

LES ARMILLAIRES (*ARMILLARIA* SPP.), CHAMPIGNONS INDICATEURS POTENTIELS DE L'ANCIENNETÉ DES FORÊTS

PHILIPPE LEGRAND

LES FORÊTS ANCIENNES : CONCEPTS ET DÉFINITIONS

Les forêts sont des écosystèmes clés pour la conservation de la biodiversité en Europe et sont l'un des éléments les plus importants du réseau de zones protégées Natura 2000, qui est l'instrument principal de la politique de conservation de la biodiversité de l'Union européenne. Environ 18 % du territoire de l'Union européenne sont couverts par des sites Natura 2000 ; presque 50 % des habitats Natura 2000 sont constitués de forêts et près de 25 % des forêts de l'Union européenne se situent dans des sites Natura 2000 (Winkel *et al.*, 2014 ; Sotirov, 2017).

La distinction entre forêts anciennes et forêts récentes repose sur la continuité de l'état boisé, quelles que soient la maturité des arbres et les essences en place. Ainsi, on considère généralement qu'en France une forêt ancienne correspond à une forêt qui existait déjà lors du minimum de la couverture forestière du pays vers 1830 et qui n'a pas connu de défrichement depuis. À l'opposé, une forêt récente a pu être cultivée ou pâturée puis avoir été reboisée après 1830, ce qui est le cas de nombreuses forêts actuelles : en effet, la forêt française a presque doublé de surface depuis la date de son minimum vers 1830 (Dupouey *et al.*, 2007 ; Febvre et Gautier, 2011 ; Cateau *et al.*, 2015). En fait, aujourd'hui, seules 29 % des forêts seraient anciennes en France (Vallauri *et al.*, 2012).

Les forêts récentes issues de plantations présentent un intérêt pour la conservation de la biodiversité surtout dans les zones où les habitats forestiers sont rares ou ont été très dégradés. Elles fournissent en effet un habitat de substitution adapté à des espèces forestières généralistes ou même à certaines espèces à statut de conservation. Cependant, elles ne présentent en général qu'un habitat médiocre pour les espèces forestières autochtones spécialisées, surtout quand elles sont constituées d'essences exotiques (O'Callaghan *et al.*, 2017). En effet, de nombreuses composantes de la biodiversité semblent dépendre de la continuité temporelle de l'état forestier ; les forêts anciennes accueillent donc une part originale de la biodiversité forestière. Les forêts anciennes présentent ainsi une valeur patrimoniale certaine (Bergès et Dupouey, 2017). L'ancienneté des forêts apparaît donc comme l'un des critères à prendre en compte dans l'élaboration d'une stratégie de conservation et de préservation de la biodiversité. Celle-ci peut inclure, par exemple, l'adaptation de la gestion forestière en évitant les perturbations brutales et en favorisant les essences autochtones, la proscription des défrichements, l'implantation d'îlots de senescence ou de forêts en libre évolution et la constitution de réseaux d'espaces protégés et de trames vertes

régionales (Walter, 1991 ; Greslier *et al.*, 1995 ; Dupouey *et al.*, 2007 ; Febvre, 2010 ; Febvre et Gautier, 2011 ; Rossi *et al.*, 2013 ; Cateau *et al.*, 2015 ; Bergès et Dupouey, 2017 ; Vallauri *et al.*, 2017).

L'ancienneté des forêts et la continuité temporelle de l'état boisé sont l'un des facteurs retenus dans l'indice de biodiversité potentielle (IBP) établi par Larrieu et Gonin (2008), destiné à évaluer rapidement la biodiversité potentielle des peuplements forestiers. L'indice de biodiversité potentielle est un indicateur composite qui n'intègre pas toutes les dimensions relatives au concept de naturalité mais repose sur la notation de dix facteurs favorables à la biodiversité : sept facteurs sont liés au peuplement et à la gestion forestière (richesse en essences forestières autochtones, structure verticale de la végétation, densité de bois morts sur pied et au sol, de très gros bois vivants et d'arbres porteurs de microhabitats, présence de milieux ouverts) et trois facteurs sont liés au contexte (ancienneté et continuité temporelle de l'état boisé, diversité des habitats aquatiques et milieux rocheux) (Larrieu et Gonin, 2008 ; Gonin et Zakin, 2011 ; Larrieu et Gonin, 2012 ; Larrieu et Gonin, 2016). Rossi *et al.* (2013) ont aussi proposé d'autres indices synthétiques qui incluent l'ancienneté des forêts pour décrire et évaluer la naturalité des forêts anciennes méditerranéennes.

Il faut cependant noter que des forêts anciennes peuvent être très anciennement marquées par l'empreinte de l'homme ; en effet, des actions anthropiques ont pu influencer sur la dynamique naturelle des massifs forestiers depuis plusieurs millénaires. L'aménagement et l'exploitation des forêts ont en effet en général un impact sur le fonctionnement des écosystèmes et sur la biodiversité, positif ou négatif selon les espèces. De nombreux faciès forestiers ont largement été influencés par l'homme, qui, selon les usages qu'il en avait, a pu privilégier une essence au détriment d'autres, ce qui a pu aboutir par exemple à des peuplements monospécifiques là où la dynamique naturelle aurait conduit à des peuplements mélangés (Le Tacon *et al.*, 2000, 2001 ; Marage *et al.*, 2001 ; Dupouey *et al.*, 2002a ; Bergaglio *et al.*, 2006 ; Larrieu *et al.*, 2009 ; Étienne *et al.*, 2010, 2013 ; Bartoli, 2012 ; Bergès *et al.*, 2012 ; Rossi *et al.*, 2013 ; Cateau *et al.*, 2015 ; Bartoli, 2017 ; O'Callaghan *et al.*, 2017 ; Renaux, 2017).

