siècle. En parallèle, avec la déprise agricole et pastorale et l'exode rural, de nombreuses zones autrefois défrichées se sont reboisées naturellement par recolonisation spontanée.

OBJECTIFS DE L'ÉTUDE

Cette grande diversité écologique et floristique dans les forêts de la zone d'étude nous a incité à analyser la réponse de la flore à l'ancienneté par types de forêts, et non pas uniquement pour l'ensemble du jeu de données. Si Verheyen *et al.* (2003) ont réalisé auparavant une analyse séparée des forêts alluviales de l'*Alnion incanae* et des forêts collinéennes acidiphiles du *Quercion roboris*, cette approche n'a pas été retenue dans la plupart des études réalisées en France ou dans les pays limitrophes. Hermy *et al.* (1999) comme Gauberville *et al.* (2010) donnent chacun une liste unique, issue d'une synthèse de la littérature scientifique. Même si leurs modèles intègrent d'autres paramètres que l'ancienneté, une liste globale pour tous les types de forêts est produite dans Bergès *et al.* (2016), sur la base de l'analyse d'un vaste jeu de données couvrant une partie du Bassin parisien et du Nord-Est de la France. Enfin, dans Dupouey *et al.* (2002b), Dambrine *et al.* (2007), Sciamia *et al.* (2009) et Febvre (2010), l'analyse et les listes d'espèces produites ne distinguent pas de types de forêts différents. Dans ces publications, la zone d'étude est toutefois suffisamment restreinte pour garantir une certaine homogénéité dans les forêts analysées. Par exemple, Dambrine *et al.* (2007) ont travaillé sur une forêt de plaine en contexte acide, Dupouey *et al.* (2002b) sur des forêts du collinéen supérieur en contexte calcaire.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'étude de la flore des forêts anciennes du Massif central a nécessité préalablement leur identification et leur localisation. Pour identifier les forêts présentes il y a 150 ans, les cartes d'état-major ont été utilisées. Ces cartes ont été créées entre 1825 et 1866 dans un but militaire. Sur la zone d'étude, les minutes ont été levées de 1818 à 1855, en majorité entre 1835 et 1845. Elles permettent une visualisation relativement précise de l'occupation du sol à l'époque (figure 1, p. 408).

Les cartes d'état-major sont disponibles sur le site internet Géoportail® en format JP2. Elles couvrent chacune une surface de 640 km² (32 × 20 km). Ces dalles ont dû être géoréférencées

avant de pouvoir être utilisées. Ce travail étant très long, seules 37 cartes couvrant 23 680 km² et réparties sur l'ensemble du territoire d'agrément du CBNMC ont été sélectionnées. Elles correspondent à des secteurs aux taux de boisement importants, comportant en outre une bonne densité de données botaniques issues du système d'information Chloris® du CBNMC.

Parmi les plus de cinq millions d'informations botaniques de Chloris®, ce sont les relevés phytosociologiques forestiers qui ont été utilisés, car ceux-ci sont à la fois correctement localisés et suffisamment exhaustifs. Chacun de ces relevés phytosociologiques forestiers, provenant d'études réalisées par le CBNMC ou d'autres travaux versés dans Chloris®, est rattaché à un grand type de forêt (tableau I, p. 409). La précision de la localisation des relevés étant connue, seuls ceux disposant d'une précision géographique suffisante (localisés par GPS pour la plupart ou pointés avec une précision sur carte) ont été utilisés. Enfin, seuls les relevés assez récents, réalisés après 1997 ont été retenus, notamment pour contrôler l'effet du changement climatique (Lenoir *et al.*, 2008). Sur la zone d'étude, représentée par la couverture des cartes d'état-major, 3 632 relevés répondant à ces critères ont été pré-identifiés pour l'analyse.

Seule la flore vasculaire a été considérée, les bryophytes n'ayant pas été notées systématiquement dans les relevés. De plus, seuls les taxons identifiés à l'espèce ont été retenus pour l'analyse. Les plantes identifiées uniquement au genre dans les relevés ont été écartées. Il s'agit par exemple des plantules, mais aussi de groupes de taxons d'identification malaisée, fréquemment regroupés au rang du genre ou du groupe d'espèce. C'est le cas des ronces de la section *Rubus*, qui comporte notamment *Rubus fruticosus*, espèce pour laquelle de nombreuses erreurs de détermination existent. C'est aussi le cas des violettes du groupe *riviniana* (*Viola riviniana* et *V. reichenbachiana*), d'identification délicate en l'absence de fleurs, et souvent confondues.

L'ancienneté des forêts où sont situés les relevés a été déterminée avec les cartes d'état-major. Ils ont été projetés directement sur ces cartes avec le logiciel de cartographie Mapinfo®. L'ancienne occupation du sol a été renseignée dans la table attributaire, pour chaque relevé, d'après la position du relevé par rapport aux forêts d'état-major. Préalablement une zone tampon a été appliquée autour de leur position (figure 1, p. 408). L'emprise de la zone tampon a été calculée en additionnant l'effet lisière, évalué à 40 m (Alignier, 2010), et l'erreur cartographique. Cette erreur cartographique est fournie par le logiciel Mapinfo® pour chaque point de calage, la valeur maximale étant retenue pour l'ensemble de la feuille. Elle varie entre 40 m et 200 m selon les cartes. Le rayon de la zone tampon varie donc entre 80 m et 240 m. Cette précaution prise, il a été possible de savoir si le relevé a été effectué :

- au cœur d'une forêt présente sur les cartes d'état-major, les relevés étant alors considérés comme situés en forêt ancienne,
- totalement en dehors, ils ont alors été considérés localisés en forêt récente,
- ou en lisière.

Les relevés appartenant à cette dernière catégorie ont été écartés de l'étude. À ce stade, 1 991 relevés ont été conservés pour la suite de l'analyse, avec 990 en forêt ancienne (FA) et 1 001 en forêt récente (FR).

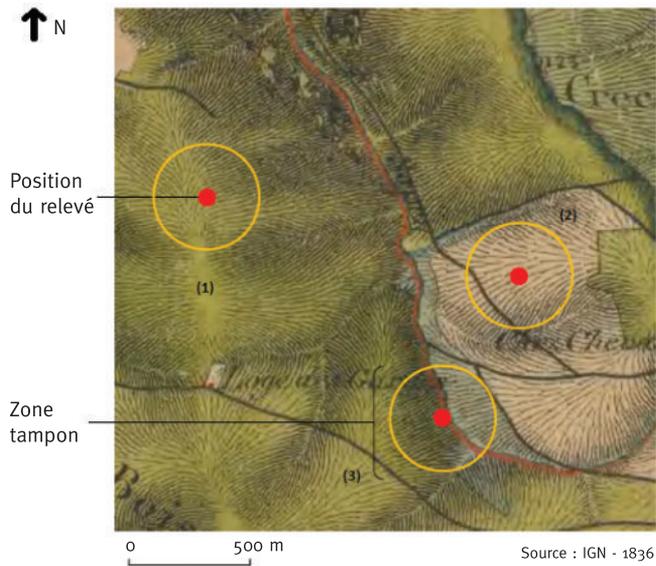
En plus de l'ancienneté, d'autres paramètres ont été contrôlés pour équilibrer le jeu de données, afin de vérifier que la comparaison entre les relevés de FA et de FR a bien porté sur l'ancienneté et non sur des conditions abiotiques qui seraient différentes entre le contexte ancien et récent. Des paramètres tels que l'altitude, la géologie, la sylvoécocorégion ou encore l'étage et le sous-étage de végétation ont ainsi été utilisés dans la stratification du plan d'échantillonnage des données. La répartition de ces paramètres a été vérifiée, afin qu'elle soit comparable entre les données situées en forêt ancienne et celles situées en forêt récente. Lorsqu'un paramètre était surreprésenté, par un nombre trop important de relevés dans un contexte d'ancienneté, certains

FIGURE 1

**REPRÉSENTATION DES DIFFÉRENTES OCCUPATIONS DU SOL
SUR LES CARTES D'ÉTAT-MAJOR ET PROJECTION DES RELEVÉS
ET DE LEURS ZONES TAMPONS SUR LES CARTES D'ÉTAT-MAJOR**

On distingue les forêts en vert, des espaces cultivés en blanc, des prairies ou des zones pâturées en bleu. Les teintes utilisées pour représenter les occupations du sol peuvent varier d'un réalisateur à l'autre. Ici la partie droite est plus foncée.

