

LA VÉGÉTATION DES FORÊTS ANCIENNES

**JEAN-LUC DUPOUEY - DELPHINE SCIAMA - WALTRAUD KOERNER
ÉTIENNE DAMBRINE - JEAN-CLAUDE RAMEAU**

Dans les paysages d'Europe de l'Ouest fortement marqués par l'action de l'homme, il n'existe plus aujourd'hui de forêts primaires⁽¹⁾. Les modifications globales de l'environnement, telles que les dépôts azotés ou l'augmentation du taux de CO₂ atmosphérique, empêchent probablement leur reconstitution, même hors de toute intervention humaine directe. L'observation des zones forestières peu gérées ou des petites surfaces de réserves intégrales, toutes de création récente à l'échelle de la dynamique forestière, permet cependant de proposer quelques critères de naturalité. Ainsi, les forêts subnaturelles sont le plus souvent définies comme des surfaces boisées d'essences climaciques (essences caractéristiques des stades ultimes de la dynamique naturelle des écosystèmes forestiers), présentant une structure de peuplement hétérogène et une juxtaposition de phases de développement liées à la présence de trouées, avec une forte accumulation de matière organique, vivante — volumes sur pied élevés — et morte — dans le bois mort et les sols —. Le critère d'ancienneté est souvent avancé, sans d'ailleurs toujours préciser si on parle de l'ancienneté de l'état boisé du territoire, ou de l'âge des arbres ou du peuplement. Nous présentons ici une synthèse des résultats obtenus récemment en Europe de l'Ouest, et plus particulièrement en France, sur le rôle majeur que joue ce critère d'ancienneté de l'état boisé dans les variations du tapis végétal forestier.

LES FORÊTS ANCIENNES ET LEUR CARTOGRAPHIE

La forêt française, fortement déboisée depuis le Néolithique, connaît aujourd'hui une progression rapide, comme toutes les forêts européennes. Cette inversion de tendance s'est produite, en France, à la charnière entre le XVIII^e et le XIX^e siècles (Koerner *et al.*, 2000). Près de la moitié des forêts françaises d'aujourd'hui étaient, il y a deux siècles, des territoires agricoles — champs, prés de fauche ou pâtures plus ou moins intensives —. On peut ainsi distinguer dans le paysage actuel les forêts préexistantes à ce minimum forestier, désignées par le terme précis de forêts anciennes, par opposition aux forêts dites récentes, installées par la suite. Cette distinction se réfère à la continuité de l'état boisé, et non à l'âge des arbres ou du peuplement — les forêts récentes peuvent ainsi atteindre l'âge de 200 ans —. Les recherches initiées en Angleterre (Rackham, 1980 ; Peterken, 1981), puis poursuivies en Belgique, en Suède, en Allemagne, en Pologne et en France ont montré que cette ancienneté de l'état boisé était un critère déterminant du fonctionnement des écosystèmes forestiers actuels. En particulier, il existe de fortes

(1) C'est-à-dire vierges de toute influence humaine, directe ou indirecte. Pour la définition des termes liés à la naturalité et l'ancienneté des forêts à laquelle nous adhérons, on se référera à EFI (2002). Pour une étude de leurs diverses acceptions, on se reportera à Lund (2002).

FIGURE 1 ÉVOLUTION DE LA SURFACE FORESTIÈRE DANS LA PETITE MONTAGNE JURASSIENNE ENTRE LE DÉBUT DU XIX^e SIÈCLE ET LA FIN DU XX^e SIÈCLE