Une forêt ancienne peut donc présenter un degré de naturalité plus ou moins important, c'est-à-dire être plus ou moins proche de l'écosystème qui existerait en théorie si aucune perturbation anthropique n'avait modifié sa dynamique, sa structure ou sa composition. Un degré de naturalité élevé a un effet *a priori* positif sur la biodiversité (Walter, 1991 ; Rossi *et al.*, 2013 ; Basilico *et al.*, 2014). Néanmoins, les habitats et les espèces qui leur sont associées dépendent aussi :

- des stades de la succession écologique (stade pionnier avec souvent des essences pionnières héliophiles à faible longévité, puis stade transitoire ou postpionnier avec des essences nomades, et enfin stade terminal avec des essences dryades longévives en équilibre dynamique),
- et du cycle sylvigénétique (dynamique cyclique interne au stade notamment terminal, qui comprend les phases dites de régénération, de croissance, de maturation, de vieillissement et d'écroulement ; cette dynamique se déroule en mosaïque paysagère asynchrone et non par forêt ou par parcelles entières) (Jacquiot, 1983 ; Rameau, 1990 ; Cateau *et al.*, 2015).

Un peuplement forestier peut ainsi avoir atteint un plus ou moins grand degré de maturité. La maturité du peuplement vivant traduit l'avancement du développement biologique du peuplement d'arbres qui composent la strate arborescente dominante. Le gradient de maturité suit donc les étapes clés du développement des arbres : germination, installation, grossissement, vieillissement, sénescence, puis mort. La maturité est une qualité du peuplement et est décrite à l'échelle du cycle de vie de l'essence dominante, tandis que l'ancienneté qualifie le site sur un pas de temps de plusieurs siècles (Cateau *et al.*, 2015). Ancienneté et maturité influent sur la biodiversité observée, chacune avec une importance relative plus ou moins prononcée selon le contexte écologique, historique et paysager (Janssen *et al.*, 2017).

Au final, une forêt ancienne, définie par la continuité de l'état boisé, peut donc être aujourd'hui constituée de différents peuplements, qui appartiennent à différents stades de la succession écologique, qui sont parvenus à différents degrés de maturité et qui présentent chacun un degré de naturalité plus ou moins important.

LES FORÊTS ANCIENNES : CRITÈRES ET INDICATEURS

Nous avons vu que, d'une manière générale et par définition, une forêt ancienne correspond à une forêt qui existait déjà en France lors du minimum de la couverture forestière du pays vers 1830, qui n'a pas connu de défrichement depuis et est donc restée boisée en continu depuis environ 200 ans. Cette définition peut d'ailleurs être précisée par la datation de l'ancienneté de la forêt, lorsqu'elle peut être établie. Cateau *et al.* (2015) proposent ainsi de distinguer les forêts anciennes médiévales (boisées en continu depuis au moins le Moyen Âge, soit environ 600 ans), les forêts anciennes gallo-romaines (boisées en continu depuis au moins l'époque gallo-romaine, soit environ 2 000 ans), enfin les forêts anciennes millénaires (formées par la colonisation forestière après la dernière glaciation et n'ayant jamais été déboisées depuis environ 8 000 ans). Il apparaît néanmoins souvent difficile de remonter dans le temps avant les années 1800 avec une fiabilité suffisante pour pouvoir assurer un couvert forestier continu (Bergès et Dupouey, 2017 ; Rochel *et al.*, 2017).

L'ancienneté d'une forêt peut être établie sur une base documentaire. Les générations successives de cartes, et plus récemment les photographies aériennes, apportent une information précieuse sur l'occupation des sols et rendent compte de l'évolution de l'occupation forestière et de la continuité de l'état boisé. Ainsi, la carte de l'état-major est souvent le document de base utilisé pour établir une carte des forêts anciennes de France, car elle est précise, couvre presque toute la France actuelle et a été levée dans la première moitié du XIX^e siècle, à une date vraisemblablement proche de celle du minimum de la couverture forestière (Dupouey *et al.*, 2007 ; Febvre, 2010 ; Bec, 2015 ; Bec et Villemeay, 2017 ; Bergès et Dupouey, 2017 ; Lallemand *et al.*, 2017 ; Rochel *et al.*, 2017 ; Landmann, 2018). L'étude des cartes de l'état-major a ainsi permis de montrer que 30,7 % (soit 504 000 ha) des forêts actuelles des parcs naturels du Massif central sont présumées anciennes (IPAMAC, 2016). La localisation des forêts anciennes et l'évolution des paysages forestiers jusqu'à nos jours ont aussi été particulièrement étudiées pour les parcs nationaux français (Thomas *et al.*, 2017).

Par ailleurs, la carte des Cassini, bien qu'imprécise, peut fournir, pour une période antérieure de presque un siècle à la carte de l'état-major, une carte des noyaux forestiers anciens du XVIII^e siècle (Vallauri, 1997 ; Dupouey *et al.*, 2007 ; IPAMAC, 2016). C'est d'ailleurs l'étude des cartes des Cassini qui a permis à Vallauri *et al.* (2012) d'avancer le taux de 29 % de forêts anciennes au niveau national.