Les relevés dont la zone tampon comprend uniquement de la forêt (1) ou uniquement des milieux ouverts (2) sont conservés dans l'analyse pour être comparés. Ceux dont la zone tampon contient plusieurs occupations anciennes du sol (3) sont écartés de l'analyse.



relevés ont été éliminés de l'étude par une sélection aléatoire. De plus, les données des modèles climatiques développés au LERFoB (Laboratoire d'Études des Ressources Forêt-Bois, voir notamment Lebourgeois et Piedallu, 2005 ; Piedallu et Gégout, 2007) ont été prises en compte. Ainsi, la température au mois de janvier, la température moyenne annuelle (liée notamment à l'altitude et à l'exposition), le bilan hydrique climatique du mois de juillet (lié à la sécheresse estivale), le bilan hydrique climatique sur la saison de végétation (qui correspond à la moyenne du bilan hydrique climatique de mai à septembre) et l'indice d'aridité de De Martonne ont également servi à la stratification du plan d'échantillonnage. Les données pédologiques, qui manquaient pour l'ensemble des données, auraient permis de prendre en compte la différence de fertilité des sols, souvent plus faible pour les forêts anciennes, ou situées dans des secteurs plus accidentés. La répartition des forêts anciennes et récentes n'est pas aléatoire et les secteurs plus accessibles et plus fertiles ont souvent été défrichés. Toutefois de grands massifs, en position plane ou abritant des terrains peu accidentés (Forêt de Tronçais, des Colettes dans l'Allier, de la Comté dans le Puy-de-Dôme), historiquement utilisés pour la production de bois, sont restés forestiers au cours du temps.

La stratification du plan d'échantillonnage a permis de définir six types de forêts différents, afin d'identifier d'éventuelles réponses différentes à l'ancienneté pour certaines espèces. Chaque relevé analysé est rattaché à un type de forêt (tableau I, p. 409). Il s'agit de grands types de forêts d'identification relativement aisée sur le terrain, correspondant à des compartiments écologiques

bien distincts et possédant des cortèges floristiques particuliers permettant de les identifier. Les forêts d'éboulis et de ravins correspondent à des peuplements de Tilleuls, Frênes, Érables et Ormes, sur substrat mobile et souvent très riche en éléments grossiers, généralement sur pente très forte. Elles se rencontrent de l'étage collinéen à l'étage montagnard. Les forêts humides à bois dur sont soit des forêts alluviales d'Aulnes et de Frênes, soit des chênaies pédonculées-frênaies de bas de pentes ou dépression, sur sol humide à engorgé. On les rencontre également de l'étage collinéen à l'étage montagnard, mais plus fréquemment à l'étage collinéen. Les autres types de forêts se rencontrent sur des stations mésophiles, hors situations d'éboulis.

TABLEAU I Nombre de relevés dans les différents types de forêts et selon le contexte d'ancienneté

Types de forêts	Alliances phytosociologiques	Nombre de relevés en FA	Nombre de relevés en FR	Nombre de relevés total
Forêts collinéennes acidiphiles	<i>Quercion roboris</i> Malcuit 1929	64	64	128
Forêts collinéennes non acidiphiles	<i>Carpino betuli-Fagion sylvaticae</i> Bœuf, Renaux et Royer in Bœuf 2011	48	46	94
Forêts montagnardes acidiphiles	<i>Luzulo luzuloidis-Fagion sylvaticae</i> Lohmeyer et Tüxen in Tüxen 1954	47	28	75
Forêts montagnardes non acidiphiles	<i>Fagion sylvaticae</i> Luquet 1926	57	46	103
Forêts humides à bois dur	<i>Fraxino excelsioris-Quercion roboris</i> H.Passarge 1968 ; <i>Alnion incanae</i> Pawł. in Pawł., Sokołowski et Wallisch 1928	75	111	186
Forêts d'éboulis	<i>Lunario redivivae-Acerion pseudoplatani</i> Moor 1973 ; <i>Dryopterido affinis-Fraxinion excelsioris</i> Vanden Berghen ex Bœuf, Bardat, Gauberville, Lalanne, Renaux, Royer, Thébaud, Timbal et Seytre in Bœuf 2014	47	31	78
Total		338	326	664

Tout d'abord, une analyse canonique des correspondances (ACC) a été appliquée au tableau floristique (avec les relevés floristiques codés en abondance-dominance) en utilisant les facteurs « ancienneté », « type de forêt » et leur interaction en variables explicatives : l'ACC a pour objectif de tester si l'ancienneté et le type de forêt expliquent une part significative de la variabilité de la composition en espèces des relevés, et de calculer la part de variabilité expliquée par chaque facteur. Une ACC a ensuite été appliquée séparément aux six types de forêts. Les ACC ont été réalisées au moyen du logiciel R version 3.2.5 en utilisant la librairie *vegan* (<https://github.com/vegandevs/vegan>).

De plus, nous avons analysé la réponse de chacune des espèces inventoriées en comparant leurs fréquences dans les deux contextes d'ancienneté au moyen d'un test du Chi², calculé sur tableur (Excel®). Cette analyse a été conduite pour chaque type de forêt et pour l'ensemble des six types. Elle a été appliquée uniquement aux espèces qui avaient une fréquence d'au moins 15 % en FA ou en FR.

RÉSULTATS

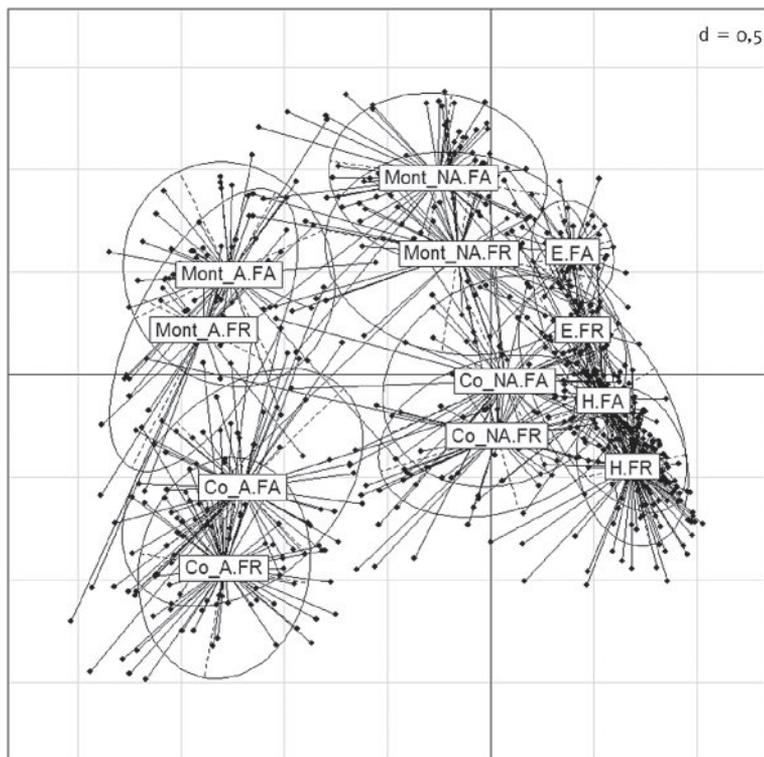
La composition floristique varie selon l'ancienneté et le type de forêt

L'ACC appliquée au jeu de données complet (664 relevés et 282 espèces) testant l'effet combiné de l'ancienneté et du type de forêt indique que les deux effets sont hautement significatifs ($p < 0,001$) et que l'interaction entre les deux effets est significative ($p < 0,001$). L'axe 1 de l'ACC correspond globalement à un gradient trophique séparant les forêts acidiphiles des forêts neutrophiles (figure 2, ci-dessous). L'axe 2 correspond à un gradient d'altitude (opposition entre les forêts collinéennes et montagnardes) auquel se superpose une distinction systématique entre forêt ancienne et récente, les forêts anciennes ayant des coordonnées plus élevées que les forêts récentes le long de cet axe.