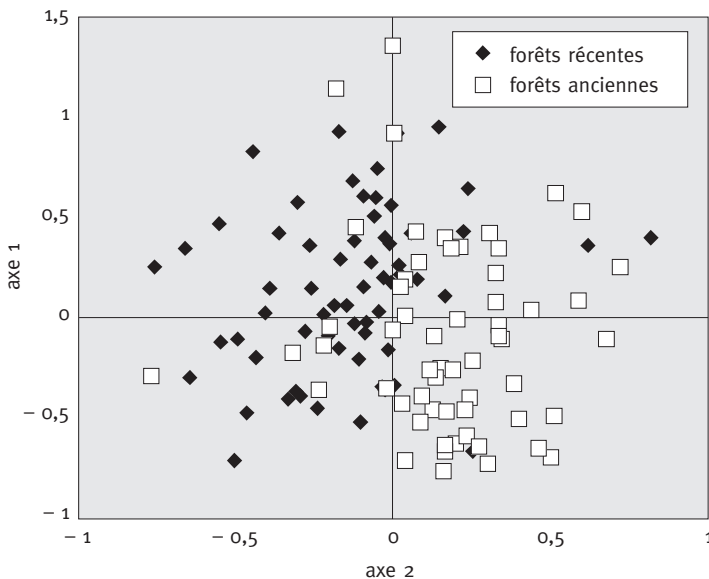
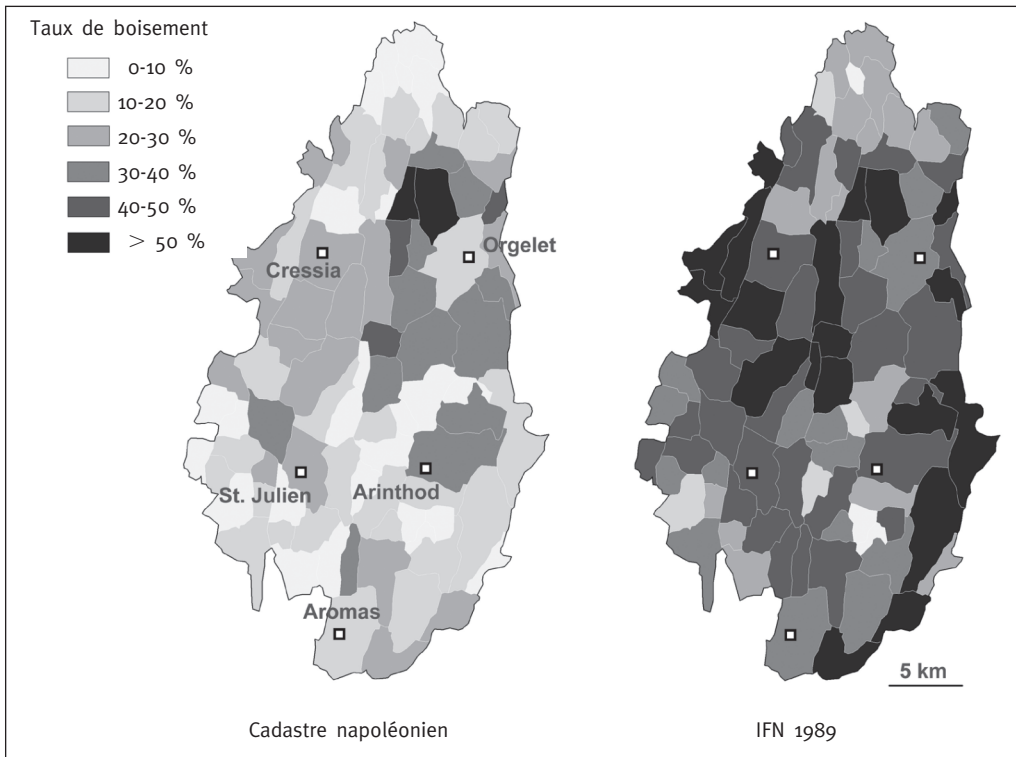


FIGURE 2 ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES DES RELEVÉS DE VÉGÉTATION DE LA PETITE MONTAGNE JURASSIENNE

Position des forêts anciennes et récentes (état boisé depuis plus ou moins de 200 ans, respectivement), dans le plan des axes 1 et 2

différences de tapis herbacé entre les terrains déjà boisés à la date des premiers documents historiques disponibles (entre 1600 et 1850 selon les pays) et ceux qui ne l'étaient pas et qui ont été reboisés ensuite. Cette différence apparaît, que la forêt ancienne ait été exploitée, parfois même en taillis, ou non.

Ces travaux nécessitent une analyse minutieuse des documents cartographiques historiques décrivant le mode ancien d'utilisation du sol. En France, le premier témoin, à l'échelle de l'ensemble du territoire, des paysages agricoles et forestiers est le cadastre napoléonien. Établi de 1808 à 1850 — mais en grande partie achevé aux alentours de 1835 —, il cartographie, à des échelles supérieures au 1/10 000, les parcellaires et la nature des cultures qu'ils contiennent. Celle-ci est décrite en grandes catégories : jardins, terres, prés, pâtures, vignes, landes ou friches et bois (liste non exhaustive). La superposition de ce cadastre ancien avec les parcellaires forestiers actuels permet donc d'identifier forêts anciennes et forêts récentes. Elle peut se faire par digitalisation du cadastre napoléonien, référencement géographique dans un système de coordonnées géographiques actuel et enfin croisement, à l'aide d'outils de géomatique, avec la carte forestière actuelle. Mais il est souvent plus précis, voire nécessaire, de revenir sur le terrain afin d'identifier les limites exactes des parcellaires anciens. La carte de Cassini, antérieure (1760-1789), est malheureusement trop imprécise pour permettre un travail semblable. Nos voisins européens sont souvent mieux lotis. Ainsi, une partie de la Belgique est couverte par la carte du comte de Ferraris, au 1/11 250, établie dès 1778. L'Angleterre dispose depuis peu de la carte informatisée des forêts antérieures à 1600 (English Nature, 2002) pour l'ensemble de son territoire.

L'EXEMPLE DE LA PETITE MONTAGNE JURASSIENNE

Nous avons étudié plus précisément les conséquences de cette différenciation historique du paysage dans la région naturelle de la Petite Montagne jurassienne (Sciama, 1999). C'est une zone de forte déprise agricole (figure 1, p. 522) où les accrues naturels forment une large part du reboisement. Le cadastre napoléonien, réalisé entre 1809 et 1837, indique un taux de boisement de 21 %. En 1989, l'Inventaire forestier national mesure dans la même région un taux de boisement de 42 %. La moitié des forêts actuelles sont donc des forêts anciennes. L'échantillon analysé croise de façon équilibrée l'ancienneté de l'état boisé (61 relevés en forêt ancienne, 65 en forêts récentes) avec les différents types de substrat de la région. Dans les forêts récentes, les stades les plus jeunes de recolonisation de la forêt ont été écartés (haies, lisières, stades pionniers). Sur les substrats calcaires de cette région, la diversité floristique est assez élevée (164 espèces dans les 126 relevés effectués). L'analyse factorielle des correspondances du tableau de présence/absence de ces 164 espèces montre, sur l'axe 1, une différenciation stationnelle en fonction du type de substrat sur lequel se développe la végétation. Cet axe représente 5,2 % de la variance totale, valeur très significative en regard du nombre d'espèces analysées. Mais surtout, dès l'axe 2 (figure 2, p. 522), et expliquant une part presque aussi importante de la variance totale (3,2 %), on voit clairement apparaître le facteur ancienneté de l'état boisé.

