

Intitulé

Ecologie historique et conservation de la biodiversité des forêts anciennes dans les espaces protégés de montagne : une approche multi-taxonomique

Historical ecology and biodiversity conservation of ancient forests in protected mountain areas: a multi-taxon approach

Résumé

Les forêts anciennes subissent une lente érosion malgré un doublement de la surface forestière française depuis 1820 ; elles représentent donc un enjeu au sein des espaces protégés, où elles constituent des milieux patrimoniaux qui pourraient faire l'objet de mesures conservatoires. Néanmoins, les recommandations de gestion pour leur conservation relèvent pour l'instant du principe de précaution ; il est donc essentiel d'acquérir de nouvelles connaissances sur la valeur patrimoniale de ces forêts, afin que les gestionnaires d'espaces protégés puissent convaincre l'ensemble des acteurs du monde forestier (ONF, CRPF, propriétaires, collectivités, CFT, Associations des communes forestières...) de l'utilité de mesures conservatoires.

Pour fournir aux gestionnaires des recommandations de gestion pertinentes, ce projet vise (i) à mieux comprendre les legs des anciennes utilisations des terres sur la biodiversité et les sols forestiers actuels et (ii) à clarifier les interactions potentielles entre ces legs et la gestion forestière actuelle, en se basant sur l'utilisation passée des terres fournie par la carte d'état-major (1850). Par une approche multi-taxonomique menée sur plusieurs espaces protégés de montagne, ce travail d'écologie historique poursuit les trois objectifs suivants : (A) déterminer à partir de bases de données existantes si les forêts anciennes présentent pour certains groupes taxonomiques une plus grande richesse en espèces rares, spécialistes et patrimoniales ; (B) identifier par une approche multi-taxonomique (flore, champignons, coléoptères saproxyliques, collemboles) quelles pratiques de gestion (choix d'essences, modalités de régénération, modalités d'exploitation, itinéraire sylvicole) sont défavorables au maintien des espèces de forêts anciennes et (C) préciser par une approche fonctionnelle si le mode d'utilisation passée des terres (forêt, culture ou pâture) a une influence différente sur le sol, les plantes vasculaires du sous-bois et leurs traits de vie.

Summary

Ancient forests are slowly declining despite a doubling of the forest area in France since 1820. Ancient forests are common in protected areas and their patrimonial value could imply specific conservation measures. However, management recommendations for their conservation are just applying precautionary principle. It is thus crucial to provide new knowledge on the heritage value of these forests, so that managers in protected areas can convince all the stakeholders in the forest sector (ONF, CRPF, private owners, communities, CFT, Associations des communes forestières...) to apply appropriate conservation measures.

In order to provide managers with relevant management recommendations, our aims are to better understand the legacies of past land use on current forest soil and biodiversity and to clarify the potential interactions between forest management intensity and land use legacies, using historical land use available on ancient maps dating back to 1850. Using a multi-taxon approach carried out on several mountain protected areas, our historical ecology project has three objectives: (A) to determine whether ancient forests hosted a greater abundance or number of rare, specialist and patrimonial species for certain taxonomic groups, using available biodiversity databases; (B) to identify which management practices (tree species, regeneration methods, harvesting practices) are detrimental to the conservation of ancient forest species using a multi-taxon approach (flora, fungi, saproxylic beetles and collembola) and (C) using a functional approach and ancient forests as a reference, to investigate whether formerly pastured and formerly cultivated sites had differential impacts on current forest soil, understory plant composition and plant traits.

Contexte et enjeux

Les peuplements et les paysages forestiers sont en évolution constante sous l'effet de nombreux forçages et pressions liés au changement global, et ce depuis des siècles : artificialisation des terres, abandon de l'agriculture, changement climatique, acidification et eutrophisation des sols, changement des essences d'arbres, intensification ou arrêt de l'exploitation forestière [1, 2]. Au cours des vingt dernières années, plusieurs travaux ont souligné l'importance d'inclure une approche historique dans les études écologiques, à la fois pour comprendre la structure et le fonctionnement actuels des écosystèmes, mais aussi pour mieux évaluer les objectifs de conservation [3, 4]. Ces travaux ont donné naissance à un nouveau champ interdisciplinaire appelé écologie historique¹ [7-9].

La forêt française n'échappe pas à ces évolutions et a connu elle aussi des évolutions notables de sa surface au cours des derniers siècles au gré des évolutions démographiques humaines et des besoins de terres pour l'agriculture et l'élevage. Depuis le milieu du XIX^e siècle, elle connaît une progression rapide qui conduit aujourd'hui à distinguer les "forêts anciennes", déjà existantes à cette période, des "forêts récentes", installées depuis sur des terrains non boisés. Pourtant, un bilan fait récemment sur 43% du territoire français (où l'occupation du sol passée a été vectorisée à partir de la carte d'état-major, <http://www.gip-ecofor.org/cartofora/>) indique que cachée derrière cette forte progression, la surface des forêts anciennes ne représente plus aujourd'hui que 85% des forêts présentes sur la carte d'Etat-major [10]. Les forêts anciennes continuent donc à disparaître lentement. Par conséquent, des actions de protection s'imposent, au moins à l'échelle régionale. L'Angleterre, l'un des pays d'Europe au plus faible taux de boisement et, plus récemment, la Belgique ont déjà inscrit la protection des forêts anciennes dans leurs lois et règlements forestiers [11]. Au niveau mondial, des initiatives sont prises par l'UICN pour mieux prendre en compte l'ancienneté des forêts dans les politiques de conservation de la nature [12].