Les deux facteurs expliquent 10,3 % de l'inertie totale du tableau floristique. Une décomposition de la variance indique que la part de variance propre expliquée par l'ancienneté est assez faible (0,7 %), la part propre liée au type de forêt représente 9,6 % ; la part commune expliquée conjointement par

FIGURE 2
PROJECTION DES RELEVÉS DANS LE PLAN FACTORIEL (1, 2)
DE L'ACC APPLIQUÉE AU TABLEAU FLORISTIQUE (664 RELEVÉS ET 282 ESPÈCES)
EN FONCTION DE L'ANCIENNETÉ ET DU TYPE DE FORÊT

La valeur d indique la taille de la grille. Les points sont regroupés selon l'ancienneté croisée avec le type de forêt : FA : forêt ancienne ; FR : forêt récente ; H : forêts humides ; E : forêts d'éboulis ; Co_A : forêts collinéennes acidiphiles ; Co_NA : forêts collinéennes non acidiphiles ; Mont_A : forêts montagnardes acidiphiles ; Mont_NA : forêts montagnardes non acidiphiles. Les ellipses de chaque classe contiennent 67 % des points de la classe selon l'hypothèse que la dispersion des points suit une loi de distribution normale bivariate.



les deux facteurs représente 0,3 %. Le contexte écologique structure donc fortement le jeu de données, et la composition floristique varie fortement entre les six grands types de forêts.

Des ACC réalisées sur les six sous-jeux de données correspondant aux six grands types de forêts indiquent un effet de l'ancienneté systématiquement hautement significatif ($p < 0,001$) et une part d'inertie expliquée plus importante que sur le jeu de données global : 3,4 % pour les forêts collinéennes acidiphiles, 2,8 % pour les forêts collinéennes non acidiphiles, 3,3 % pour les forêts montagnardes acidiphiles, 2,4 % pour les forêts montagnardes non acidiphiles, 4,5 % pour les forêts d'éboulis et de ravins et enfin 1,8 % pour les forêts humides à bois dur.

Ces analyses confirment non seulement l'effet de l'ancienneté sur la flore, mais aussi l'intérêt d'analyser la réponse des espèces à l'ancienneté selon le type de forêt.

La réponse des espèces à l'ancienneté varie selon le contexte

Au total, après équilibrage du jeu de données, 664 relevés ont été analysés à travers les 6 types de forêts. Le tableau II (pp. 414-421) présente les résultats obtenus pour les 145 espèces analysées par type de forêt et dans l'analyse globale, et leur réponse à l'ancienneté dans la littérature scientifique. Les résultats de 9 publications ont été synthétisés, dont deux ayant porté sur le Massif central (Dambrine *et al.*, 2007 à Tronçais et Febvre, 2010 dans les Cévennes).

Les résultats de nos analyses révèlent 103 espèces significativement plus fréquentes en FA ou FR : 37 sont plus fréquentes en FA, 56 en FR, et 10 en FA dans certains types de forêts mais en FR dans d'autres. Parmi ces espèces, 74 sont également citées par d'autres auteurs. D'autres sont nouvelles. Il s'agit pour certaines d'espèces endémiques du Massif central ou du Sud-Ouest de la France (par exemple *Doronicum austriacum*, *Euphorbia hyberna* et *Pulmonaria affinis*). Trente-trois espèces citées dans au moins une des 9 publications n'ont pas de réponse significative à l'ancienneté dans notre analyse. Il s'agit pour la plupart d'espèces citées dans moins de 3 publications, ou d'espèces ayant des réponses différentes à l'ancienneté en fonction des auteurs. Seules 6 espèces apparaissent dans au moins 3 études comme espèces de FA (*Carex remota*, *Conopodium majus*, *Lilium martagon*, *Maianthemum bifolium* et *Vaccinium myrtillus*) ou de FR (*Urtica dioica*) sans ressortir de façon significative dans notre analyse.

Une analyse globale, tous types de forêts confondus, donne moins de résultats. Seules 13 espèces ont une répartition significativement différente entre FA et FR, dont seulement 3 plus fréquentes en FA. Parmi ces espèces, seule *Stachys sylvatica* ne ressort pas dans l'analyse par type de forêt. À l'exception de *Filipendula ulmaria*, toutes ont une réponse significative similaire dans au moins 2 des 6 types de forêts analysés.

De nombreuses espèces ont une réponse significative dans certains types de forêts uniquement, mais pas dans l'analyse globale tous types de forêts confondus, car leur fréquence devient alors trop faible (inférieure à 15 % des relevés). Il s'agit notamment d'espèces liées à certains contextes particuliers, comme *Acer platanoides*, *Asplenium scolopendrium*, *Lunaria rediviva*, *Tilia cordata*, *T. platyphyllos* et *T. x europaea*, surtout présentes dans les forêts d'éboulis et de ravins. Ceci n'est pas surprenant, car de nombreuses espèces ont une niche écologique limitée en termes de gradient altitudinal, hydrique ou trophique, en dehors des espèces dites à très large amplitude.

Sept espèces ont une réponse différente à l'ancienneté selon le type forestier considéré, et ne ressortent pas dans l'analyse globale. Ce résultat n'est pas étonnant pour *Buxus sempervirens* et *Poa nemoralis*, qui ressortent comme espèces de FA dans certaines études et de FR dans d'autres, ni pour *Abies alba* et *Ulmus glabra* qui ne ressortent dans aucune des 9 études. Si *Galium aparine* est citée comme espèce de FR dans une étude, elle est plus fréquente en FA chez d'autres auteurs européens (Kelemen *et al.*, 2014). Pour *Anemone nemorosa* et *Quercus petraea*, nos

résultats dépendent du type de forêt. Elles sont significativement plus fréquentes en FA dans certains types de forêts (humides et collinéennes acidiphiles), ce qui converge avec les résultats des autres auteurs, mais ce n'est pas le cas à l'étage montagnard. Ce résultat est étonnant, mais pourrait avoir des explications.

DISCUSSION

Des différences dans les traits de vie des espèces de forêt ancienne et de forêt récente

Les espèces indicatrices de forêt ancienne ont une capacité de dispersion plus faible que celles typiques des forêts récentes (Hermy et Verheyen, 2007 ; Hermy *et al.*, 1999 ; Dupouey *et al.*, 2002b ; Gauberville *et al.*, 2010). Ce sont des espèces avec un mode de dissémination, de reproduction ou un type biologique qui limite leur dispersion. Les espèces de forêt ancienne sont souvent majoritairement myrmécochores, barochores ou autochores. Il y a également une proportion importante de géophytes parmi les espèces de forêt ancienne. La présence ou l'absence en forêts récentes d'une espèce avec une faible capacité de dispersion dépend alors de la distance à une forêt ancienne. À l'inverse, les espèces pionnières ou postpionnières, telles que *Betula pendula* ou *Pinus sylvestris*, sont préférentiellement des espèces indicatrices de forêt récente. Cependant ces différences de traits de vie ne suffisent pas à expliquer l'ensemble des résultats. D'autres mécanismes semblent entrer en jeu et la capacité de dispersion des plantes est un paramètre encore difficilement évalué.

Autécologie des espèces et habitat optimal : une explication possible aux espèces répondant différemment à l'ancienneté en fonction du contexte

Les espèces de forêt ancienne sont plutôt sciaphiles (Hermy et Verheyen, 2007), et plus fortement inféodées aux sous-bois herbacés. À l'inverse, les espèces de forêt récente sont plutôt liées aux milieux ouverts et seraient héritées comme « dette d'extinction » de l'ancienne occupation du sol non forestière. Bien que capables de se maintenir temporairement sous le couvert forestier, certaines espèces peuvent être relictuelles d'une végétation antérieure à la forêt. Par exemple, des espèces comme *Agrostis capillaris*, plus fréquente en pelouse, *Calamagrostis arundinacea* en mégaphorbiaies ou encore *Galium saxatile* et *Calluna vulgaris* plutôt caractéristiques des ourlets et des landes, sont des espèces de forêt récente dans les forêts étudiées.