Le tableau I (p. 524) présente la liste des espèces ayant une fréquence de présence significativement plus élevée en forêt récente ou en forêt ancienne, responsables de la différenciation des relevés en deux groupes. Dans cette région, 12 espèces apparaissent plus fréquemment en forêt récente, et 21 en forêt ancienne. Ces dernières sont parfois presque totalement absentes des forêts récentes (Luzule poilue, Muguet et Lis martagon). La plupart de ces espèces de forêts anciennes sont très communes dans les forêts françaises : Anémone sylvie, Aspérule odorante, Lamier jaune, Primevère élevée... On note la différence entre les deux Chênes : pédonculé

TABLEAU I **Espèces différentielles des forêts récentes et anciennes dans la Petite Montagne jurassienne**

Le pourcentage indique la fréquence de présence de chaque espèce (sur un total de 65 relevés en forêt récente et 61 en forêt ancienne). Seules les espèces pour lesquelles le test exact de comparaison de pourcentage de Fisher est significatif ($P < 0,05$) ont été retenues.

	Nom latin	Forêts récentes (%)	Forêts anciennes (%)
Arbres			
Chêne pédonculé	<i>Quercus robur</i>	72	56
Tremble	<i>Populus tremula</i>	6	20
Chêne sessile	<i>Quercus petraea</i>	22	44
Merisier	<i>Prunus avium</i>	31	56
Érable sycomore	<i>Acer pseudoplatanus</i>	40	80
Arbustes			
Fusain d'Europe	<i>Euonymus europaeus</i>	58	23
Cornouiller sanguin	<i>Cornus sanguinea</i>	58	26
Aubépine monogyne	<i>Crataegus monogyna</i>	88	57
Prunellier	<i>Prunus spinosa</i>	37	7
Viorne lantane	<i>Viburnum lantana</i>	58	38
Troène	<i>Ligustrum vulgare</i>	82	64
Laurier des bois	<i>Daphne laureola</i>	60	43
Camérisier à balais	<i>Lonicera xylosteum</i>	91	75
Herbacées			
Tamier commun	<i>Tamus communis</i>	51	25
Hellébore fétide	<i>Helleborus foetidus</i>	31	11
Epipactis à feuilles larges	<i>Epipactis helleborine</i>	12	2
Lis martagon	<i>Lilium martagon</i>	2	13
Fétuque hétérophylle	<i>Festuca heterophylla</i>	8	20
Euphorbe douce	<i>Euphorbia dulcis</i>	28	43
Muguet	<i>Convallaria majalis</i>	2	18
Lamier jaune	<i>Lamium galeobdolon</i>	45	61
Millet diffus	<i>Milium effusum</i>	9	25
Primevère élevée	<i>Primula elatior</i>	18	36
Vesce des haies	<i>Vicia sepium</i>	40	59
Bugle rampant	<i>Ajuga reptans</i>	14	36
Gesse printanière	<i>Lathyrus vernus</i>	12	36
Violette des bois	<i>Viola reichenbachiana</i>	54	79
Euphorbe des bois	<i>Euphorbia amygdaloides</i>	12	38
Luzule poilue	<i>Luzula pilosa</i>	0	31
Carex des bois	<i>Carex sylvatica</i>	23	56
Aspérule odorante	<i>Galium odoratum</i>	31	70
Raiponce en épi	<i>Phyteuma spicatum</i>	20	59
Anémone sylvie	<i>Anemone nemorosa</i>	25	67

préférentiellement en forêt récente, sessile en forêt ancienne. Les morts-bois calcicoles sont tous caractéristiques des forêts récentes.

Ces différences importantes de composition floristique ne s'accompagnent d'aucune différence significative de la richesse en espèces selon l'utilisation ancienne : 30 espèces par relevé en moyenne parmi un cortège global de 142 espèces en forêt récente, 33 espèces par relevé parmi 146 au total dans les forêts anciennes.

LES ESPÈCES DE FORÊTS ANCIENNES EN EUROPE

La synthèse des études du même type, menées dans diverses régions d'Europe, nous a permis de dresser une liste d'une centaine d'espèces (tableau en annexe, p. 530) les plus fréquemment citées dans la littérature comme caractéristiques des forêts anciennes (voir aussi la synthèse de Hermy *et al.*, 1999). Il faut bien souligner que ces espèces ne sont pas totalement absentes des forêts récentes, mais seulement significativement moins fréquentes. Ainsi, dans la Petite Montagne jurassienne, la proportion dans chaque relevé des espèces de la liste présentée en annexe est, en moyenne, de plus de 40 % en forêt ancienne et de moins de 40 % en forêt récente. En d'autres termes, il est courant d'observer des espèces de forêts anciennes en forêts récentes, et vice-versa. De plus, l'association entre ancienneté des forêts et fréquence de présence de certaines espèces n'a qu'une portée régionale. Le comportement autécologique d'une espèce peut varier selon qu'on l'observe au cœur de son aire de distribution, ou en limite. De même, les modes d'utilisation anciens du sol et donc leur impact à long terme varient fortement selon les régions. Ainsi, la liste précédente peut être largement modifiée selon la région naturelle où est observée la relation entre fréquence des espèces et ancienneté de l'état boisé. En particulier, elle ne prend pas en compte de nombreuses espèces forestières rares qui, dans leur aire de distribution géographique limitée, pourraient s'avérer d'excellents indicateurs de forêts anciennes.