Les parcs nationaux, soucieux de préserver le patrimoine naturel de leur territoire couvert aujourd'hui à hauteur de 15 à 70% par la forêt, s'intéressent depuis plusieurs années aux forêts anciennes. Ils souhaitent les identifier et connaître leurs spécificités en terme de biodiversité pour mieux les protéger, et proposer aux gestionnaires forestiers des préconisations de gestion adaptées. En effet, les établissements des parcs nationaux, qui interviennent particulièrement en zone cœur (zone réglementée), émettent un avis sur les documents de gestion forestière et peuvent autoriser certaines interventions. Depuis 2010, l'occupation du sol telle que représentée sur les cartes d'Etat-major du milieu du XIX^e siècle ou du cadastre napoléonien a été vectorisée sur sept parcs nationaux². Une analyse inter-parcs menée en 2015 par PNF, en collaboration avec l'INRA et Irstea, a permis de mettre en évidence les caractéristiques communes ou spécifiques des évolutions des massifs forestiers et de leur localisation depuis 150 ans, selon les contextes géographiques, climatiques ou historiques des territoires [13]. Le taux d'érosion des forêts présentes sur la carte d'état-major s'élève à 14% en Vanoise et 16% dans les Pyrénées, mais est faible dans les Cévennes, en Champagne-Bourgogne et dans le Mercantour (4 à 7%). Ce travail inter-parcs nationaux offre une base commune pour aller plus loin dans la connaissance des forêts anciennes et engager un travail sur les liens entre continuité de l'état boisé, nature des usages précédant la forêt et biodiversité forestière.

¹ Les objectifs de l'*écologie historique* peuvent être définis comme "la compréhension des trajectoires historiques des écosystèmes, l'identification et la préservation de patrimoines culturels en lien avec la nature, et enfin l'assistance à la gestion des écosystèmes et des paysages" (traduit de [5]) Cf. aussi la synthèse de Szabo [6] et la liste de définitions de l'écologie historique proposées par plusieurs auteurs.

² Champagne-Bourgogne, Port-Cros, Pyrénées, Cévennes, Mercantour, Ecrins et Vanoise.

Etat de l'art

L'impact des usages passés sur la flore et les sols forestiers à moyen et long termes ont été bien étudiés en Europe de l'Ouest [14-16] et dans le Nord-Est des Etats-Unis [17, 18]. Dans ces régions où les surfaces forestières ont largement augmenté au cours des derniers siècles, de nombreuses forêts se sont développées sur d'anciens terroirs agricoles (environ la moitié des surfaces forestières en France, [19]). Deux types de forêts sont distingués dans le paysage : les forêts anciennes, qui sont restées à l'état boisé depuis la plus ancienne référence cartographique connue, et les forêts récentes, anciennement cultivées ou pâturées. Les forêts anciennes peuvent receler une plus grande fréquence d'espèces d'intérêt patrimonial que les forêts récentes [20]. De manière générale, les espèces de forêts anciennes ont des capacités de dispersion faibles, sont plus sciaphiles et supportent moins les perturbations que celles des forêts récentes [21, 22]. A l'inverse, les forêts récentes sont plus riches en espèces végétales non forestières ou rudérales [23]. Leurs sols sont en général enrichis en azote et phosphore et la productivité forestière y est plus élevée. Dans le cadre de la conservation, il est utile de pouvoir fournir aux gestionnaires des cartes précises de localisation de ces deux types de forêts. Les minutes au 1:40 000 de la carte d'Etat-Major (dressées à la date présumée du minimum forestier en France) constituent la source la plus intéressante à l'échelle du territoire national pour une telle reconstruction [24]. Grâce aux efforts récents réalisés par différents acteurs (laboratoires de recherche, PNF et PNR, IGN, WWF, CBN), la carte des forêts anciennes, des forêts récentes et des déboisements couvre aujourd'hui la moitié du territoire national [10].

Malgré les avancées obtenues sur les forêts anciennes, des besoins de recherches demeurent que nous détaillons ci-dessous [10].

Quelle valeur patrimoniale des forêts anciennes ?

Une caractéristique très peu explorée des forêts anciennes est leur valeur patrimoniale, dans le sens où ces forêts hébergeraient non seulement une biodiversité originale par rapport aux autres forêts et ce pour différents taxons (voir une synthèse dans [10]), mais pourraient en plus héberger davantage d'espèces rares, spécialistes ou patrimoniales [20, 25]. Les espèces rares occupent une place centrale en biologie de la conservation car elles courent en principe un plus grand risque d'extinction [26]. Mieux connaître les traits biologiques et écologiques qui caractérisent les espèces rares fait partie des enjeux scientifiques de la conservation [27, 28]. Une étude sur huit groupes taxonomiques dans les forêts danoises indique clairement que la richesse des espèces classées en liste rouge européenne est mieux corrélée à la surface forestière de 1810 qu'à la surface forestière actuelle [20]. Ce résultat, acquis dans un contexte de plus forte fragmentation forestière que la France (3,5% en 1810 vs. 14% en 1830) mérite d'être comparé à d'autres contextes biogéographiques et géo-historiques, et renforcerait les arguments scientifiques pour reconnaître (si tel est le cas) une plus grande valeur patrimoniale aux forêts anciennes [12]. Peu d'études en France se sont intéressées aux caractéristiques écologiques et biologiques des espèces rares [29]. Ce dernier travail a montré par l'analyse des changements d'abondance et de distribution des plantes rares sur le département de l'Hérault entre 1886 à 2001 que les espèces rares ont tendance à se trouver dans des habitats d'altitude, dans des zones d'agriculture extensive, composées de prairies permanentes et de landes peu productives. L'analyse de la répartition des espèces forestières rares ou menacées selon la continuité forestière pourrait éclairer utilement les politiques de conservation.