Cette notion d'habitat optimal pour une espèce peut expliquer des différences de réponse entre les différents types de forêts analysés. Ainsi, certaines espèces semblent caractéristiques de forêt ancienne dans leur type forestier primaire optimal, et caractéristiques de forêt récente en dehors (tableau II, pp. 414-421). Par exemple, *Galium aparine*, *Poa nemoralis* et *Ulmus glabra* sont des espèces indicatrices de forêt ancienne en contexte d'éboulis mais de forêt récente en dehors. Ceci peut s'expliquer par les caractéristiques des forêts d'éboulis. Elles sont composées d'espèces laissant davantage de lumière filtrer jusqu'au sous-bois, comme *Fraxinus excelsior*, *Tilia platyphyllos*, *Acer pseudoplatanus*, *Acer platanoides* ou *Ulmus glabra*. Du fait des perturbations régulières, elles présentent en outre une canopée naturellement ouverte et un sol fréquemment perturbé. Il n'est donc pas étonnant que des espèces nitrato-philes de lumière comme *Galium aparine* parviennent davantage à s'y maintenir, même en contexte ancien, que dans les forêts subissant moins de perturbations naturelles et dominées par les dryades (*Fagus sylvatica* et *Abies alba* notamment). La canopée y est en effet plus fermée, en dehors des coupes ou lors de la formation de trouées naturelles (chablis, volis).

La réponse de *Quercus robur* à l'ancienneté est intéressante. Cette espèce est significativement plus présente en forêt récente dans les forêts collinéennes mésophiles, ce qui est cohérent avec les

résultats d'autres auteurs. En revanche, sa réponse n'est pas significative dans les forêts humides. Les mécanismes en jeu sont probablement les mêmes que ceux mis en évidence lors de la reconquête postglaciaire (Kremer *et al.* 2002). D'une part, *Quercus robur* a un comportement plus pionnier que *Quercus petraea*, ce qui lui a permis de recoloniser plus rapidement les terrains devenus favorables à la fin de la période glaciaire, ou plus récemment ceux délaissés par l'agriculture. Les auteurs ont en outre montré que *Quercus petraea* s'hybride fréquemment avec *Quercus robur*, l'inverse étant beaucoup plus rare. Sur les stations mésophiles sur lesquelles *Quercus petraea* est plus adapté, on peut assister progressivement au remplacement de *Quercus robur* par *Quercus petraea*, sauf bien sûr si la sylviculture contrarie le processus. Sur les stations humides en revanche, *Quercus petraea* s'implante beaucoup moins facilement, étant moins adapté à l'engorgement.

Des cas de réponse différente à l'ancienneté en fonction de l'altitude existent également. *Anemone nemorosa* est caractéristique de forêt ancienne dans les forêts humides, situées uniquement à basse altitude pour les chênaies pédonculées-frênaies où elle est la plus abondante. Cette espèce ressort de nombreuses études réalisées hors du Massif central comme espèce de forêt ancienne (voir tableau II, pp. 414-421). En revanche, elle est plus fréquente en forêt récente à l'étage montagnard, en contexte acide. Plusieurs hypothèses pourraient expliquer ce résultat étonnant, mais nécessiteraient des analyses supplémentaires. Il est possible que les défrichements anciens, et parmi les zones anciennement défrichées celles qui ont ensuite été délaissées par l'agriculture pour former les forêts récentes, se trouvent dans des contextes écologiques différents des forêts anciennes. De telles différences ont déjà été mises en évidence dans certains territoires, avec par exemple une vocation demeurée forestière pour les terrains trop acides ou humides, tandis que les défrichements se sont concentrés sur les terrains les plus fertiles (Bourdet, 2000 ; Maussion, 2003). Une plus grande fréquence d'*Anemone nemorosa* impliquerait alors un plus grand nombre de forêts récentes en contexte non acide qu'en contexte acide, or le contraire est observé dans les montagnes du Massif central, avec une forte déprise et donc beaucoup de forêts récentes en contexte acide, sur les anciens parcours extensifs abandonnés (Koerner *et al.*, 2000). De plus, la proportion de forêt récente par rapport aux forêts anciennes n'est pas significativement plus élevée en contexte non acide qu'en contexte acide dans notre jeu de données (43 % de forêt récente sur roche cristalline à l'origine de sols généralement acides contre 43 % sur roche volcanique à l'origine de sols plus riches). L'explication est visiblement à chercher ailleurs.

À l'étage montagnard, cette espèce se rencontre en forêt mais aussi fréquemment dans les landes et prairies. Le fait qu'on la rencontre en forêt récente rappellerait alors l'occupation du sol ayant précédé la forêt. Sa présence dans la lande était elle-même probablement un héritage forestier plus ancien, la quasi-totalité (en dehors de stations très sèches ou très humides) des landes observées à l'étage montagnard provenant du défrichement préalable de la forêt. Une espèce forestière très longévive comme *Anemone nemorosa* se sera d'autant mieux maintenue dans la lande secondaire que le climat montagnard frais et humide lui est favorable, même hors forêt. Ceci pourrait alors expliquer que, malgré ses capacités de recolonisation réduite, on puisse la trouver en forêt récente, chose que l'on n'observe pas dans les forêts humides majoritairement localisées à l'étage collinéen. À faible altitude, c'est une espèce typiquement forestière ne se maintenant pas en milieu ouvert. Ces hypothèses mériteraient d'être explorées, ce qui n'a pu être fait ici. En particulier, faute d'analyses chimiques dans les sols des relevés utilisés, il n'est pas possible d'exclure que les forêts récentes soient situées sur des sols moins acides que les forêts anciennes à l'étage montagnard, ce qui conduirait à avoir un peu plus d'*Anemone nemorosa* en forêt récente, puisqu'il s'agit d'une espèce neutroclinophile. Si l'analyse directe par prélèvement d'échantillons de sols reste l'approche la plus fiable, ces différences chimiques entre les sols des forêts anciennes et récentes pourraient être abordées par bio-indication, en utilisant les coefficients d'Ellenberg (Ellenberg *et al.*, 1992) ou les valeurs indicatrices (Gégout *et al.*, 2005), ce qui n'a pu être réalisé pendant cette étude.

TABLEAU II **Espèces plus fréquentes en forêts anciennes et en forêts récentes pour chaque type de forêt**

Les valeurs affichées sont les fréquences (en %) de chaque espèce par type de forêt et par contexte d'ancienneté (FA = ancien ; FR = récent). La valeur de probabilité p pour chaque espèce est séparée en trois classes, * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$; *** : $p < 0,001$. Les espèces en gras sont celles qui répondent de manière significative dans au moins un des 6 types de forêts.

N : Nombre de relevés par groupe d'analyse ; n : Nombre de relevés entre FA et FR dans un groupe d'analyse.

Pref : Préférence entre FA et FR lorsque la répartition varie significativement en fonction de l'ancienneté.