Enfin, d'autres documents cartographiques peuvent être disponibles depuis la fin du Moyen Âge notamment. Ils sont souvent d'échelles et de précisions diverses, avec une couverture géographique variable et parfois partielle. Il existe par exemple des plans de bornage des forêts qui avaient été établis pour une utilisation locale. Des archives forestières ou d'autres écrits plus ou moins précis sont ainsi une source d'information qui peut être importante au niveau local, notamment pour préciser l'ancienneté de la forêt et la continuité de l'état boisé au fil du temps (George, 1933 ; Husson, 1997 ; Marage *et al.*, 2001 ; Dupouey *et al.*, 2002b, 2007 ; Lathuillière et Gironde-Ducher, 2014, 2017a, 2017b ; IPAMAC, 2016 ; Bartoli, 2017 ; Rochel *et al.*, 2017).

Par ailleurs, de nombreuses études croisées avec les données des archives forestières et des cartographies se sont attachées à rechercher des bio-indicateurs de l'ancienneté des forêts.

En effet, la fertilité des sols et des peuplements forestiers, et la biodiversité, sont modifiées de façon pérenne par l'agriculture ancienne : l'agriculture est à l'origine de modifications profondes de la structure et de la chimie des sols. Les forêts établies sur un sol dont la continuité forestière a été maintenue pendant plusieurs siècles (forêts anciennes) présentent des caractéristiques physicochimiques différentes des forêts plus récentes installées sur d'anciennes terres agricoles, ce qui se traduit par des assemblages floristiques différents (George, 1933 ; Hermy *et al.*, 1999 ; Dupouey *et al.*, 2002a, 2002b, 2007 ; Hermy et Verheyen, 2007 ; Cateau *et al.*, 2015 ; Bergès et Dupouey, 2017 ; Nivet *et al.*, 2018). Le mode de dispersion des espèces herbacées des forêts anciennes est en général peu efficace et lent. Une fois installées, les espèces herbacées reconues comme caractéristiques des forêts anciennes se reproduisent principalement par voie végétative et ne persistent pas dans la banque de graines du sol. Elles ont une durée de vie longue et produisent peu de diaspores. Une part importante sont des géophytes (plantes dont seuls persistent pendant l'hiver les organes souterrains) (Hermy *et al.*, 1999 ; Dupouey *et al.*, 2002b ; Hermy et Verheyen, 2007). De nombreuses espèces herbacées forestières ne peuvent donc facilement recoloniser les forêts récentes et restent cantonnées aux forêts anciennes. De nombreuses autres composantes de la biodiversité semblent aussi dépendre de la continuité temporelle de l'état forestier et de la fragmentation paysagère (Dupouey *et al.*, 2007 ; Cateau *et al.*, 2015 ; Bergès et Dupouey, 2017 ; Janssen *et al.*, 2017).

Ainsi, différents auteurs ont établi des listes d'espèces végétales indicatrices soit des forêts anciennes, soit des forêts récentes, souvent lors d'études de validité locale ou régionale, ou encore à partir de compilations et synthèses de différentes études (voir par exemple : Honnay *et al.*, 1998 ; Hermy *et al.*, 1999 ; Dupouey *et al.*, 2002b ; Sciama *et al.*, 2009 ; Febvre, 2010 ; Naman, 2013 ; Gironde-Ducher, 2014 ; Schmidt *et al.*, 2014 ; Villemey et Renaux, 2017a ; Malzieu et Renaux, 2017).

Néanmoins, l'absence d'espèces végétales indicatrices de forêts anciennes ne prouve pas que la forêt est récente (Villemey et Renaux, 2017a). Par ailleurs, la présence d'espèces de forêts récentes peut aussi indiquer soit la dynamique de colonisation propre à ces espèces, soit un caractère de perturbation ou d'anthropisation du milieu (Chevalier *et al.*, 2013).

D'autres bio-indicateurs de l'ancienneté des forêts ont aussi été recherchés parmi d'autres groupes taxonomiques (Bergès et Dupouey, 2017). Récemment, le Conservatoire botanique national du Massif central a publié une importante synthèse, en essayant de proposer des listes d'espèces indicatrices soit de l'ancienneté des forêts, soit de la maturité des peuplements pour le Massif central (Renaux et Villemey, 2017). Il en ressort que les coléoptères saproxyliques (Calmont, 2017), les lichens (Agnello, 2017) et les syrphes (Soissons, 2017) sont indicateurs de maturité et d'une continuité écologique de la forêt ou d'éléments boisés dans le temps, notion qui ne recoupe que partiellement celle d'ancienneté. Ainsi, la présence actuelle de certains coléoptères saproxyliques indique que des vieux arbres et du bois mort se sont toujours maintenus sur le site, ce qui n'a pas été forcément le cas dans toutes les forêts anciennes. Certains lichens épiphytes sont eux associés au maintien de la présence de gros arbres et d'une ambiance microclimatique tamponnée, et sont donc plus ou moins sensibles au maintien d'un couvert forestier continu (Renaux et Villemey, 2017). On peut cependant noter que Whittet et Ellis (2013) et Ellis (2015) ont publié des listes de lichens significativement associés à des forêts anciennes (de plus de 250 années de continuité de l'état boisé) du Royaume-Uni. D'ailleurs, la communauté lichénique du *Lobarion* est souvent considérée comme un indicateur de forêts anciennes avec une longue continuité écologique (Gauslaa, 1995). Les syrphes sont associés à des niches liées notamment à la maturité, comme les vieux arbres vivants, les microhabitats et divers types de bois mort. Ils réagissent