Interaction entre gestion forestière actuelle et continuité forestière

Si le rôle de la gestion forestière sur la biodiversité a été abondamment étudié [30-33], l'interaction entre gestion forestière actuelle et continuité forestière a été encore assez peu étudiée [10]. Jusqu'à quel degré les caractères d'ancienneté d'une forêt sont-ils perturbés, effacés, par certaines actions sylvicoles? Quel degré d'artificialisation une forêt ancienne peut-elle supporter sans perdre son caractère d'ancienneté? Les quelques travaux sur ce sujet suggèrent que des reboisements avec des préparations du sol assez lourdes suivis d'entretiens répétés altèrent fortement l'état de forêt ancienne. Ainsi, les peupleraies à antécédent forestier ou non forestier dans les vallées de Champagne sont bien plus pauvres en espèces de forêts anciennes que les forêts alluviales subnaturelles [34]. Des peuplements de chênes sessiles hébergent un nombre un peu plus élevé de plantes de cœur forestier *sensu* [35] que des peuplements de pins sylvestres, ce qui suggère que la migration ou le recrutement de plantes spécialistes forestières est retardé dans les plantations de pins, probablement en lien avec la nature des essences et le mode de gestion associé [36]. Ces résultats contrastent avec la migration relativement efficace d'herbacées spécialistes forestières dans les peuplements récents de conifères et de feuillus [37], mais ils sont cohérents avec des expérimentations qui soulignent que les essences d'arbres acidifiantes peuvent limiter fortement la germination et la survie des espèces forestières anciennes [38]. D'autres travaux nous semblent

nécessaires pour définir des règles sylvicoles à appliquer aux forêts anciennes, qui relèvent pour l'instant surtout du principe de précaution.

Rôle du contexte historique et paysager et du type d'usage passé sur la réponse de la biodiversité à la continuité forestière

Des résultats obtenus récemment [39] indiquent des différences moins marquées entre forêts anciennes et forêts récentes dans les zones de montagne et de moyenne montagne que les zones de plaine. Mais ces résultats contrastent avec ceux plus tranchés obtenus par Brin *et al.* [40] dans un contexte de plus faible taux de couvert forestier, ce qui suggère que l'influence de la continuité temporelle est d'autant plus forte que l'habitat forestier est fragmenté. Par ailleurs, la thèse de J. Abadie sur le PNR du Luberon [41] a montré que les différences de propriétés physico-chimiques des sols apparaissent globalement moins marquées en zone méditerranéenne qu'en zone de plaine, ce qui n'est pas surprenant dans la mesure où ce territoire est largement dominé par des substrats calcaires. Le contexte écologique, historique et paysager des zones d'étude peut donc expliquer les différences d'effet de la continuité forestière sur les sols et la biodiversité forestière actuelle.

Un autre point assez peu abordé est la nature des usages précédant la forêt : en zone de plaine, les forêts récentes sont parfois issues principalement d'anciennes cultures [42], alors qu'en montagne ou en méditerranée, les forêts récentes sont issues de pâtures ou de cultures. Les forêts sur anciennes pâtures sont un peu moins riches en nutriments et sont situées sur des sols en moyenne moins profonds et plus caillouteux que les forêts anciennes, alors que c'est l'inverse pour les anciennes cultures [43]. Certains auteurs indiquent une richesse spécifique d'arbustes et d'herbacées plus élevée dans les forêts ayant un passé pastoral que dans celles anciennement cultivées, en raison d'un plus faible niveau de perturbations sur les anciennes prairies [44]. Des différences de composition spécifique et de traits de vie de la strate herbacée sont observées entre ancienne culture d'un côté et ancienne pâture et ancienne forêt de l'autre [45]. Ces différences sont expliquées par l'impact du labour sur les anciennes cultures, qui ont défavorisé les espèces sans mode de dispersion et les plantes à rhizomes [45]. Les analyses menées sur le PNR Luberon montrent aussi des différences significatives de composition et de répartition des traits de vie selon le type d'usage passé précédant la forêt (forêt, culture, pâture) et plusieurs traits répondent au type d'usage passé³. En particulier, un résultat intéressant est le plus grand nombre de nano-phanérophytes parmi les espèces associées aux forêts anciennes [46], en totale opposition avec les résultats trouvées en forêt de plaine [23]. Ces travaux soulignent que l'effet de la continuité est variable et dépendant de l'usage passé et du contexte paysager [10, 22, 47]. Il est donc important de mettre en place une étude à plus large échelle pour comparer l'effet de la continuité forestière et de la nature des usages passés préforestiers dans des contextes différents.

Par ailleurs, les traits de vie des espèces ont montré qu'ils pouvaient apporter un éclairage important sur les mécanismes expliquant la biodiversité particulière des forêts anciennes. En plus d'une analyse sur les traits moyens des espèces, l'analyse de la variabilité intra-spécifique des traits de vie des espèces peut contribuer à affiner notre compréhension de l'effet des legs des usages passés sur la flore forestière actuelle [48]. Le passé agricole des forêts récentes a souvent conduit à une modification de leurs caractéristiques édaphiques, notamment la teneur en phosphore et en azote [22], ce qui peut jouer un rôle sur les performances des plantes [48, 49]. La concentration en phosphore de plantes forestières peut varier selon la continuité forestière, avec des concentrations plus élevées dans les forêts récentes [48]. De plus, la plupart des espèces testées avaient une biomasse individuelle plus élevée dans les forêts récentes que les forêts anciennes [48]. La variabilité *in situ* des traits de vie des plantes forestières mérite donc d'être explorée dans d'autres situations géographiques et en considérant d'autres usages préforestiers, comme la pâture.