	Réponse à l'ancienneté sur le jeu de données analysé selon le contexte écologique															
	Collinéen non acide (N = 94)				Collinéen acide (N = 128)				Montagnard non acide (N = 103)				Montagnard acide (N = 75)			
Espèces (ref. taxonomique TAXREF v7.0)	FA n = 48	FR n = 46	p	Pref	FA n = 64	FR n = 64	p	Pref	FA n = 57	FR n = 46	p	Pref	FA n = 47	FR n = 28	p	Pref
<i>Abies alba</i>					16	14	ns		51	30	*	FA	91	82	ns	
<i>Acer campestre</i>	19	24	ns													
<i>Acer platanoides</i>									18	13	ns					
<i>Acer pseudoplatanus</i>									0	17	***	FR				
<i>Actaea spicata</i>									25	15	ns					
<i>Adoxa moschatellina</i>									28	20	ns					
<i>Agrostis capillaris</i>					3	16	**	FR								
<i>Ajuga reptans</i>									21	26	ns					
<i>Alliaria petiolata</i>																
<i>Allium ursinum</i>									19	4	**	FA				
<i>Allium victorialis</i>									11	24	*	FR				
<i>Alnus glutinosa</i>																
<i>Anemone nemorosa</i>	29	17	ns						56	41	ns		9	18	*	FR
<i>Angelica sylvestris</i>																
<i>Arum maculatum</i>	21	7	**	FA												
<i>Asplenium scolopendrium</i>																
<i>Asplenium trichomanes</i>																
<i>Athyrium filix-femina</i>	15	22	ns						47	57	ns		23	14	ns	
<i>Avenella flexuosa</i>	17	24	ns		92	92	ns		21	28	ns		85	86	ns	
<i>Betula pendula</i>					13	39	***	FR					9	25	**	FR
<i>Blechnum spicant</i>					27	5	***	FA								
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	6	26	***	FR												
<i>Buxus sempervirens</i>	19	7	*	FA												
<i>Calamagrostis arundinacea</i>									4	20	***	FR				
<i>Calluna vulgaris</i>					27	31	ns						9	25	**	FR
<i>Cardamine flexuosa</i>																
<i>Cardamine heptaphylla</i>									23	11	*	FA				
<i>Cardamine impatiens</i>																

													Réponse à l'ancienneté bibliographie							
Humide (N = 186)				Éboulis et ravins (N = 78)				Ensemble des types forestiers confondus (N = 664)				Dambrine <i>et al.</i> , 2007	Bergès <i>et al.</i> , 2016	Verheyen <i>et al.</i> , 2003	Sciama <i>et al.</i> , 2009	Dupouey <i>et al.</i> , 2002b	Febvre, 2010	Graae <i>et al.</i> , 2003	Gauberville <i>et al.</i> , 2010	Hermey <i>et al.</i> , 1999
FA n =	FR n =	p	Pref	FA n =	FR n =	p	Pref	FA n =	FR n =	p	Pref									
75	111			6	16	*	FR	30	19	ns										
29	23	ns		68	65	ns		20	17	ns		FR	FA					FA	FA	
				45	26	*	FA									FA				
				0	26	***	FR						FR		FA	FA		FA	FA	
																		FA	FA	
9	20	ns																FA	FA	
																FR				
16	32	*	FR					9	17	ns		FR			FA	FA		FA	FA	
12	31	**	FR																	
28	3	***	FA															FA	FA	
61	66	ns						14	25	ns			FR							
39	20	**	FA					27	17	ns			FA	FA	FA	FA	FA	FA	FA	
3	24	***	FR																	
24	27	ns		72	32	***	FA	21	14	ns				FA				FA	FA	
				51	10	***	FA								FA					
				26	23	ns														
31	55	**	FR	40	26	ns		26	34	ns			FA			FR		FA	FA	
								38	33	ns			FA			FR	FA			
27	45	*	FR					7	20	*	FR	FR	FR						FA	
				4	16	**	FR								FA		FR			
													FA			FR				
19	22	ns																		
				47	3	***	FA									FA				
23	9	**	FA	51	26	**	FA													

TABLEAU II (SUITE)

	Réponse à l'ancienneté sur le jeu de données analysé selon le contexte écologique															
	Collinéen non acide (N = 94)				Collinéen acide (N = 128)				Montagnard non acide (N = 103)				Montagnard acide (N = 75)			
<i>Carex pilulifera</i>					9	33	***	FR								
<i>Carex remota</i>																
<i>Carpinus betulus</i>	58	28	**	FA	22	8	**	FA								
<i>Castanea sativa</i>	15	15	ns		17	31	*	FR								
<i>Chrysosplenium oppositifolium</i>																
<i>Circaea lutetiana</i>																
<i>Conopodium majus</i>									18	26	ns					
<i>Cornus sanguinea</i>																
<i>Corydalis solida</i>									19	9	*	FA				
<i>Corylus avellana</i>	50	89	***	FR	11	33	***	FR	33	37	ns		6	21	**	FR
<i>Crataegus monogyna</i>	33	52	*	FR												
<i>Cytisus scoparius</i>					11	36	***	FR								
<i>Deschampsia cespitosa</i>																
<i>Doronicum austriacum</i>																
<i>Doronicum pardalianches</i>									21	0	***	FA				
<i>Drymochloa sylvatica</i>									26	4	***	FA				
<i>Dryopteris affinis</i>																
<i>Dryopteris carthusiana</i>													26	7	**	FA
<i>Dryopteris dilatata</i>									14	15	ns		43	14	***	FA
<i>Dryopteris filix-mas</i>	33	52	*	FR					77	57	ns					
<i>Elymus caninus</i>																
<i>Epilobium montanum</i>									18	35	*	FR				
<i>Epipactis helleborine</i>									0	15	***	FR				
<i>Euonymus europaeus</i>																
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	25	11	*	FA					23	11	*	FA				
<i>Euphorbia dulcis</i>									9	24	**	FR				
<i>Euphorbia hyberna</i>									28	9	**	FA				
<i>Fagus sylvatica</i>	73	65	ns		94	88	ns		96	98	ns		96	79	ns	
<i>Festuca heterophylla</i>									25	4	***	FA				
<i>Ficaria verna</i>																
<i>Filipendula ulmaria</i>																
<i>Fragaria vesca</i>	0	24	***	FR					9	24	**	FR				
<i>Frangula dodonei</i>					6	36	***	FR								
<i>Fraxinus excelsior</i>	42	59	ns						21	30	ns					
<i>Galeopsis tetrahit</i>	13	22	ns						9	24	**	FR				
<i>Galium aparine</i>									2	20	***	FR				
<i>Galium odoratum</i>	17	4	**	FA					65	50	ns					
<i>Galium saxatile</i>					5	25	***	FR					13	18	ns	

												Réponse à l'ancienneté bibliographie								
Humide (N = 186)				Éboulis et ravins (N = 78)				Ensemble des types forestiers confondus (N = 664)				Dambrine <i>et al.</i> , 2007	Bergès <i>et al.</i> , 2016	Verheyen <i>et al.</i> , 2003	Sciama <i>et al.</i> , 2009	Dupouey <i>et al.</i> , 2002b	Febvre, 2010	Graae <i>et al.</i> , 2003	Gauberville <i>et al.</i> , 2010	Hermey <i>et al.</i> , 1999
	15	15	ns																	
	35	21	ns		32	32	ns		25	16	ns									
	9	17	ns																	
	17	39	**	FR	9	19	*	FR	7	16	*	FR	FR							
	11	17	ns																	
	15	28	*	FR																
	67	58	ns		72	77	ns		41	53	ns									
	40	55	ns		21	52	***	FR	17	34	*	FR	FR	FR						
	16	28	ns																	
	4	16	**	FR																
					17	o	***	FA												
					15	16	ns													
	15	15	ns		30	16	*	FA												
					26	6	**	FA	15	6	ns									
	21	30	ns		96	68	*	FA	38	33	ns									
	9	17	ns																	
					23	13	ns													
	16	18	ns		21	13	ns													
					13	16	ns													
	19	24	ns																	
	19	5	**	FA	55	26	**	FA	70	51	ns									
	28	36	ns																	
	33	52	*	FR					8	19	*	FR								
	71	80	ns		94	97	ns		38	50	ns									
	17	28	ns						9	18	ns									
	29	44	ns		49	16	***	FA	14	21	ns									
	21	2	***	FA	74	6	***	FA	30	9	***	FA								

TABLEAU II (SUITE)