On constate rapidement à l'examen de cette liste qu'elle concerne principalement les chênaies-hêtraies mésophiles d'Europe de l'Ouest. Peu de données existent sur les forêts méditerranéennes ou montagnardes, et quasiment aucune sur les forêts résineuses puisque la presque totalité des études réalisées jusqu'ici l'ont été en forêts feuillues.

Ce critère apporte un nouvel angle de vision de la niche écologique des espèces forestières, et permet ainsi de mieux comprendre leur distribution. Le Muguet (*Convallaria majalis*) par exemple, espèce commune dans presque toute la France, était considéré comme une espèce à très large amplitude écologique. Nous savons maintenant que c'est en fait une des meilleures indicatrices des forêts anciennes, auxquelles elle est assez strictement inféodée.

Deux causes principales peuvent expliquer le maintien de différences floristiques entre forêts anciennes et récentes, deux à quatre siècles après l'abandon des terrains agricoles : le faible pouvoir de colonisation des espèces de forêts anciennes et les modifications du sol induites par l'agriculture.

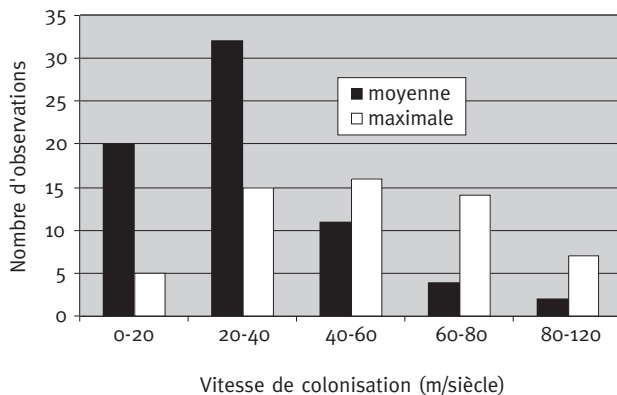
Une faible efficacité de colonisation

Le mode de dispersion des espèces de forêts anciennes est en général peu efficace. Dwzonko (1993) observe dans les accrus adjacents aux forêts anciennes que la fréquence de ces espèces, souvent myrmécochores (graines dispersées par les fourmis), autochores (dispersées par projection des graines), barochores (dispersées par simple gravité) ou se propageant végétativement, est inversement corrélée à la distance à la limite entre le massif ancien et la forêt récente.

La mesure de la distance parcourue par le front de colonisation, ou par les quelques individus pionniers les plus éloignés, depuis leurs populations les plus proches situées dans la forêt ancienne adjacente permet d'évaluer la vitesse de colonisation des espèces de forêt ancienne en forêt récente. Elle est de 30 m/siècle en moyenne, et de 50 m/siècle pour les individus les plus rapides (figure 3, ci-dessous). Une fois installées, les espèces de forêts anciennes se reproduisent principalement par voie végétative (rhizomes, stolons, bulbilles...). Elles ont une durée de vie longue, et produisent peu de diaspores. Ces espèces sont presque totalement absentes de la banque de graines des sols forestiers, colonisée principalement par des espèces rudérales (Augusto *et al.*, 2001). Une part importante sont des géophytes (plantes dont seuls persistent pendant l'hiver les organes souterrains — bulbes, rhizomes ou tubercules —).

FIGURE 3 DISTRIBUTION DE LA VITESSE DE COLONISATION DES ESPÈCES DE FORÊT ANCIENNE DANS LES FORÊTS RÉCENTES

Synthèse bibliographique à partir de l'observation de la distance parcourue par 55 espèces, dans 5 sites européens, depuis la limite entre forêt ancienne et forêt récente



On distingue la vitesse moyenne, calculée à partir de l'observation du front global de colonisation (69 observations), et la vitesse maximale, basée sur la mesure de la distance des quelques individus les plus éloignés (57 observations)

Leur présence ou absence dans les reboisements récents est donc liée à l'éloignement des sources potentielles de graines que sont les massifs anciens. Mais elle est aussi liée à la présence des refuges ou

voies de colonisation que constituent les haies, les bords de chemins, les mégaphorbiaies en montagne, voire les pelouses ou les prairies si la gestion n'y est pas trop intensive. La plupart des espèces présentées en annexe (p. 530) peuvent en effet se maintenir après déboisement dans l'un ou plusieurs de ces habitats, ce qui suggère qu'elles craignent probablement plus le labour ou le pâturage que l'absence d'ombre. On comprend l'importance de la structure du paysage pour la restauration de la présence de ces espèces dans les reboisements.