Descriptif des travaux

Cette thèse vise à mieux comprendre le legs des usages passés sur les sols et la biodiversité forestière actuelle et à clarifier les interactions potentielles entre ces legs et le type de gestion forestière actuelle, dans le contexte des espaces protégés de montagne. *In fine*, il s'agit de fournir aux gestionnaires de ces territoires des recommandations de gestion pertinentes pour les forêts anciennes. Les objectifs du travail sont : (A) d'évaluer la valeur patrimoniale des forêts anciennes en s'appuyant sur l'utilisation de bases de données existantes de relevés de biodiversité ou d'espèces sur les parcs nationaux ; (B) d'identifier par une approche multi-taxonomique quelles pratiques de

³ Forme biologique, longévité, hauteur de la plante, type de stratégie selon Grime, mode de dispersion, habitat préférentiel, valeur indicatrice pour la lumière et indice de patrimonialité.

gestion sont défavorables au maintien des espèces de forêts anciennes et (C) de préciser par une approche fonctionnelle comment le sol et la flore vasculaire du sous-bois répondent au type d'usage passé précédant la forêt (forêt, culture ou pâture). Le projet de thèse est associé à un projet AFB qui démarrera en 2019. Ce projet débutera par un stage de Master 2 en 2019 qui portera sur le Volet A "Patrimonialité des forêts anciennes".

Volet A- Valeur patrimoniale des forêts anciennes

Objectifs

L'objectif est d'approfondir l'analyse des différences de biodiversité entre forêt ancienne et récente de montagne en travaillant sur les espèces spécialistes, rares et patrimoniales et en élargissant à d'autres groupes que la flore. Il s'agit ici d'analyser à partir de bases de données existantes dans quelle mesure les forêts anciennes hébergent une biodiversité patrimoniale, au-delà de la flore vasculaire et des seules espèces ordinaires.

Notre principale hypothèse est que les forêts anciennes de montagne présentent pour certains taxons forestiers (lichens, bryophytes, insectes saproxyliques, champignons, faune du sol) une plus grande richesse en espèces spécialistes, rares et patrimoniales que les forêts récentes, du fait de la stabilité de ces habitats liée à leur plus longue continuité forestière [50]. En revanche, pour d'autres taxons, comme la flore vasculaire, il est probable que les espèces rares et patrimoniales soient plus fréquentes dans les anciennes pâtures, dans la mesure où leur surface a fortement diminué en zone de montagne depuis le 19^{ème} siècle [46, 51].

Démarche

Avec l'appui des chargés de mission forêt des PN concernés, nous ferons un état des lieux des relevés de biodiversité disponibles pour un ou plusieurs taxons (flore vasculaire, lichens, bryophytes, champignons, insectes, faune du sol, bactéries ...) en sollicitant un maximum de partenaires et d'organismes qui détiennent ce type de données (les Parcs eux-mêmes, les CEN, les CBN, la FRAPNA, la LPO, l'ONF...) et en interrogeant le site du SINP (<http://inventaire.naturefrance.fr/>).

Toutes les données recueillies sur la flore et les autres taxons seront tout d'abord triées sur la base de leur précision de localisation. Selon le cas, nous serons peut-être contraints de travailler à l'échelle d'une maille de 1x1 km, voire davantage, à l'instar de Flensted et al. [20]. En plus des variables historiques (usage passé si relevé bien localisé ou quantité de forêt en 1850 si maille), nous rassemblerons une série de données environnementales spatialisées, comme dans Abadie et al. [52]. Après avoir listé les espèces rares, spécialistes et patrimoniales, l'effet des facteurs historiques sera testé sur la richesse en espèces pour ces trois attributs, à l'échelle relevé ou maille. Des covariables pouvant expliquer la richesse spécifique des groupes d'espèces (sol, climat, degré d'ouverture, distance à la lisière forestière, distance à des zones artificialisées) seront également intégrées aux analyses statistiques pour comparer le poids respectif des différents prédicteurs.

Résultats attendus

→ Article 1. Are there more specialists, rare and red-listed species in ancient forests? A multi-taxon approach to conservation in montane forests.

Volet B- Interaction entre gestion et continuité forestière sur la biodiversité selon une approche multi-taxonomique

Objectifs

Il s'agit d'évaluer selon une approche multi-taxonomique le poids des pratiques de gestion forestière actuelles (et passées) sur la persistance du signal forêts anciennes dans la composition des communautés des forêts actuelles, notamment pour évaluer l'impact des plantations de certaines essences résineuses. L'objectif est d'identifier jusqu'à quel degré les caractères d'ancienneté d'une forêt sont perturbés, voire effacés, par certaines actions sylvicoles et quel degré d'artificialisation une forêt ancienne peut supporter sans perdre son caractère d'ancienneté. Notre hypothèse est qu'une sylviculture très intensive (reboisements associés à une préparation du sol perturbatrice) est très défavorable au cortège des espèces de forêts anciennes [34, 36].

Démarche

Après une synthèse bibliographique des effets combinés de la continuité forestière et des modes de gestion actuelle sur la biodiversité, un plan d'échantillonnage constitué d'environ 100 parcelles en forêt adulte sera soigneusement préparé pour croiser ces deux facteurs, en étroite interaction avec les chargés de mission forêt des différents PN et l'AFB. Il sera appliqué dans un des 5 PN de montagne (Cévennes, Ecrins, Vanoise, Mercantour, Pyrénées), voire dans un contexte élargi aux zones

adjacentes où la carte d'état-major est disponible. L'objectif est de couvrir des modalités de gestion très contrastées⁴ (feuillues vs. résineux, plantations vs. régénération naturelle, futaie régulière vs. futaie irrégulière, exploitation du bois plus ou moins destructive de la végétation du sous-bois et de la litière) et de croiser avec la continuité forestière. Les données historiques s'appuieront sur la carte d'état-major, qui a été numérisée et vectorisée par PNF [13]. Nous prendrons soin de contrôler aussi le type de station et le contexte paysager des sites sélectionnés. Une recherche de l'historique de gestion des parcelles choisies sera effectuée auprès des gestionnaires et dans les archives forestières (aménagement, sommiers), afin de déterminer l'origine des peuplements et la nature des travaux au moment de la régénération, et si possible la sylviculture appliquée depuis l'origine du peuplement.