	Réponse à l'ancienneté sur le jeu de données analysé selon le contexte écologique															
	Collinéen non acide (N = 94)				Collinéen acide (N = 128)				Montagnard non acide (N = 103)				Montagnard acide (N = 75)			
<i>Geranium nodosum</i>									16	26	ns					
<i>Geranium robertianum</i>	25	30	ns						14	30	*	FR				
<i>Geum urbanum</i>	19	28	ns						4	17	**	FR				
<i>Glechoma hederacea</i>																
<i>Hedera helix</i>	71	78	ns		27	28	ns									
<i>Helleborus foetidus</i>																
<i>Hieracium murorum</i>													13	32	**	FR
<i>Holcus mollis</i>	0	33	***	FR	11	33	***	FR								
<i>Ilex aquifolium</i>	38	50	ns		61	58	ns		12	22	ns		15	25	ns	
<i>Impatiens noli-tangere</i>																
<i>Isopyrum thalictroides</i>									18	13	ns					
<i>Juniperus communis</i>													0	21	***	FR
<i>Lamium galeobdolon</i>	46	37	ns						63	54	ns					
<i>Ligustrum vulgare</i>																
<i>Lilium martagon</i>									32	28	ns					
<i>Lonicera nigra</i>									30	13	*	FA				
<i>Lonicera periclymenum</i>	42	70	**	FR	34	47	ns									
<i>Lonicera xylosteum</i>	2	20	***	FR					14	24	ns					
<i>Lunaria rediviva</i>																
<i>Luzula nivea</i>													38	25	ns	
<i>Luzula sylvatica</i>	23	17	ns		16	3	**	FA	37	30	ns		17	4	**	FA
<i>Maianthemum bifolium</i>									16	7	ns		26	21	ns	
<i>Melampyrum pratense</i>					38	27	ns									
<i>Melica uniflora</i>	42	35	ns						18	2	***	FA				
<i>Mercurialis perennis</i>									19	28	ns					
<i>Milium effusum</i>									35	17	*	FA				
<i>Moehringia trinervia</i>	6	22	**	FR												
<i>Myosotis sylvatica</i>																
<i>Oxalis acetosella</i>									32	46	ns		36	21	ns	
<i>Paris quadrifolia</i>									53	30	*	FA				
<i>Picea abies</i>													15	21	ns	
<i>Pinus sylvestris</i>					17	41	**	FR					6	32	***	FR
<i>Poa chaixii</i>									33	26	ns					
<i>Poa nemoralis</i>	10	43	***	FR					25	39	ns					
<i>Poa trivialis</i>																
<i>Polygonatum multiflorum</i>	19	28	ns													
<i>Polygonatum verticillatum</i>									33	30	ns		19	25	ns	
<i>Polypodium vulgare</i>	19	9	ns						9	17	ns					
<i>Polystichum aculeatum</i>																

TABLEAU II (SUITE)

	Réponse à l'ancienneté sur le jeu de données analysé selon le contexte écologique															
	Collinéen non acide (N = 94)				Collinéen acide (N = 128)				Montagnard non acide (N = 103)				Montagnard acide (N = 75)			
<i>Polystichum setiferum</i>																
Potentilla sterilis	10	22	*	FR												
<i>Prenanthes purpurea</i>									30	30	ns		60	46	ns	
<i>Primula elatior</i>									9	17	ns					
Prunus avium	13	28	*	FR												
Prunus spinosa																
Pteridium aquilinum	19	35	*	FR	61	70	ns		0	15	***	FR				
Pulmonaria affinis	25	43	*	FR					21	20	ns					
Quercus petraea	29	24	ns		45	27	*	FA	12	20	ns		9	18	*	FR
Quercus robur	46	76	**	FR	53	77	*	FR								
Ranunculus aconitifolius																
Ribes alpinum	8	39	***	FR					37	22	ns					
Rosa arvensis	10	22	*	FR												
<i>Rubus idaeus</i>									19	15	ns		23	36	ns	
Sambucus nigra																
Sambucus racemosa									25	15	ns					
Scrophularia nodosa																
Senecio ovatus									16	15	ns		23	11	*	FA
<i>Silene dioica</i>																
<i>Solidago virgaurea</i>									11	17	ns		21	29	ns	
Sorbus aria					20	16	ns		7	20	*	FR	30	46	*	FR
Sorbus aucuparia					17	36	*	FR	18	35	*	FR	60	64	ns	
Stachys sylvatica																
Stellaria holostea	33	70	***	FR	6	20	**	FR	18	33	*	FR				
Stellaria nemorum									12	22	ns					
Teucrium scorodonia	2	28	***	FR	23	52	**	FR					4	29	***	FR
Tilia cordata																
Tilia platyphyllos																
Tilia x europaea																
<i>Tractema lilio-hyacinthus</i>									37	22	ns					
Ulmus glabra									4	15	**	FR				
<i>Urtica dioica</i>																
<i>Vaccinium myrtillus</i>					47	39	ns		14	24	ns		85	75	ns	
Valeriana officinalis																
Valeriana tripteris									5	15	*	FR				
<i>Veronica officinalis</i>													13	21	ns	
<i>Viburnum opulus</i>																
Vicia sepium	10	24	*	FR					25	20	ns					

												Réponse à l'ancienneté bibliographie								
Humide (N = 186)				Éboulis et ravins (N = 78)				Ensemble des types forestiers confondus (N = 664)				Dambrine <i>et al.</i> , 2007	Bergès <i>et al.</i> , 2016	Verheyen <i>et al.</i> , 2003	Sciama <i>et al.</i> , 2009	Dupouey <i>et al.</i> , 2002b	Febvre, 2010	Graae <i>et al.</i> , 2003	Gauberville <i>et al.</i> , 2010	Hermey <i>et al.</i> , 1999
				57	42	ns														
												FR							FA	FA
															FA				FA	FA
24	32	ns										FR	FA	FA	FA	FA			FA	FA
				21	16	ns						FR	FR		FA					
7	22	**	FR									FR	FR		FR	FR				
								15	25	ns			FA	FA					FA	FA
36	51	ns		11	23	*	FR	17	29	ns										
				28	26	ns		22	16	ns			FA		FA	FA				
27	40	ns		13	32	**	FR	25	43	*	FR			FR	FR					
13	29	*	FR																	
20	19	ns		79	61	ns		23	22	ns										
17	5	**	FA									FR								
11	24	*	FR	17	39	**	FR						FR							
				38	3	***	FA									FR				
5	17	*	FR									FR		FR					FA	FA
16	9	ns																		
27	32	ns																		
								18	22	ns										
27	42	ns						7	16	*	FR			FR						FA
32	51	*	FR	15	19	ns		18	39	**	FR	FR	FA					FA		FA
21	7	**	FA														FA	FA		FA
								8	19	*	FR					FR				
				21	6	**	FA					FR	FA						FA	FA
21	7	**	FA	85	32	***	FA	20	7	*	FA									FA
				32	0	***	FA													
				57	23	***	FA													
29	41	ns		51	35	ns		15	20	ns		FR	FR				FR			
													FA						FA	FA
11	30	**	FR									FR				FR				
													FA			FR				FA
23	29	ns																		FA
13	22	ns		2	16	***	FR	9	15	ns		FR	FA		FA	FA			FA	FA

UN EFFET À LONG TERME DE L'AGRICULTURE DANS LE SOL DES FORÊTS RÉCENTES

Les effets de l'agriculture sur le sol sont profonds et perdurent pendant des millénaires dans les forêts récentes. Dans les sols des zones anciennement cultivées, pâturées intensivement ou habitées, les analyses de sol mettent en évidence des pH plus élevés (surtout en contexte acide), des teneurs en carbone organique plus faibles, ainsi que des taux de nitrate et de phosphore assimilables par les plantes plus élevés (Dambrine *et al.*, 2007 ; Dupouey *et al.*, 2002a ; Jussy *et al.*, 2002 ; Koerner *et al.*, 1997 ; Koerner *et al.*, 1999). Dans certains cas, les taux de calcium, de magnésium et de potassium sont plus élevés, et les taux de saturation en base sont plus élevés sur les anciennes cultures et prés amendés (Burger, 2007).

Toutes ces modifications peuvent influencer directement la flore, en favorisant des espèces nitrophiles et phosphorophiles. Les types d'humus et leur maturation en forêt ancienne pourraient aussi avoir un rôle important sur la flore.