aussi à la structure de la forêt et à sa continuité temporelle et spatiale, mais c'est probablement le cas des autres groupes précédemment cités : une espèce peut en effet être présente aujourd'hui car les conditions écologiques dont elle dépend se sont maintenues dans le temps (sous-bois avec sol forestier pour la flore vasculaire, bois mort pour les coléoptères, etc.), mais aussi parce qu'elle a pu recoloniser la forêt après une période défavorable, depuis une zone refuge plus ou moins éloignée (Renaux et Villemey, 2017). Aucun indicateur n'a pu être fourni pour les amphibiens (Muller, 2017), les bryophytes (Celle *et al.*, 2017), les champignons (Villemey et Renaux, 2017b), les chiroptères (Girard, 2017), les gastéropodes (Vrignaud, 2017), les micromammifères (Dupuy, 2017) et les oiseaux (Touret, 2017). Néanmoins, les bryophytes et champignons sont des groupes particulièrement prometteurs (Renaux et Villemey, 2017). Plusieurs études ont ainsi mis en évidence des espèces de bryophytes indicatrices des forêts anciennes dans d'autres pays (Celle *et al.*, 2017).

Comme nous l'avons vu, il est parfois difficile de cerner et donc de définir le rôle bio-indicateur d'un taxon pour ce qui concerne les différentes notions d'ancienneté d'une forêt, de maturité d'un peuplement forestier, ou encore de l'état de conservation d'un habitat forestier, tant ces différentes notions peuvent s'entrecroiser (Nageleisen, 1999 ; Benest *et al.*, 2016 ; Marage *et al.*, 2017 ; Janssen *et al.*, 2017).

Cela est particulièrement vrai dans l'étude des champignons, comme l'ont montré Villemey et Renaux (2017b) dans leur synthèse bibliographique : très peu d'études se sont penchées sur le lien entre champignons, ancienneté ou maturité des forêts, et il y a souvent confusion entre maturité, ancienneté et gestion forestière dans les publications. Certains champignons saproxyliques sont des marqueurs de vieilles forêts qui cumulent ancienneté et maturité et sont des lieux importants pour la biodiversité forestière. Les champignons saproxyliques seraient plutôt des marqueurs de maturité, mais il est possible que certains permettent d'identifier les forêts anciennes (Villemey et Renaux, 2017b). Ainsi, Lonsdale *et al.* (2008) ont produit une importante synthèse bibliographique concernant les champignons saproxyliques, où ils ont passé en revue les paramètres qui influent sur la présence et la répartition des espèces ; des espèces rares et actuellement en danger sont effectivement considérées comme inféodées et caractéristiques des forêts subnaturelles (*old-growth forests*, forêts se développant depuis une longue période sans perturbation anthropique et anciennes de plusieurs siècles, selon la définition de Cateau *et al.*, 2015). Karasinski et Wolkowyci (2015) soulignent aussi la richesse fongique de la forêt subnaturelle de Bialowieza en Pologne, qui est un refuge pour de nombreuses espèces rares et menacées, parfois relictuelles, certaines y développant des populations importantes. Holec *et al.* (2018) ont enfin étudié tout récemment une espèce indicatrice des forêts subnaturelles de Tchéquie. Des espèces mycorrhiziennes pourraient aussi être indicatrices d'ancienneté (Selosse, 2001 ; Douhan *et al.*, 2011 ; Boeraeve *et al.*, 2018), cependant d'autres études sont nécessaires pour valider cette hypothèse (Villemey et Renaux, 2017b). Au final, pour le Massif central comme pour la France, il n'existe pas aujourd'hui de listes d'espèces de champignons indicatrices de forêts anciennes (Villemey et Renaux, 2017b).

Dans la suite de cet article, nous allons voir ce que les armillaires (*Armillaria* spp.), champignons Basidiomycètes, peuvent apporter dans les considérations relatives à l'ancienneté des forêts.

LES ARMILLAIRES : BIOLOGIE, ÉCOLOGIE ET STRUCTURE DES POPULATIONS

Les armillaires (*Armillaria* spp.) sont certainement les champignons les plus étudiés en raison de leur distribution mondiale, de leur pathogénicité potentielle et des dommages qu'elles sont susceptibles de causer aux végétaux ligneux, et de leur rôle écologique en forêt, toutes les espèces