Un échantillonnage pluri-taxonomique (flore, champignons, coléoptères saproxyliques, collemboles) sera effectué l'année 1 sur les placettes sélectionnées, accompagné d'analyses physico-chimiques du sol pour maîtriser la variabilité édaphique des différents sites. L'ADN environnemental des champignons et des collemboles sera recueilli par metabarcoding moléculaire d'échantillons de sol, une technique efficace pour analyser la biodiversité du sol [53-55].

Les analyses statistiques porteront sur la richesse spécifique totale et la richesse par trait de vie et la composition des 4 groupes taxonomiques à la continuité forestière et au mode de gestion. Les variations de richesse spécifique seront testées par le biais d'analyse de variance à deux facteurs avec interaction et celles de la composition spécifique par ACC [56].

Résultats attendus

→ Article 2. To what extent can intensive forest practices threaten ancient forest species? A multi-taxon approach in montane ancient forests.

Volet C- Rôle du type d'usage ancien (forêt, pâturage, culture) sur le sol, la flore et les traits de vie des plantes forestières

Objectifs

L'objectif est d'examiner le rôle du type d'usage ancien (forêt, pâture ou culture) sur le sol et la flore forestière et leurs traits de vie. Nous dépasserons donc le seul clivage forêt ancienne vs. forêt récente en nous intéressant à la dynamique de recolonisation selon l'occupation pré-forestière du sol ; concernant la végétation, il s'agit de préciser (a) dans quelle mesure les traits de vie d'une même plante (teneur en azote, SLA, LMDC,...) varient selon la nature de l'usage passé du sol et (b) quelles espèces sont associées à quels usages anciens et de caractériser finement les traits de vie associés à ces deux modes d'usage passés (culture/pâquis), en les comparant au profil des espèces de forêts anciennes.

Notre première hypothèse est que les différences de végétation (composition en espèces et distribution des traits de vie) et de sol (pH, teneur en carbone, azote et phosphore) sont plus visibles pour les forêts anciennement labourées, amendées et/ou ayant reçu des apports organiques fertilisants que dans les forêts n'ayant pas connu ces perturbations [44-46, 57]. Une hypothèse alternative serait que les processus naturels liés à la succession forestière pourraient aussi atténuer les legs des usages passés [57]. Une seconde hypothèse est que les traits de vie au sein d'une même espèce varient selon le type d'usage passé (forêt, culture, pâture) [48].

Démarche

Volet C1- Nous constituerons un échantillon d'environ 70 sites en faisant varier le type d'usage précédant la forêt sur la carte d'état-major (forêt, culture, pâture) et en contrôlant l'âge de la forêt récente. Pour capitaliser l'investissement de terrain du volet B, le plan d'échantillonnage réutilisera une partie des sites du volet B, en complétant selon les besoins propres à ce volet. Les relevés seront caractérisés sur le plan dendrométrique, stationnel et pédologique. Des inventaires floristiques seront effectués sur chaque placette au printemps-été de l'année 1 et 2. En complément, des mesures de traits fonctionnels seront réalisées sur 3 ou 4 espèces communes caractéristiques de forêt ancienne ou de forêt récente. Nous analyserons les traits foliaires liés à la capacité de croissance (SLA, teneur en azote, chlorophylle), la fertilité (rapport C/N et P/C), et la réponse au pâturage (LMDC, composé chimique de défense tel que flavonoïdes ou anthocyanes par une mesure *in situ* avec une pince DUALEX).

⁴ Mais sans viser l'exhaustivité, sans quoi le trop grand nombre de modalités testées pourrait réduire la puissance statistique des analyses.

Volet C2- Nous aborderons les mêmes questions⁵ mais à plus large échelle, à partir des relevés IGN-Ifn et sur les relevés du CBNA, avec l'objectif d'analyser environ 1500 relevés, soit un échantillon nettement plus grand que les travaux précédents en forêt de montagne [56]. Les traits de vie des plantes (traits liés à la persistance, à la régénération, à la dispersion, et préférences écologiques) seront rassemblés en consultant la base de traits de vie de plantes gérée par le LECA pour la flore alpine, mais d'autres bases de traits de vie seront également consultées : TRY [58] et *Baseflor*. Les données environnementales spatialisées (topographie, géologie, pédologie, climat, occupation du sol actuelle) seront récupérées à Irstea et auprès des partenaires de la thèse. En reprenant les relevés déjà rassemblés dans le projet FORGECO sur le Vercors [59] et en réinterrogeant la base de données du Pôle Flore géré par le CBNA, nous extrairons tous les relevés disponibles et chercherons à étendre la zone d'étude. L'occupation passée du sol et les principales caractéristiques environnementales des points (altitude, type de sol, topographie...) seront recueillies par traitement SIG.

Nous établirons une liste d'espèces de forêts anciennes et de forêts récentes par le biais de modèles statistiques en utilisant l'occupation passée du sol comme prédicteur tout en contrôlant la variabilité des autres facteurs écologiques [23]. Enfin, nous chercherons à identifier les traits d'histoire de vie qui discriminent la réponse des espèces au type d'usage ancien du sol, à la suite de [46]. A la différence des travaux précédents, nous chercherons ici à analyser les relations entre facteurs historiques/écologiques et traits fonctionnels des espèces non pas au moyen d'une analyse RLQ couplée à une analyse *Fourth-corner* [60], comme dans [36], mais suivant un modèle linéaire généralisé multi-espèces⁶ [61, 62].

Résultats attendus

Selon les résultats obtenus, nous privilégierons la valorisation des résultats du volet C1 ou C2.
 → Article 3. Are land use legacies detectable on within-species trait variability in montane understory vegetation?
 → Article 4. Former land use, habitat continuity and other ecological factors shape understory plant composition and traits in montane forests: a multispecies generalised linear model analysis.