Les limitations à la colonisation imposées aux espèces de forêts anciennes dans les forêts récentes impliquent qu'elles y sont de moins bonnes indicatrices des conditions de milieu qu'en forêt ancienne. Dans une région où les deux types de forêts se rencontrent, anciennes et récentes, la distribution géographique des espèces de forêts anciennes est en partie contrôlée par l'histoire de l'occupation du sol, parfois plus que par les autres facteurs de variation stationnels. Ces espèces n'ont de réelle valeur indicatrice qu'au sein de la seule forêt ancienne puisqu'en forêt récente, leur présence est liée en partie à la date d'abandon par l'agriculture, à la distance et au degré d'isolement de la forêt reboisée par rapport aux forêts anciennes les plus proches. En conséquence, la typologie des stations forestières bénéficierait très probablement d'une meilleure prise en compte de ces aspects historiques. Dans la phase de pré-étude, l'utilisation ancienne du sol devrait être incluse, dans la mesure du possible, parmi les facteurs de stratification de l'échantillonnage. Lors de l'analyse des données récoltées sur le terrain, l'introduction de ces données historiques comme variables explicatives permettrait la construction de modèles de répartition des espèces plus efficaces.

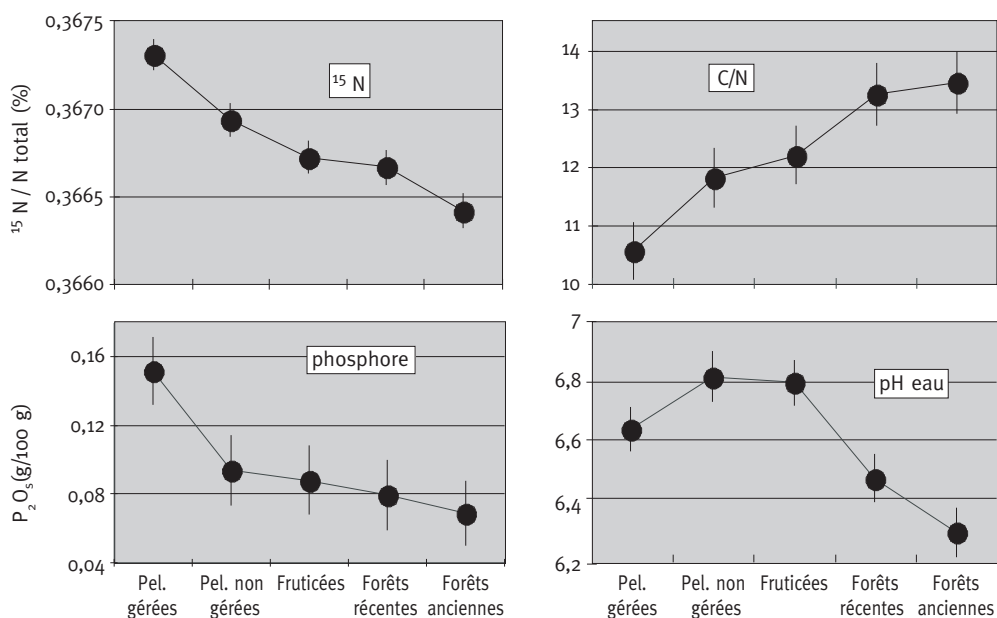
Des modifications durables des sols

L'agriculture est à l'origine de modifications profondes de la structure et de la chimie des sols. Le labour provoque un compactage des sols, et donc une modification du régime hydrique. Les éléments grossiers sont souvent broyés par le labour, provoquant alors un amendement naturel, ou remontés en surface où leur vitesse d'altération augmente. Ils peuvent être aussi enlevés (épierrement), ce qui conduit à une augmentation parfois substantielle de la réserve en eau des sols. Les pierres ont été utilisées pour l'édification de murets et de tas qui facilitent aujourd'hui la cartographie de ces anciens terroirs agricoles. Les apports d'engrais organique ou minéral modifient les stocks et les flux de cations, d'azote et de phosphore. Le taux de matière organique des terres labourées est plus bas, et leur pH plus élevé que celui des forêts adjacentes.

Ces différences peuvent perdurer pendant plusieurs siècles après abandon de l'agriculture. On observe généralement une épaisseur de litière plus élevée dans les forêts anciennes. Dans les horizons de surface du sol, le rapport entre les concentrations du carbone et de l'azote (C/N) est plus élevé et le pH plus bas qu'en forêt récente (figure 4, ci-dessous). Du point de vue chimique, l'indicateur le plus marquant et le plus durable d'un antécédent agricole est un taux de phosphore élevé. Les différences de stock et de concentration en azote, élément beaucoup plus rapidement recyclé, restent moins longtemps visibles. Nos travaux (Koerner *et al.*, 1999) ont permis de découvrir un nouvel indicateur de l'usage agricole ancien des sols, son contenu en isotope 15 de l'azote (figure 4). Cet isotope est plus abondant dans les forêts récentes, en partie parce que le rapport $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ des excréments animaux est très supérieur ("enrichi") à celui des sols sur lesquels on les épand. Les propriétés des sols des forêts récentes favorisent certaines plantes

FIGURE 4 ÉVOLUTION DE QUELQUES PARAMÈTRES PHYSICO-CIMIQUES DE L'HORIZON DE SURFACE DES SOLS AU COURS DES SUCCESSIONS VÉGÉTALES APRÈS ABANDON CULTURAL DANS LA PETITE MONTAGNE JURASSIENNE : proportion de l'isotope 15 de l'azote, rapport carbone/azote, contenu en phosphore, pH mesuré dans l'eau