étant saprophytes, décomposant le bois mort et recyclant la matière organique (Guillaumin *et al.*, 2005 ; Guillaumin et Legrand, 2013). Les armillaires sont des constituants habituels des écosystèmes forestiers, et cinq espèces sont plus particulièrement communes en France. *Armillaria mellea* (Vahl ex Fr.) P. Kumm. est assez thermophile et de pathogénicité assez élevée, souvent présente en peuplements forestiers, mais surtout à l'origine de dommages particulièrement importants en vergers, vignobles et sur arbres feuillus d'ornement. *Armillaria ostoyae* (Romagn.) Herink est très largement répandue dans les forêts de conifères, où elle se comporte d'une part en saprophyte décomposant les souches et racines mortes, et où, d'autre part, elle se comporte aussi en parasite, essentiellement de faiblesse, et cause des mortalités parfois importantes en plantations et peuplements. *Armillaria gallica* Marxm. & Romagn. est essentiellement saprophyte et joue un rôle important de décomposeur des souches et du bois mort dans les peuplements feuillus et mixtes ; elle produit un important réseau de rhizomorphes souterrains. *Armillaria cepistipes* Velen. a des caractéristiques très voisines de celles d'*A. gallica*, mais ne se rencontre qu'à altitudes élevées, souvent en mélange avec *A. gallica*. Enfin, *Armillaria tabescens* (Scop.) Emel est une espèce thermophile commune dans le sud de l'Europe, généralement saprophyte sur les souches des chênes méditerranéens (Guillaumin et Legrand, 2005 ; Legrand *et al.*, 2005 ; Legrand et Lung-Escarmant, 2005).

Le cycle biologique des armillaires se caractérise par la production de plusieurs organes et par la juxtaposition d'un cycle végétatif et d'un cycle sexué. Le mycélium indifférencié ou agrégé en palmettes sous-corticales colonise le bois mort, notamment les racines et les souches ; la croissance du mycélium joue un rôle de dissémination végétative du champignon, de proche en proche, notamment par contacts racinaires ; les substrats ligneux du sol constituent un réservoir de mycélium, dans lesquels la constitution de pseudosclérotites permet une conservation pérenne du champignon dans le bois. Les rhizomorphes souterrains sont des organes différenciés, cordons de mycélium agrégé, constitués à l'extérieur d'un cortex d'hyphes mélanisés qui protège au centre une médulla d'hyphes fonctionnels ; la croissance en longueur du rhizomorphe est assurée par une zone apicale qui joue le rôle d'un méristème. Ils sont situés dans les couches superficielles du sol ; ce sont à la fois des organes pérennes de conservation du champignon, de dissémination végétative et d'exploration du sol à la recherche de nouvelles sources nutritives, et de pénétration des racines. Enfin, les carpophores sont les fructifications fugaces du champignon qui apparaissent à l'automne, généralement sur les souches et le bois mort ; ils produisent les basidiospores qui permettent une dissémination sexuée à longue distance du champignon (Guillaumin et Legrand, 2005).

La structure des populations d'armillaires peut être étudiée à partir de prélèvements d'éléments fongiques en forêt (mycélium dans le bois, rhizomorphe souterrain, carpophore), mis ensuite en culture au laboratoire. Pour chaque isolat obtenu, il est non seulement possible d'identifier l'espèce, mais, à l'intérieur d'une même espèce, il est aussi possible d'identifier chacun des individus — soit par techniques classiques de mycologie avec isolement et confrontation de cultures pures, soit par techniques de typage biomoléculaire — et de regrouper les isolats appartenant à un même individu génotypique ou clone (Guillaumin *et al.*, 1996 ; Lung-Escarmant *et al.*, 2005a ; Bendel *et al.*, 2006 ; Prospero *et al.*, 2008). L'ensemble des prélèvements d'armillaires effectués en forêt permet donc d'effectuer une cartographie du peuplement distinguant les espèces et, à l'intérieur de chaque espèce, chacun des individus ou clones présents dans le peuplement.

Chez toutes les espèces d'armillaire, la dissémination végétative, par rhizomorphes souterrains et par mycélium colonisant les racines et les souches, joue en effet le rôle principal dans la colonisation des substrats nutritifs et la propagation de proche en proche. Elle apparaît comme un facteur de stabilité génétique dans l'espace et dans le temps (Legrand, 1994). Elle conduit à l'élaboration d'individus génétiquement homogènes (clones) qui peuvent atteindre de grandes dimensions

et un âge considérable (Guillaumin et Legrand, 2005). Les dimensions des clones varient non seulement en fonction de leur ancienneté mais aussi, selon les espèces, en fonction de l'efficacité relative de la reproduction sexuée et de la dissémination végétative ; les conditions climatiques peuvent en effet défavoriser la reproduction par spores et la formation de nouveaux clones concurrents, et donc favoriser la présence de vastes clones (Legrand *et al.*, 1996 ; Ferguson *et al.*, 2003 ; Lung-Escarmant *et al.*, 2005b ; Bendel *et al.*, 2006).