CONCLUSIONS

Au-delà des conditions écologiques, la flore est l'expression des activités humaines passées et se révèle utile pour comprendre l'histoire des forêts actuelles. L'analyse de la flore des forêts du Massif central révèle des différences significatives entre forêts anciennes et récentes, avec 103 espèces plus fréquentes en forêt ancienne ou en forêt récente. Les espèces strictement forestières avec une faible capacité de dispersion semblent être de bonnes indicatrices d'ancienneté. À l'inverse les espèces très dynamiques, héliophiles et avec un comportement pionnier ou post-pionnier sont davantage liées aux forêts récentes. La comparaison entre analyse par type de forêt et analyse globale montre tout l'intérêt de la première méthode, tant d'un point de vue quantitatif (nombre plus élevé d'espèces réagissant significativement à l'ancienneté) que qualitatif (cas des espèces ayant une réponse différente en fonction du type de forêt).

Pour de nombreuses espèces, les résultats sont concordants avec ceux obtenus par d'autres auteurs. La réponse de certaines espèces à l'ancienneté diffère néanmoins en fonction du contexte écologique et géographique. Certaines espèces sont significativement plus fréquentes en forêt ancienne dans certains types de forêts étudiés, ou dans certaines zones géographiques, tout en étant significativement plus fréquentes en forêt récente dans d'autres contextes. Ces différences de réponse à l'ancienneté pourraient s'expliquer par l'autécologie des espèces, qui retrouveraient dans les forêts récentes de certains types de forêts des conditions similaires à celles qu'elles rencontrent habituellement dans leur habitat primaire optimal. C'est par exemple le cas d'espèces héliophiles des sols perturbés, typiques des forêts d'éboulis, et fréquentes dans ce type de forêt même en forêt ancienne. Si on ne les rencontre que rarement en forêt ancienne sur sol profond, forêts à la canopée fermée et au sol plus pauvre en azote, elles retrouveraient en forêt récente des conditions propices à leur développement, et notamment un sol riche en azote et un sous-bois lumineux.

La flore constitue un outil intéressant pour attester de l'ancienneté d'une forêt, en l'utilisant en complément d'autres outils tels que les archives forestières et les cartes anciennes. Les listes d'espèces indicatrices pourraient être complétées en travaillant spécifiquement sur des espèces plus rares qui n'ont pas pu être intégrées dans cette étude, faute de données suffisantes. La prise en compte de l'abondance des espèces et non seulement de leur présence ou de leur absence pourrait en outre apporter un plus dans le diagnostic de l'ancienneté. La présence d'un pied isolé d'une espèce indicatrice de forêt ancienne n'a probablement pas le même poids qu'un tapis continu qui a mis des siècles à se constituer, en particulier pour les géophytes sociales qui colonisent un milieu plus lentement.

Les forêts récentes étant progressivement recolonisées par les espèces de forêt ancienne, et les espèces de forêt récente se rencontrant également, quoique moins fréquemment, en forêt ancienne, une simple liste d'espèces indicatrices ne constitue pas en soi un outil de diagnostic opérationnel. Des travaux récents (Villemey et Renaux *in* Renaux et Villemey, 2017) indiquent que le ratio entre nombre d'espèces de forêt ancienne et nombre d'espèces de forêt récente dans un relevé pourrait fournir un outil opérationnel pour contribuer à l'identification des forêts anciennes. En effet, si d'autres approches comme l'utilisation des archives forestières (Lathuillière et Gironde *in* Renaux et Villemey, 2017) sont plus précises et fiables, de tels documents ne sont pas disponibles partout (notamment en forêt privée) et leur analyse est très chronophage. Un tel indicateur floristique d'ancienneté pourrait être non seulement utile pour pré-identifier les forêts anciennes, notamment lorsque des données floristiques sont disponibles, mais aussi pour évaluer leur état de conservation, ou encore étudier l'effet de différentes modalités de gestion sur la conservation de ce patrimoine floristique de forêt ancienne. Enfin, la comparaison d'un cortège floristique observé à une composition floristique théorique attendue (avec présence d'espèces de forêt ancienne) pourrait permettre d'aborder quantitativement les modalités de reconstitution d'un cortège herbacé de forêt ancienne dans les forêts récentes, en fonction de paramètres importants comme la distance et la connectivité aux forêts anciennes voisines ou la date de retour de la forêt (Archaux, 2014 ; Bergès *et al.*, 2016 ; De Keersmaeker *et al.*, 2014).

Léo MALZIEU
 CONSERVATOIRE BOTANIQUE NATIONAL
 DU MASSIF CENTRAL
 Le Bourg
 F-43220 CHAVANIAC LAFAYETTE

et
 UNIVERSITÉ JOSEPH FOURIER GRENOBLE I
 UFR Chimie et Biologie
 470 rue de la Chimie
 F-38041 GRENOBLE
 (leo.malzieu@gmail.com)

Benoît RENAUX
 CONSERVATOIRE BOTANIQUE NATIONAL
 DU MASSIF CENTRAL
 Le Bourg
 F-43220 CHAVANIAC LAFAYETTE
 (benoit_renaux@hotmail.com)

Remerciements

Les auteurs remercient chaleureusement les relecteurs pour leurs remarques avisées, qui leur ont permis d'améliorer le manuscrit, ainsi que Laurent Bergès pour ses conseils, propositions et analyses statistiques complémentaires réalisées. Cette étude a été réalisée avec le soutien financier de l'Union européenne (Fonds européen de développement régional Massif central).

BIBLIOGRAPHIE

- ALIGNIER A., 2010. *Distribution des communautés végétales sous l'influence des lisières forestières dans les bois fragmentés*. Université de Toulouse. 239 p. (Thèse).
- ARCHAUX F., coord., 2014. *Dispersion et persistance de la biodiversité dans la trame forestière (DISTRAFOR)*. Rapport final : 122 p., synthèse : 11 p. Nogent-sur-Vernisson : Irstea.
- BERGÈS L., AVON C., ARNAUDET L., ARCHAUX F., CHAUCHARD S., DUPOUEY J.-L., 2016. Past landscape explains forest periphery-to-core gradient of understory plant communities in a reforestation context. *Diversity and Distributions*, vol. 22, pp. 3-16.