Les mesures ont été faites dans 15 placettes de chacun des 5 stades étudiés (pelouses gérées, pelouses non gérées, fruticées, forêts récentes et forêts anciennes). Les barres verticales indiquent l'erreur standard.



compétitives rudérales telles que l'Ortie (*Urtica dioica*), la Ronce (*Rubus fruticosus*), le Lierre terrestre (*Glechoma hederacea*), le Gaillet gratteron (*Galium aparine*), l'Alliaire (*Alliaria petiolata*), la Balsamine à petites fleurs (*Impatiens parviflora*), la Douce amère (*Solanum dulcamara*)... Les espèces de forêt ancienne, à faible pouvoir compétitif, ont des difficultés à s'installer. On observe par exemple une corrélation négative entre le recouvrement de l'Ortie et le nombre d'espèces forestières dans les forêts récentes (Hermy, 1994). Cette compétition est le plus souvent directe, pour la lumière ou l'eau, mais elle pourrait aussi passer par des phénomènes d'allélopathie. Le phosphore est, autant ou plus que l'azote, responsable de l'inhibition de la colonisation. L'Ortie par exemple réagit plus aux apports de phosphore qu'à ceux d'azote (Pigott, 1971). Il est possible que nombre d'espèces qualifiées aujourd'hui de nitrophiles soit en fait des phosphorophiles. À très long terme, ces facteurs pédologiques continuent seuls à gouverner les différences entre forêts anciennes et récentes, les effets de la colonisation précédemment décrits s'estompant progressivement.

L'ANCIENNETÉ DES FORÊTS, UN CONCEPT OPÉRATIONNEL

Le critère d'ancienneté des forêts a finalement plusieurs avantages :

- Il est simple, pouvant se décliner de façon dichotomique (forêt ancienne/forêt récente) ou, lorsque des informations plus précises sont disponibles, en séparant des types (pâtures, champs...) et des périodes d'utilisation ancienne du sol. C'est un critère plus simple à mettre en œuvre que le concept de naturalité.
- Les documents cartographiques (cadastre napoléonien) nécessaires à l'identification précise des forêts anciennes existent pour presque tout le territoire français. Leur accès, aux archives, et, plus encore, leur digitalisation sont cependant malaisés. La liste d'espèces de forêts anciennes que nous publions en annexe permet, là où ces documents historiques n'ont pas encore été analysés, d'identifier les zones potentielles de forêt ancienne et donc d'aider à définir des priorités dans la conservation des forêts.
- Telle que nous l'avons définie, l'ancienneté des forêts est un indicateur stable, contrairement à d'autres indicateurs liés à l'intensité de la gestion forestière. On peut donc envisager de l'intégrer comme une information pérenne dans les aménagements forestiers, sous forme de cartes d'ancienneté des forêts par exemple, comme on a pu établir des cartes de types de stations.
- Mais surtout, de nombreux travaux de recherche montrent que l'ancienneté de l'état boisé contrôle de façon importante le fonctionnement et la diversité des écosystèmes forestiers actuels : c'est un indicateur pertinent. En particulier, il joue un rôle plus important que l'âge des arbres et des peuplements sur la végétation herbacée (plantes à fleurs et fougères). Cela n'est probablement pas le cas pour d'autres composantes de la biodiversité forestière, tels que les oiseaux, les insectes sapro-xylophages. Cela reste à vérifier pour les lichens, les mousses, les insectes et micro-organismes du sol ou la micro-flore accompagnatrice (pathogènes, symbiotes, saprophytes...). Les prairies, par exemple, sont dominées par des champignons endomycorhiziens, par opposition aux forêts qui recèlent principalement des ectomycorhizes. Le passage d'une prairie à une forêt s'accompagne donc d'une forte dynamique des communautés d'espèces symbiotiques. Les champignons pourraient peut-être ainsi conserver la trace des changements d'utilisation des sols.
- C'est un indicateur de valeur patrimoniale. La continuité de l'état boisé sur une large part du territoire a permis de maintenir une flore et, très probablement, une faune particulières, qui n'existent pas dans les forêts récentes. Les forêts anciennes ont donc, sous cet angle, une valeur

patrimoniale plus élevée que les forêts récentes, malgré leur structure de peuplement parfois très artificialisée par la sylviculture (taillis-sous-futaie par exemple). Ce n'est pas lié à la richesse en espèces qui n'est pas plus élevée, voire plus faible, que dans les forêts récentes. Cet indicateur est plus particulièrement pertinent dans les régions de plaine fortement cultivées où les forêts anciennes n'occupent plus que de petites surfaces (Bassin parisien, Nord et Ouest de la France) ou dans les régions où de larges surfaces ont été reboisées au cours des XIX^e et XX^e siècles et où les forêts n'ont donc pas toutes la même valeur (Centre et Sud de la France principalement).