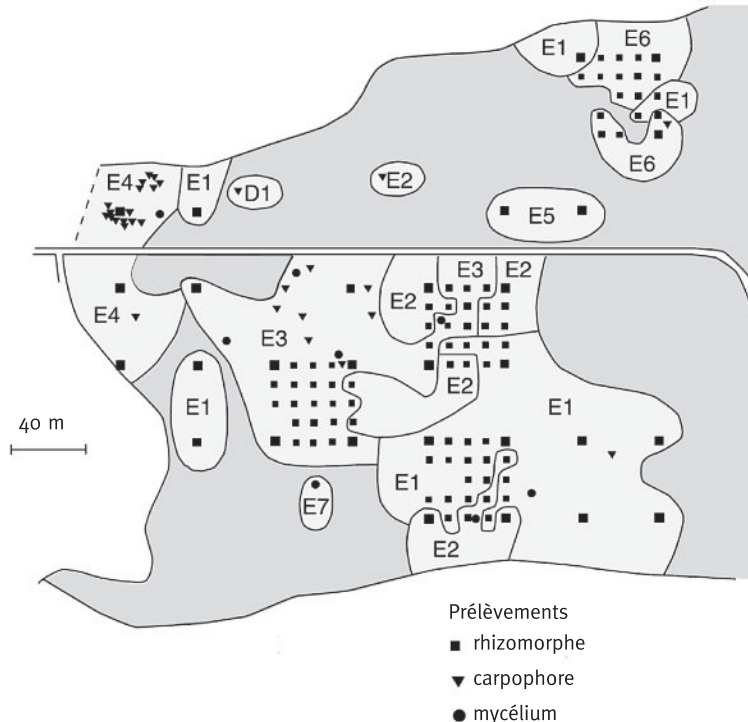
La caractérisation d'une population et la distribution des différents individus dans l'espace peuvent permettre d'avoir une idée sur l'ancienneté de l'implantation et de la colonisation par l'espèce et le clone en question. On considère en général que les clones les plus petits sont les plus jeunes, provenant de germinations récentes de basidiospores ; leur maintien dans le temps est aléatoire et très dépendant des distances entre sources nutritives. Les clones de dimensions moyennes sont considérés comme d'âge moyen (quelques dizaines d'années) et sont souvent de forme compacte. Enfin, les clones âgés (plusieurs centaines d'années) sont généralement discontinus (figure 1, ci-dessous) ; ils sont constitués par plusieurs unités spatiales parfois assez éloignées les unes des autres (Lung-Escarmant *et al.*, 2005b).

FIGURE 1

**DISTRIBUTION DES CLONES D'ARMILLARIA GALLICA
DANS UNE HÊTRAIE DE 7 HECTARES DU MASSIF CENTRAL**

(d'après Legrand, 1994 ; Legrand *et al.*, 1996 ; Lung-Escarmant *et al.*, 2005b).

Les prélèvements d'*A. gallica* ont été répartis en clones nommés E1 à E7.
Le clone E1 est fragmenté en plusieurs unités spatiales ; il présente l'extension la plus importante et on le retrouve à la périphérie de la parcelle ; il est probablement le plus ancien.



LES ARMILLAIRES, INDICATEURS DE L'ANCIENNETÉ DES FORÊTS

À partir de la connaissance de l'extension d'un clone d'armillaire et de l'estimation de sa vitesse de propagation végétative en fonction des conditions locales, il est possible d'en déduire son âge minimal (Lung-Escarmant *et al.*, 2005b) et par là-même une ancienneté minimale de l'état boisé.

En France, les études portant sur les populations d'armillaires restent peu nombreuses. Dans les hêtraies d'altitude du Massif central, les clones les plus vastes qui ont été détectés dans l'étude de Legrand (1994) portant sur des peuplements forestiers de 3,6 à 7,5 hectares atteignaient :

- pour *Armillaria gallica* : 2 ha et 290 m d'extension linéaire ;
- pour *Armillaria cepistipes* : 0,9 ha et 135 m d'extension linéaire ;
- pour *Armillaria ostoyae* : 2,5 ha et 210 m d'extension linéaire.

Dans les conditions climatiques de ces hêtraies d'altitude, on peut estimer la croissance annuelle des rhizomorphes à 0,5 mètre par an. Cela donne un âge potentiel de trois siècles au maximum pour le clone le plus vaste (Legrand, 1994 ; Legrand *et al.*, 1996).

Pour ce qui concerne les États-Unis d'Amérique, Smith *et al.* (1992) ont montré qu'un individu d'*Armillaria gallica* étendait son territoire sur quinze hectares dans une chênaie du Michigan. Compte tenu de la vitesse moyenne de propagation d'un rhizomorphe de cette espèce dans le sol, ces auteurs ont estimé que cet individu pourrait avoir au moins 1 500 ans, ce qui le mettait à l'époque de cette étude au rang du plus grand et parmi les plus vieux organismes vivants. Des études ultérieures effectuées sur *Armillaria ostoyae* dans l'État de Washington, puis dans l'est de l'Oregon (Ferguson *et al.*, 2003), ont découvert des individus d'*A. ostoyae* encore plus vastes, dont l'âge se chiffre en millénaires ; ainsi un clone couvre environ 900 hectares dans l'Oregon, avec une masse estimée à 600 tonnes. Ferguson *et al.* (2003) expliquent la longévité du clone de l'Oregon par un climat très sec qui empêche la production de carpophores, donc de génotypes concurrents.

Le plus grand champignon connu d'Europe est aussi un clone d'*Armillaria ostoyae*, découvert en Suisse dans les Alpes centrales, lors d'une étude des populations d'armillaires portant sur une surface de 330 hectares de forêts de Pin de montagne (*Pinus mugo* Turra). Ce clone occupe une surface d'environ 37 hectares (500 x 800 mètres) ; dans ces zones froides, la propagation végétative a été estimée à 0,2 mètre par an et l'âge de ce clone à au moins 2 000 ans. Compte tenu de la topographie locale qui limite aussi le peuplement forestier, ceci implique effectivement une association étroite entre forêts et armillaires de plusieurs millénaires (Bendel et Rigling, 2004 ; Bendel *et al.*, 2006).