Planning

Volet	Activité	Année 1	Année 2	Année 3
	Réunion du Comité de thèse	x	x	x
A	Analyse statistique approfondie des données collectées pendant le stage de Master 2 en 2019 Rédaction de l'article 1			x x
B	Bibliographie Préparation de l'échantillonnage (sélection des sites) Inventaires taxonomiques Analyse statistique des données Rédaction de l'article 2	x x x x x x	x x	
C	Bibliographie Collecte des données sur le terrain (relevés, traits) Analyse statistique des données Rédaction de l'article 3	x	x x x x x	
	Corrections des papiers soumis Rédaction du mémoire de thèse			x x x

Collaborations externes

Thèse proposée en co-direction avec l'INRA Nancy. Collaborations avec l'EI Purpan, le laboratoire PACTE, le LECA, le Conservatoire Botanique National Alpin, les gestionnaires forestiers (ONF) et les Parcs Nationaux (AFB).

Valorisation

- Applications prévues

⁵ À l'exception des mesures *in situ* de traits de vie sur les plantes forestières.

⁶ Modèle où la présence/absence ou l'abondance de l'espèce dans un relevé est expliquée en une seule étape par les facteurs environnementaux et historiques du relevé, les traits de vie de l'espèce et leur interaction.

- Actualisation de la liste de plantes associées aux forêts anciennes et publication d'une liste d'espèces pour les PN de montagne ;
- Arguments pour intégrer le réseau de forêts anciennes comme noyaux de biodiversité ou comme sous-trames dans le cadre du SRADDET ;
- Elaboration avec les gestionnaires des espaces protégés de montagne de recommandations de gestion des forêts anciennes afin d'en préserver au mieux leur intégrité écologique ;
- Sensibilisation en concertation avec l'AFB – et si nécessaire – des acteurs forestiers (WWF, REFORA, FRAPNA, LPO, CEN, ONF, CRPF, propriétaires, collectivités, CFT, Associations de communes forestières) à la valeur patrimoniale des forêts anciennes.

- Publications envisagées avec choix des journaux (IF)

n°	Titre provisoire	Revue visé	IF ₂₀₁₇
A	Are there more rare and red-listed species in ancient forests? A multi-taxon approach to conservation in montane forests	<i>Biological Conservation</i>	4.66
B	To what extent can intensive forest practices threaten ancient forest species? A multi-taxon approach in montane forests	<i>Ecosystems</i>	4.03
C	Are land use legacies detectable on within-species trait variability in montane understory vegetation? Former land use, habitat continuity and other ecological factors shape understory plant composition and traits in montane forests: a multispecies generalized linear model analysis	<i>Journal of Vegetation Science</i>	2.66

Organisation

- Encadrement :
 - Directeur de thèse : Laurent Bergès, UGA – Irstea UR LESSEM, HDR en préparation, soutenance en 2019
 - Co-direction : J.-L. Dupouey (INRA UMR Silva Nancy)
 - encadrement Irstea : Georges Kunstler (HDR), Marc Fuhr, UGA – Irstea UR LESSEM
- Financement : Une demi-bourse de thèse est financée par le projet du même nom dans le cadre de la convention AFB 2019-2021.
- Profil du candidat recherché : le candidat devra disposer d'un Master recherche en écologie végétale et/ou en écologie du paysage et s'intéresser si possible aux approches géo-historiques. Il devra connaître les traitements statistiques (sous R de préférence) et avoir des compétences en SIG. Il devra préparer et coordonner la campagne de terrain avec relevés floristiques, mesures de paramètres environnementaux (sol, peuplement forestier) et mesures de traits de vie fonctionnels sur les plantes.

Références bibliographiques

Equipe d'accueil (et personnes impliquées)

- Abadie, J., Avon, C., **Dupouey, J.-L.**, Lopez, J.-M., Tatoni, T. & **Bergès, L.** 2018. Land use legacies on forest understory vegetation and soils in the Mediterranean region: Should we use historical maps or in situ land use remnants? *Forest Ecology and Management* 427: 17-25.
- Abadie, J., **Dupouey, J.-L.**, Avon, C., Rochel, X., Salvaudon, A., Tatoni, T. & **Bergès, L.** 2017. Déterminants du changement du couvert forestier depuis 1860 dans le parc naturel régional du Luberon et implications pour la répartition des forêts actuelles. *Revue Forestière Française* 69: 371-386.
- Abadie, J., **Dupouey, J.-L.**, Avon, C., Rochel, X., Tatoni, T. & **Bergès, L.** 2018. Forest recovery since 1860 in a Mediterranean region: drivers and implications for land use and land cover spatial distribution. *Landscape Ecology* 33: 289-305.
- Bergès, L.** & **Dupouey, J.-L.** 2017. Ecologie historique et ancienneté de l'état boisé : concepts, applications, avancées et perspectives de la recherche. *Revue Forestière Française* 69: 297-318.
- 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* 22(1): 3-16
- Bergès, L.**, Feiss, T., Avon, C., Martin, H., Rochel, X., Dauffy-Richard, E., Cordonnier, T. & **Dupouey, J.-L.** 2017. Response of understory plant communities and traits to past land use and coniferous plantation. *Applied Vegetation Science* 20: 468-481.
- Janssen, P., Bec, S., **Fuhr, M.**, Taberlet, P., Brun, J.J. & Bouget, C. 2018. Present conditions may mediate the legacy effect of past land-use changes on species richness and composition of above- and below-ground assemblages. *Journal of Ecology* 106: 306-318.
- Janssen, P., Cateau, E., **Fuhr, M.**, Nusillard, B., Brustel, H. & Bouget, C. 2016. Are biodiversity patterns of saproxylic beetles shaped by habitat limitation or dispersal limitation? A case study in unfragmented montane forests. *Biodiversity and Conservation* 25: 1167-1185.
- Thomas, M., Bec, R., Abadie, J., Avon, C., **Bergès, L.**, Grel, A. & **Dupouey, J.-L.** 2017. Changements à long terme des paysages forestiers dans cinq parcs nationaux métropolitains et le futur Parc National des Forêts de Champagne et Bourgogne. *Revue Forestière Française* 69: 387-404.
- Rochel, X., Abadie, J., Avon, C., **Bergès, L.**, Chauchard, S., Defever, S., Jeanmonod, J., Leroy, N. & **Dupouey, J.-L.** 2017. Quelles sources cartographiques pour la définition des forêts anciennes en France ? *Revue Forestière Française* 69: 353-370.