La forêt française augmente rapidement en surface, mais il s'agit souvent de plantations ou d'accrus sur d'anciennes terres agricoles. Ces boisements conduiront-ils à des forêts anciennes ? En raison de leur antécédent cultural, et parfois de leur isolement géographique, leur diversité sera longtemps limitée à un cortège d'espèces d'intérêt patrimonial globalement plus réduit que celui des forêts anciennes. La recolonisation par les espèces de forêts anciennes pourrait être accélérée en incluant dans les zones reboisées des haies anciennes, qu'il faut avoir auparavant préservées ! Les obstacles à la migration seront moindres en périphérie de massifs anciens. La comparaison des cartes de forêts anciennes avec la distribution géographique actuelle des forêts (cartes de l'Inventaire forestier national) permettrait de cartographier plus précisément les zones les plus fortement soumises à cette érosion de la biodiversité (petits bois récents à grande distance de massifs anciens par exemple). L'effet des modifications du sol sera probablement plus pérenne, mais sa durée maximale est inconnue. Peut-on reconstituer la végétation d'une forêt ancienne ? En combien de temps ? Le seuil actuel de 200 ans a été imposé, en France, par la disponibilité des documents historiques. En Angleterre, où les documents historiques ont permis de remonter 400 ans en arrière, cet effet reste bien visible. Nous menons actuellement des recherches sur l'impact des occupations gallo-romaines en forêt française afin de préciser ce point.

Jean-Luc DUPOUEY
Équipe Phytoécologie forestière
INRA
F-54280 CHAMPENOUX
(dupouey@nancy.inra.fr)

Delphine SCIAMA
Unité Écologie forestière et Dynamique des Paysages
ENGREF
14, rue Girardet
F-54042 NANCY CEDEX

Waltraud KOERNER
Équipe Phytoécologie forestière
INRA
F-54280 CHAMPENOUX

Étienne DAMBRINE
Équipe Cycles biogéochimiques
INRA
F-54280 CHAMPENOUX
(dambrine@nancy.inra.fr)

Jean-Claude RAMEAU
Unité Écologie forestière et Dynamique des Paysages
ENGREF
14, rue Girardet
F-54042 NANCY CEDEX
(rameau@engref.fr)

ANNEXE

Liste synthétique des espèces les plus fréquemment liées à l'ancienneté de l'état boisé dans les forêts d'Europe de l'Ouest

G: géophyte (plantes à bulbes, rhizomes ou tubercules),
m: myrmécochore (graines dispersées par les fourmis)

<i>Acer campestre</i>	<i>Elymus caninus</i>	<i>Melittis melissophyllum</i>
<i>Acer pseudoplatanus</i>	<i>Epilobium montanum</i>	Gm <i>Mercurialis perennis</i>
G <i>Actaea spicata</i>	G <i>Epipactis purpurata</i>	<i>Milium effusum</i>
G <i>Adoxa moschatellina</i>	G <i>Equisetum sylvaticum</i>	G <i>Narcissus pseudonarcissus</i>
m <i>Ajuga reptans</i>	m <i>Euphorbia amygdaloides</i>	G <i>Neottia nidus-avis</i>
G <i>Allium ursinum</i>	m <i>Euphorbia dulcis</i>	G <i>Orchis mascula</i>
Gm <i>Anemone nemorosa</i>	<i>Festuca altissima</i>	<i>Oxalis acetosella</i>
Gm <i>Anemone ranunculoides</i>	<i>Festuca gigantea</i>	G <i>Paris quadrifolia</i>
G <i>Arum maculatum</i>	<i>Festuca heterophylla</i>	<i>Phyteuma spicatum</i>
Gm <i>Asarum europaeum</i>	<i>Fragaria vesca</i>	G <i>Platanthera chlorantha</i>
<i>Athyrium filix-femina</i>	Gm <i>Gagea lutea</i>	<i>Poa nemoralis</i>
<i>Berberis vulgaris</i>	Gm <i>Gagea spathacea</i>	G <i>Polygonatum multiflorum</i>
<i>Bromus benekenii</i>	G <i>Galium odoratum</i>	<i>Polystichum aculeatum</i>
<i>Calamagrostis epigejos</i>	<i>Geum rivale</i>	<i>Potentilla sterilis</i>
<i>Campanula latifolia</i>	G <i>Gymnocarpium dryopteris</i>	<i>Primula elatior</i>
<i>Campanula trachelium</i>	m <i>Hepatica nobilis</i>	m <i>Primula vulgaris</i>
m <i>Carex digitata</i>	<i>Hieracium sabaudum</i>	G <i>Pteridium aquilinum</i>
<i>Carex pallescens</i>	<i>Hordelymus europaeus</i>	m <i>Pulmonaria obscura</i>
<i>Carex pendula</i>	G <i>Hyacinthoides non-scripta</i>	m <i>Pulmonaria officinalis</i>
<i>Carex remota</i>	<i>Hypericum hirsutum</i>	<i>Pyrus pyraister</i>
<i>Carex strigosa</i>	<i>Hypericum pulchrum</i>	m <i>Ranunculus auricomus</i>
m <i>Carex sylvatica</i>	m <i>Lamium galeobdolon</i>	<i>Ranunculus lanuginosus</i>
<i>Chrysosplenium alterni-</i> <i>folium</i>	Gm <i>Lathraea squamaria</i>	<i>Rhamnus catharticus</i>
<i>Chrysosplenium oppositi-</i> <i>folium</i>	G <i>Lathyrus montanus</i>	<i>Sanicula europaea</i>
G <i>Circaea alpina</i>	G <i>Lathyrus vernus</i>	<i>Scrophularia nodosa</i>
G <i>Circaea lutetiana</i>	Gm <i>Lilium martagon</i>	<i>Solidago virgaurea</i>
G <i>Circaea intermedia</i>	G <i>Listera ovata</i>	<i>Sorbus torminalis</i>
Gm <i>Conopodium majus</i>	m <i>Luzula luzuloides</i>	<i>Succisa pratensis</i>
G <i>Convallaria majalis</i>	m <i>Luzula pilosa</i>	<i>Tilia cordata</i>
<i>Corylus avellana</i>	m <i>Luzula sylvatica</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i>
<i>Crataegus laevigata</i>	<i>Lysimachia nemorum</i>	m <i>Veronica montana</i>
G <i>Dactylorhiza fuchsii</i>	G <i>Maianthemum bifolium</i>	<i>Vicia sepium</i>
<i>Daphne mezereum</i>	m <i>Melampyrum nemorosum</i>	m <i>Vinca minor</i>
<i>Dryopteris filix-mas</i>	m <i>Melampyrum pratense</i>	m <i>Viola reichenbachiana</i>
	m <i>Melica nutans</i>	m <i>Viola riviniana</i>
	m <i>Melica uniflora</i>	