En dehors des travaux précédemment cités, les études sur les populations d'armillaires, l'extension et l'âge des clones, restent rares en Europe ; elles portent généralement sur des surfaces faibles de peuplements forestiers. Ainsi, dans l'étude des populations d'armillaires d'un peuplement dépérissant de chênes (*Quercus* spp.) de 6,25 hectares dans le sud de l'Italie, Gioia *et al.* (2003) ont montré que le plus grand clone d'*A. gallica* couvrait 2,6 hectares pour une extension linéaire de 300 mètres et un âge estimé de 300 ans. Marxmüller et Holdenrieder (2000) citent aussi en Bavière des clones d'armillaires atteignant 200 mètres d'extension. Enfin, d'autres études, souvent axées sur d'autres problématiques (Prospero *et al.*, 2003 ; Lygis *et al.*, 2005 ; Prospero *et al.*, 2008 ; Szewczyk *et al.*, 2015), ont porté sur des surfaces localement trop faibles pour cerner de manière satisfaisante l'extension des clones d'armillaires les plus vastes.

Dans leur synthèse consacrée à la recherche de champignons indicateurs potentiels des forêts anciennes, Villemey et Renaux (2017b) soulignaient plusieurs facteurs limitants : le caractère à la

fois aléatoire et fugace d'apparition des carpophores qui implique des inventaires répétés dans la saison et sur plusieurs années, et les longues distances de dispersion par spores des champignons qui posent question quant à leur caractère indicateur d'ancienneté des forêts. Ils concluaient que les champignons saproxyliques seraient plutôt de bons indicateurs de la continuité en bois mort à l'échelle du paysage plutôt que de l'ancienneté locale de la forêt, et que certains champignons saproxyliques sont des marqueurs de vieilles forêts qui cumulent ancienneté et maturité, les deux facteurs ne pouvant être séparés.

Les études menées sur la structure des populations des Basidiomycètes colonisateurs du bois montrent en effet que, pour de nombreuses espèces, les clones sont nombreux et de petite taille, la dissémination par spores est prépondérante, la dissémination végétative peu efficace et les organes végétatifs probablement peu longévifs ; ces champignons sont particulièrement soumis à la disponibilité et à la fréquence d'opportunité de la colonisation de substrats et aux compétitions intra- et interspécifiques, d'autant plus s'ils sont inféodés à un faible nombre d'essences forestières (voir les exemples cités par Prospero *et al.*, 2003, et Marçais *et al.*, 1998).

Au contraire, les armillaires, et plus particulièrement, non seulement *A. gallica* et *A. cepistipes*, mais aussi *A. ostoyae*, privilégient une dissémination végétative de proche en proche très efficace dans la recherche et la colonisation de nouveaux substrats, ce qui permet une extension dans l'espace et dans le temps sous la forme de vastes clones dont l'origine, impliquant une association étroite et continue avec les peuplements forestiers, peut remonter à plusieurs centaines d'années. La persistance de ces clones est aussi facilitée par le fait que ces espèces peuvent aussi bien coloniser des feuillus que des résineux, même si *A. gallica* et *A. cepistipes* privilégient les feuillus et *A. ostoyae* les conifères. Enfin, les armillaires sont habituellement présentes dans tous les écosystèmes forestiers et de manière persistante grâce à leurs organes végétatifs, ce qui permet des inventaires précis indépendants des aléas de la fructification (Legrand, 1991, 1995 ; Legrand et Guillaumin, 1993 ; Guillaumin et Legrand, 2005).

La présence de vastes clones d'armillaire permet donc de dater *a minima* l'ancienneté d'un état boisé et d'attester d'une continuité de cet état boisé, ces champignons étant inféodés aux ligneux. Cependant, même dans des forêts anciennes, il peut exister un assez grand nombre de clones de faible surface (occupant parfois une seule souche), qui sont donc jeunes et peuvent provenir d'une colonisation récente par basidiospores. Néanmoins, les clones préexistants, grâce à leurs organes végétatifs, possèdent un avantage compétitif dans la colonisation des substrats par rapport à l'implantation de nouveaux clones issus de basidiospores (Guillaumin et Legrand, 2005). Cependant, des pratiques perturbant particulièrement le milieu, comme un dessouchage au bulldozer avant replantation, peuvent aussi aboutir à l'apparition d'un nombre important de nouveaux clones de petite taille (Legrand *et al.*, 1996 ; Lung-Escarmant *et al.*, 2005b) ; l'absence de vastes clones ne permet donc pas d'attester du caractère récent d'une forêt, une forêt ancienne pouvant avoir subi une perturbation ponctuelle importante et récente dans l'exemple cité. Par contre, des forêts récentes sont effectivement colonisées par des clones de petite taille issus de basidiospores, les peuplements forestiers qui préexistent alentour jouant le rôle de réservoirs d'inoculum à partir desquels le champignon peut se disperser par spores et établir de nouveaux foyers de colonisation (Labbé *et al.*, 2015).

CONCLUSIONS

Les vastes clones d'armillaires partagent certains caractères avec les espèces végétales caractéristiques des forêts anciennes : un mode de dispersion végétative peu rapide, la production d'organes de conservation pérennes (rhizomorphes souterrains et pseudosclérotés de mycélium dans

le bois) et une durée de vie longue. Ils apparaissent très stables dans le temps et dans l'espace, et permettent d'apprécier l'ancienneté et la continuité de l'état boisé. Ils constituent à ce titre une « mémoire génétique du paysage forestier » (Bendel *et al.*, 2006). Ils sont indépendants du cycle sylvigénétique et de l'état de maturité du peuplement, et relativement indépendants du stade de la succession écologique et des perturbations naturelles (tempêtes, sécheresse...) des écosystèmes forestiers. *Armillaria ostoyae* est principalement rencontrée en peuplements résineux ou mixtes, *A. gallica* et *A. cepistipes* en peuplements feuillus ou mixtes, ce qui leur confère aussi une plasticité quant au degré de naturalité du peuplement forestier. Les grands clones d'armillaires peuvent ainsi servir d'indicateurs et de quantificateurs de l'ancienneté des forêts.