- BOURDET J.-R., 2000. *Analyse spatiale des relations entre utilisation ancienne du sol et caractéristiques du milieu forestier*. INRA-Nancy. 125 p. (Mémoire de fin d'études pour l'obtention du titre d'ingénieur des techniques agricoles).
- BURGER K., 2007. Impact des anciennes formes d'utilisation sur les sols forestiers dans les Vosges et en Forêt Noire. pp. 175-180. In : *Actes du colloque « Forêt, archéologie et environnement » 14-16 décembre 2004 / textes réunis par J.-L. Dupouey, E. Dambrine, C. Dardignac, M. Georges-Leroy*. Office national des forêts, Institut national de la recherche agronomique, Direction régionale des affaires culturelles de Lorraine.
- CARBIENER D., 1996. Pour une gestion écologique des forêts européennes. *Courrier de l'environnement de l'INRA*, n° 29, pp. 19-38.
- CATEAU E., LARRIEU L., BRUSTEL H. 2014. Ancienneté et maturité : deux qualités complémentaires d'un écosystème forestier. *Comptes Rendus Biologies*, 338, pp. 58-73.
- DAMBRINE E., DUPOUEY J.-L., LAÛT L., HUMBERT L., THINON M., BEAUFILS T., RICHARD H. 2007. Present forest biodiversity patterns in France related to former Roman agriculture. *Ecology*, vol. 88, pp. 1430-1439.
- DE KEERSMAEKER L., ONKELINX T., VANDEKERKHOVE K., THOMAES A., HERMY M., VERHEYEN K. 2014. A spatially explicit empirical model on actual and potential ancient forest plant diversity in a fragmented landscape. *Landscape and Urban Planning*, vol. 130, pp. 149-158.
- DUPOUEY J.-L., DAMBRINE E., LAFFITE J.-D., MOARES C. 2002a. Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology*, vol. 83, pp. 2978-2984.
- DUPOUEY J.-L., SCIAMA D., RAMEAU J.-C., 2002b. La Végétation des forêts anciennes. *Revue forestière française*, vol. LIV, n° 6 spécial "La végétation forestière : gestion, enjeux, évolution", pp. 521-532.
- ELLENBERG H., WEBER H.E., DÜLL R., WIRTH V., WERNER W., PAULISSEN D., 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*, vol. 18, pp. 1-258.
- FEBVRE V., 2010. *Les Forêts anciennes du parc national des Cévennes*. Parc national des Cévennes / AgroParisTech ENGREF. 139 p. (Rapport de stage).
- GAUBERVILLE C., DUPOUEY J.-L., DAMBRINE E., 2010. Agriculture d'hier et forêts d'aujourd'hui. *Forêt-entreprise*, n° 191, pp. 58-60.
- GÉGOUT J.-C., COUDUN C., BAILLY G., JABIOL B., 2005. EcoPlant: A forest site database linking floristic data with soil and climate variables. *Journal of Vegetation Science*, vol. 16, pp. 257-260.
- GIRONDE-DUCHER M., 2014. *Étude écologique et historique des Massifs forestiers anciens des forêts publiques d'Auvergne*. ONF agence Montagnes d'Auvergne ; Université Joseph Fourier, 88 p. (Rapport de stage de Master 2).
- GRAAE B.J., SUNDE P.B., FRITZBOGER B., 2003. Vegetation and soil differences in ancient opposed to new forest. *Forest Ecology and Management*, vol. 177, pp. 179-190.
- HERMY M., HONNAY O., LAWESSON J.-L., 1999. An ecological comparison between ancient and other plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation*, vol. 91, pp. 9-22.
- HERMY M., VERHEYEN K., 2007. Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecological Research*, vol. 22, pp. 361-371.
- JUSSY J.-H., KOERNER W., DAMBRINE E., DUPOUEY J.-L., BENOÎT M., 2002. Influence of former agricultural land use on net nitrate production in forest soils. *European Journal of Soil Science*, vol. 53, pp. 367-374.
- KELEMEN K., KRIVAN A., STANDOVAR T., 2014. Effects of Land-Use History and Current Management on Ancient Woodland Herbs in Western Hungary. *Journal of Vegetation Science*, vol. 25, n° 1, pp. 172-183.
- KOERNER W., CINOTTI B., JUSSY J.-H., BENOÎT M., 2000. Évolution des surfaces boisées en France depuis le début du XIX^e siècle : identification et localisation des boisements des territoires agricoles abandonnés. *Revue forestière française*, vol. LII, n° 3, pp. 249-269.
- KOERNER W., DUPOUEY J.-L., DAMBRINE E., BENOÎT M., 1997. Influence of Past Land Use on the Vegetation and Soils of Present Day Forest in the Vosges Mountains, France. *The Journal of Ecology*, vol. 85, p. 351.
- KOERNER W., DAMBRINE E., DUPOUEY J.-L., BENOÎT M., 1999. $\delta^{15}\text{N}$ of forest soil and understorey vegetation reflect the former agricultural land use. *Oecologia*, 121, pp. 421-425.
- KREMER A., PETIT R.-J., DUCOUSSO A., 2002. Biologie évolutive et diversité génétique des Chênes sessile et pédonculé. *Revue forestière française*, vol. LIV, n° 2, pp. 111-130.
- LEBOURGEOIS F., PIEDALLU C., 2005. Appréhender le niveau de sécheresse dans le cadre des études stationnelles et de la gestion forestière. Notions d'indices bioclimatiques. *Revue forestière française*, vol. LVII, n° 4, pp. 331-356.
- LENOIR J., GÉGOUT J.-C., MARQUET P. A., RUFFRAY P. de, BRISSE H., 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, vol. 320, n° 5884, pp. 1768-1771.

- MALZIEU L., 2015. *Établissement d'une liste d'espèces végétales indicatrices des forêts anciennes du Massif central*. Université Joseph Fourier Grenoble 1 / CBNMC. 57 p., 11 annexes (Rapport de stage de Master 2).
- MAUSSION A., 2003. *Occupation ancienne du sol et milieux forestiers actuels en France métropolitaine - Synthèse bibliographique*. Champenoux : INRA, centre de Nancy.
- PIEDALLU C., GÉGOUT J.-C., 2007. Multiscale computation of solar radiation for predictive vegetation modelling. *Annals of Forest Science*, vol. 64, pp. 899-909.
- RENAUX B., VILLEMÉY A. (coord.), 2017. *Identifier et caractériser les forêts anciennes du Massif central. État des connaissances – boîte-à-outils – perspectives*. Conservatoire botanique national du Massif central ; Union européenne (FEDER Massif central), République française (FNADT), Région Auvergne-Rhône-Alpes, Région Nouvelle-Aquitaine, Département de l'Allier. 94 p. + 1 volume d'annexes. Articles et rapport complet à consulter sur <http://cbnmc.fr/forets-anciennes>
- SCIAMA D., AUGUSTO L., DUPOUEY J.-L., GONZALES M., MOARES DOMÍNGUEZ C., 2009. Floristic and Ecological Differences between Recent and Ancient Forests Growing on Non-Acidic Soils. *Forest Ecology and Management*, vol. 258, n° 5, pp. 600-608.
- VALLAURI D., GREL A., DUPOUEY J.-L., 2012. *Les Forêts de Cassini – Analyse quantitative et comparaison avec les forêts actuelles*. WWF ; INRA. 64 p.
- VERHEYEN K., BOSSUYT B., HERMY M., 2003. Herbaceous plant community structure of ancient and recent forests in two contrasting forest types. *Basic and Applied Ecology*, vol. 4, pp. 537-546.

LA FLORE DES FORÊTS ANCIENNES DU MASSIF CENTRAL [Résumé]

Les forêts anciennes sont définies comme celles présentes sur les plus anciennes cartes disponibles, et ayant continuellement été boisées depuis sans subir de défrichement. Cette notion est indépendante de la gestion sylvicole pratiquée. Leur biodiversité est originale, la continuité temporelle d'un usage forestier permettant le maintien d'une flore particulière. L'objectif de cette étude était de tester la réponse de la flore forestière du Massif central à l'ancienneté, et d'élaborer une liste d'espèces indicatrices de forêts anciennes pour ce territoire. Des relevés floristiques réalisés en forêt ancienne et en forêt récente ont permis de comparer statistiquement la fréquence des espèces dans ces deux contextes. L'ancienneté des relevés a été renseignée en utilisant les cartes d'état-major, réalisées au milieu du XIX^e siècle. Six grands types forestiers ont été échantillonnés, et révèlent 103 espèces plus fréquentes en contexte ancien ou récent. Les espèces des forêts anciennes ont souvent une faible capacité de dispersion et sont typiquement forestières. À l'inverse, celles typiques des forêts récentes sont plus fréquemment pionnières, ou relictuelles d'un stade antérieur à la forêt. Si nos résultats concordent globalement avec ceux d'autres auteurs, la réponse de certaines espèces à l'ancienneté varie en fonction du contexte écologique et géographique, ce que les caractéristiques écologiques de certains types de forêts permettent en partie d'expliquer.

THE FLORA OF THE ANCIENT FORESTS OF THE MASSIF CENTRAL [Abstract]

Ancient forests are defined as being those marked on the oldest available maps that have never been cleared and have remained continuously wooded. This concept applies irrespective of the silvicultural practices implemented. Their biodiversity is original since continuity of a given forest use enables a particular flora to be maintained. The purpose of this study is to test the response of the forest flora in the Massif Central to forest continuity and establish a list of ancient forest indicator species for this area. Floristic records conducted in ancient and recent forests were used to perform a statistical comparison of the frequencies of species in these two contexts. Forest continuity was determined using the ordnance survey maps drawn in the middle of the 19th century. Six major forest types were sampled among which 103 species that are more frequent in ancient or recent environments were identified. The species for ancient forests often have limited dispersal capacity and are typically forest species. Conversely, those typical of recent forests are more frequently pioneer or relictual species for a stage preceding woodland. While our results overall appear to be consistent with those of other authors, the response of some species to forest continuity varies depending on the ecological and geographical context, which can be explained by the ecological features of some types of forests.