Autres références

- McGrath, M.J., et al., *Reconstructing European forest management from 1600 to 2010*. Biogeosciences, 2015. **12**(14): p. 4291-4316.
- Kaplan, J.O., et al., *Large scale anthropogenic reduction of forest cover in last glacial maximum Europe*. Plos One, 2016. **11**(11).
- Szabo, P. and R. Hedl, *Advancing the integration of history and ecology for conservation*. Conservation Biology, 2011. **25**(4): p. 680-687.
- Vellend, M., et al., *Historical ecology: using unconventional data sources to test for effects of global environmental change*. American Journal of Botany, 2013. **100**(7): p. 1294-1305.
- Burgi, M. and U. Gimmi, *Three objectives of historical ecology: the case of litter collecting in Central European forests*. Landscape Ecology, 2007. **22**: p. 77-87.
- Szabo, P., *Historical ecology: past, present and future*. Biological Reviews, 2015. **90**(4): p. 997-1014.
- Peterken, G., *Woodland conservation and management*. 1981, London, UK: Chapman et Hall.
- Foster, D., et al., *The importance of land-use legacies to ecology and conservation*. Bioscience, 2003. **53**(1): p. 77-88.
- Szabo, P., *Why history matters in ecology: an interdisciplinary perspective*. Environmental Conservation, 2010. **37**(4): p. 380-387.
- Bergès, L. and J.-L. Dupouey, *Écologie historique et ancienneté de l'état boisé : concepts, applications, avancées et perspectives de la recherche*. Revue Forestière Française, 2017. **69**(4-5): p. 297-318.
- Kervyn, T., et al., *La gestion patrimoniale des forêts anciennes de Wallonie (Belgique)*. Revue forestière Française, 2017. **69**(4-5): p. 545-560.
- Vallauri, D., et al., *Ancienneté : perspectives pour la conservation des forêts*. Revue Forestière Française, 2017. **69**(4-5): p. 560-570.
- Thomas, M., et al., *Changements à long terme des paysages forestiers dans cinq parcs nationaux métropolitains et le futur Parc National des Forêts de Champagne et Bourgogne*. Revue Forestière Française, 2017. **69**(4-5): p. 387-404.
- Koerner, W., et al., *Influence of past land use on the vegetation and soils of present day forest in the Vosges mountains, France*. Journal of Ecology, 1997. **85**(3): p. 351-358.
- Dupouey, J.L., et al., *Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity*. Ecology, 2002. **83**(11): p. 2978-2984.
- Kirby, K.J. and C. Watkins, eds. *The ecological history of European forests*. 1998, CAB International: Wallingford, UK.
- Bellemare, J., G. Motzkin, and D.R. Foster, *Rich mesic forests: Edaphic and physiographic drivers of community variation in western Massachusetts*. Rhodora, 2005. **107**(931): p. 239-283.
- Flinn, K.M., M. Vellend, and P.L. Marks, *Environmental causes and consequences of forest clearance and agricultural abandonment in central New York, USA*. Journal of Biogeography, 2005. **32**(3): p. 439-452.
- Mather, A.S., C.L. Needle, and J.R. Coull, *From resource crisis to sustainability: the forest transition in Denmark*. International Journal of Sustainable Development and World Ecology, 1998. **5**(3): p. 182-193.
- Flensted, K.K., et al., *Red-listed species and forest continuity – A multi-taxon approach to conservation in temperate forests*. Forest Ecology and Management, 2016. **378**: p. 144-159.
- Flinn, K.M. and M. Vellend, *Recovery of forest plant communities in post-agricultural landscapes*. Frontiers in Ecology and the Environment, 2005. **3**(5): p. 243-250.
- Herm, M. and K. Verheyen, *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, 2007. **22**(3): p. 361-371.
- Bergès, L., et al., *Past landscape explains forest periphery-to-core gradient of understorey plant communities in a reforestation context*. Diversity and Distributions, 2016. **22**(1): p. 3-16.
- Dupouey, J.L., et al., *Vers la réalisation d'une carte géoréférencée des forêts anciennes de France*. Le Monde des Cartes, 2007. **191**: p. 85-98.
- Fritz, O., L. Gustafsson, and K. Larsson, *Does forest continuity matter in conservation? A study of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests of southern Sweden*. Biological Conservation, 2008. **141**(3): p. 655-668.
- Murray, B.R., et al., *How plant life-history and ecological traits relate to species rarity and commonness at varying spatial scales*. Austral Ecology, 2002. **27**(3): p. 291-310.
- Cofre, H.L., K. Bohning-Gaese, and P.A. Marquet, *Rarity in Chilean forest birds: which ecological and life-history traits matter?* Diversity and Distributions, 2007. **13**(2): p. 203-212.
- Gabrielova, J., et al., *Can we distinguish plant species that are rare and endangered from other plants using their biological traits?* Folia Geobotanica, 2013. **48**(4): p. 449-466.
- Lavergne, S., *Les espèces végétales rares ont-elles des caractéristiques écologiques et biologiques qui leur sont propres ?* Acta Botanica Gallica, 2004. **151**(3): p. 319-323.
- Kuuluvainen, T., *Forest management and biodiversity conservation based on natural ecosystem dynamics in northern Europe: the complexity challenge*. AMBIO, 2009. **38**.
- Paillet, Y., et al., *Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe*. Conservation Biology, 2010. **24**(1): p. 101-112.
- Schall, P., et al., *The impact of even-aged and uneven-aged forest management on regional biodiversity of multiple taxa in European beech forests*. Journal of Applied Ecology, 2018. **55**: p. 267-278.
- Schulze, E.D., *Effects of forest management on biodiversity in temperate deciduous forests: An overview based on Central European beech forests*. Journal for Nature Conservation, 2018. **43**: p. 213-226.