BIBLIOGRAPHIE

- AUGUSTO (L.), DUPOUEY (J.-L.), PICARD (J.-F.), RANGER (J.). — Potential contribution of the seed bank in coniferous plantations to the restoration of native deciduous forest vegetation. — *Acta Oecologica*, vol. 22, n° 2, 2001, pp. 87-98.
- DWZONKO (Z.). — Relations between the floristic composition of isolated young woods and their proximity to ancient woodland. — *Journal of Vegetation Science*, vol. 4, 1993, pp. 693-698.
- ENGLISH NATURE. — Ancient woodland inventory (provisional) for England - Digital Boundaries. — 2002. — http://www.english-nature.org.uk/pubs/gis/tech_aw.htm
- EUROPEAN FOREST INSTITUTE. — Glossary of international terms of natural forests and natural forest research. — 2002. — http://www.efi.fi/Database_Gateway/FRRN/howto/glossary.html
- HERMY (M.). — Effects of former land use on plant species diversity and pattern in European deciduous woodlands. *In* : Biodiversity, temperate ecosystems and global change / T.J.B Boyle, C.E.B. Boyle Eds. — Berlin : Springer, 1994. — pp. 123-144 (NATO ASI Series ; I 20).
- HERMY (M.), HONNAY (O.), FIRBANK (L.), GRASHOF-BOKDAM (C.), LAWESSON (J.E.). — An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. — *Biological Conservation*, vol. 91, 1999, pp. 9-22.
- KOERNER (W.), CINOTTI (B.), JUSSY (J.-H.), BENOÎT (M.). — 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, 2000, pp. 249-269.
- KOERNER (W.), DAMBRINE (E.), DUPOUEY (J.-L.), BENOÎT (M.). — $\delta^{15}\text{N}$ of forest soil and understorey vegetation reflect the former agricultural land use. — *Oecologia*, vol. 121, 1999, pp. 421-425.
- LUND (H.G.). — Definitions of old growth, pristine, climax, ancient forests, and similar terms. — 2002. — <http://home.att.net/~gklund/pristine.html>
- PETERKEN (G.F.). — Woodland conservation and management. — Londres : Chapman & Hall, 1981.
- PIGOTT (C.D.). — Analysis of response of *Urtica dioica* to phosphate. — *New Phyt.*, vol. 70, 1971, pp. 953-966.
- RACKHAM (O.). — Ancient woodland. Its history, vegetation and uses in England. — Londres : Edward Arnold, 1980.
- SCIAMA (D.). — Dynamique de la végétation forestière dans des terrains en déprise agricole en Petite Montagne jurassienne. — Nancy : ENGREF, 1999. — 268 p. + annexes (Thèse de doctorat).

LA VÉGÉTATION DES FORÊTS ANCIENNES [Résumé]

La forêt française a doublé de surface depuis le XIX^e siècle. Elle est donc issue, pour moitié, d'anciennes terres cultivées, de pâtures ou de landes. À partir de l'exemple de la Petite Montagne jurassienne, nous montrons le rôle clef joué par cette histoire de l'utilisation du sol sur la biodiversité des écosystèmes forestiers. Certaines plantes, appelées espèces de forêts anciennes, apparaissent inféodées aux forêts non perturbées par les déboisements anciens, par opposition aux espèces de forêts récentes, liées aux reboisements sur d'anciennes cultures. Nous étudions les causes de ce maintien d'une mémoire, dans la forêt actuelle, de l'utilisation ancienne du sol : modifications du sol et faible pouvoir de dispersion des espèces de forêts anciennes. Finalement, une liste synthétique des espèces de forêts anciennes est proposée.

THE VEGETATION OF ANCIENT FORESTS (Abstract)

French forest surface area has doubled since the XIXth Century. Consequently, at least half of this area was previously used as cropland, pasture or heathland. Based on a study in the Jura mountains, we show the key role played by this ancient land-use history on present biodiversity in forest ecosystems. Some plants, called ancient woodland species, are restricted to previously undisturbed areas, whereas recent woodland species are more frequent on previously cultivated lands. We discuss the causes behind such a long-term maintenance of forest memory, namely soil changes and differences in dispersal capacity between ancient and recent woodland species. Finally, a compilation of ancient forest woodland species is proposed.