- Chevalier, R., et al., *Le concept de forêt ancienne s'applique-t-il aux peupleraies cultivées? Test de pertinence avec la flore des vallées de Champagne*. Revue Forestière Française, 2013. **65**(4): p. 375-388.
- Pellissier, V., et al., *Understorey plant species show long-range spatial patterns in forest patches according to distance-to-edge*. Journal of Vegetation Science, 2013. **24**(1): p. 9-24.
- Bergès, L., et al., *Response of understorey plant communities and traits to past land use and coniferous plantation*. Applied Vegetation Science, 2017. **20**(3): p. 468-481.
- Wulf, M. and T. Heinken, *Colonization of recent coniferous versus deciduous forest stands by vascular plants at the local scale*. Applied Vegetation Science, 2008. **11**(3): p. 307-316.
- Thomae, A., et al., *Tree species determine the colonisation success of forest herbs in post-agricultural forests: Results from a 9 yr introduction experiment*. Biological Conservation, 2014. **169**: p. 238-247.
- Janssen, P., *Influences relatives de l'ancienneté et de la maturité sur la biodiversité : implications pour la conservation en forêts de montagne*, in ED EDISCE. 2016, UGA: Grenoble.
- Brin, A., et al., *Effects of forest continuity on flying saproxylic beetle assemblages in small woodlots embedded in agricultural landscapes*. Biodiversity and Conservation, 2016. **25**(3): p. 587-602.
- Abadie, J., *Écologie historique des forêts méditerranéennes : déterminants du changement du couvert forestier et effets des usages passés sur les sols et la flore actuels [Historical ecology of Mediterranean forests: drivers of forest change and effects of past land use on current soils and vegetation]*. 2018, Aix-Marseille Université: Aix-Marseille. p. 322.
- Verheyen, K., et al., *Response of forest plant species to land-use change: a life-history trait-based approach*. Journal of Ecology, 2003. **91**(4): p. 563-577.
- Abadie, J., et al., *Land use legacies on forest understorey vegetation and soils in the Mediterranean region: Should we use historical maps or in situ land use remnants?* Forest Ecology and Management, 2018. **427**: p. 17-25.
- Wulf, M., *Plant species richness of afforestations with different former use and habitat continuity*. Forest Ecology and Management, 2004. **195**(1-2): p. 191-204.
- Dyer, J.M., *Land-use legacies in a central Appalachian forest: differential response of trees and herbs to historic agricultural practices*. Applied Vegetation Science, 2010. **13**(2): p. 195-206.
- Abadie, J., et al., *Mediterranean forest plant species: different vegetation communities and plant traits according to time since abandonment and past land use*. Biological Conservation, in prep.
- De Frenne, P., et al., *Interregional variation in the floristic recovery of post-agricultural forests*. Journal of Ecology, 2011. **99**(2): p. 600-609.
- Baeten, L., et al., *Former land use affects the nitrogen and phosphorus concentrations and biomass of forest herbs*. Plant Ecology, 2011. **212**(5): p. 901-909.
- Vellend, M., *Land-use history and plant performance in populations of Trillium grandiflorum*. Biological Conservation, 2005. **124**(2): p. 217-224.
- Norden, B., et al., *Effects of ecological continuity on species richness and composition in forests and woodlands: A review*. Ecoscience, 2014. **21**(1): p. 34-45.
- Sitzia, T., P. Semenzato, and G. Trentanovi, *Natural reforestation is changing spatial patterns of rural mountain and hill landscapes: A global overview*. Forest Ecology and Management, 2010. **259**(8): p. 1354-1362.
- Abadie, J., et al., *Forest recovery since 1860 in a Mediterranean region: drivers and implications for land use and land cover spatial distribution*. Landscape Ecology, 2018. **33**(2): p. 289-305.
- Thomsen, P.F. and E. Willerslev, *Environmental DNA - An emerging tool in conservation for monitoring past and present biodiversity*. Biological Conservation, 2015. **183**: p. 4-18.
- Pansu, J., et al., *Landscape-scale distribution patterns of earthworms inferred from soil DNA*. Soil Biology and Biochemistry, 2015. **83**: p. 100-105.
- Orgiazzi, A., et al., *Soil biodiversity and DNA barcodes: opportunities and challenges*. Soil Biology and Biochemistry, 2015. **80**: p. 244-250.
- Janssen, P., et al., *Present conditions may mediate the legacy effect of past land-use changes on species richness and composition of above- and below-ground assemblages*. Journal of Ecology, 2018. **106**(1): p. 306-318.
- Holmes, M.A. and G.R. Matlack, *Forest micro-environment develops through time: Changes in physical and structural heterogeneity follow abandonment from two forms of agriculture*. Forest Ecology and Management, 2017. **404**: p. 55-64.
- Kattge, J., et al., *TRY - a global database of plant traits*. Global Change Biology, 2011. **17**(9): p. 2905-2935.
- Dupouey, J.L., et al., *Identifier les facteurs historiques de vulnérabilité dans la relation sylviculture-biodiversité. Projet FORGECO, programme ANR Systerra, Compte-rendu de fin de projet, Annexe Ia*. 2014. p. 52.
- Dray, S., et al., *Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation*. Ecology, 2014. **95**(1): p. 14-21.
- Brown, A.M., et al., *The fourth-corner solution - using predictive models to understand how species traits interact with the environment*. Methods in Ecology and Evolution, 2014. **5**(4): p. 344-352.
- Warton, D.I., B. Shipley, and T. Hastie, *CATS regression - a model-based approach to studying trait-based community assembly*. Methods in Ecology and Evolution, 2015. **6**(4): p. 389-398.