Paradoxalement, les études sur les populations d'armillaires sont peu nombreuses, sans doute en raison de l'important travail de terrain et de laboratoire qu'elles nécessitent, même si les techniques de typage biomoléculaire, dont le coût diminue, permettent dans un certain nombre de cas de s'affranchir maintenant d'un isolement en culture pure. Les connaissances sur les clones les plus vastes d'armillaire restent donc aujourd'hui tout à fait ponctuelles. L'extension à long terme des clones d'armillaire dans les conditions françaises pourrait avoir été limitée par la relativement faible superficie des massifs forestiers et par l'instabilité du foncier, avec l'alternance des périodes de déforestation et des périodes d'expansion forestière : les clones d'armillaire ont pu disparaître en même temps que la forêt et de nouveaux clones s'implanter ensuite quand la forêt s'est réinstallée (Lung-Escarmant *et al.*, 2005b). Néanmoins, des prospections dans les forêts réputées anciennes sur les critères et indicateurs détaillés dans la première partie de cet article pourraient permettre de mettre en évidence de vastes clones et par là-même de préciser l'ancienneté de ces forêts.

Philippe LEGRAND

15 rue Federico García Lorca

F-63370 LEMPDES

(phlegrand.lempdes@laposte.net)

BIBLIOGRAPHIE

- AGNELLO G., 2017. Lichens épiphytes et forêts anciennes. In : Renaux B., Villemey A. (coord.). *Identifier et caractériser les forêts anciennes du Massif central. État des connaissances, boîte-à-outils, perspectives*. Chavaniac-Lafayette : Conservatoire botanique national du Massif central. 94 p. + annexes.
- BARTOLI M., 2012. L'impact floristique d'une voie romaine en forêt domaniale d'Orléans. *Revue forestière française*, LXIV (6), pp. 819-821.
- BARTOLI M., 2017. Utilisation des archives pour constituer un « carnet de santé » des forêts anciennes afin de mieux comprendre leur biodiversité actuelle et le niveau de leur naturalité. *Revue forestière française*, LXIX, n° 4-5 spécial « Forêts anciennes », pp. 497-508.
- BASILICO L., BONTEMPS F., SAPIJANSKAS J., GOSSELIN F., 2014. Évaluation de la gestion durable des forêts : quels indicateurs pour la biodiversité forestière ? GIP ECOFOR, Biodiversité, Gestion forestière & Politiques publiques, synthèse n° 2/3, 6 p.
- BEC R., 2015. *Caractérisation des changements à long terme des paysages forestiers dans les parcs nationaux métropolitains*. Nancy : AgroParisTech. 115 p. (Mémoire pour l'obtention du diplôme d'ingénieur AgroParisTech).
- BEC R., VILLEMAY A., 2017. Cartographier les forêts anciennes à partir des cartes d'État-major. In : Renaux B., Villemey A. (coord.). *Identifier et caractériser les forêts anciennes du Massif central. État des connaissances, boîte-à-outils, perspectives*. Chavaniac-Lafayette : Conservatoire botanique national du Massif central. 94 p. + annexes.

- BENDEL M., RIGLING D., 2004. *Le plus grand champignon de Suisse*. Communiqués de presse de l'Institut fédéral de recherches WSL du 24/09/2004. [En ligne] disponible sur : <http://www.wsl.ch/medien> et sur https://www.waldwissen.net/wald/pilze_flechten/wsl_riesenpilz/index_FR
- BENDEL M., KIENAST F., RIGLING D., 2006. Genetic population structure of three *Armillaria* species at the landscape scale: a case study from Swiss *Pinus mugo* forests. *Mycological Research*, 110, pp. 705-712.
- BENEST F., LALANNE A., GAUBERVILLE C., DRAPIER J., 2016. Premiers éléments pour un dispositif de surveillance de l'état de conservation des habitats forestiers en France. *Revue forestière française*, LXVIII (5), pp. 409-425.
- BERGAGLIO M., TALON B., MÉDAIL F., 2006. Histoire et dynamique des forêts de l'ubac du massif des Maures au cours des derniers 8000 ans. *Forêt méditerranéenne*, XXVII (1), pp. 3-16.
- BERGÈS L., AVON C., CHEVALIER R., DUMAS Y., 2012. Impact des routes forestières sur la biodiversité floristique : synthèse de trois études menées en forêt de plaine. *Revue forestière française*, LXIV (4), pp. 447-466.
- BERGÈS L., DUPOUEY J.-L., 2017. Écologie historique et ancienneté de l'état boisé : concepts, avancées et perspectives de la recherche. *Revue forestière française*, LXIX, n° 4-5 spécial « Forêts anciennes », pp. 297-318.
- BOERAEEVE M., HONNAY O., MULLENS N., VANDEKERKHOVE K., DE KEERSMAEKER L., THOMAS A., JACQUEMYN H., 2018. The impact of spatial isolation and local habitat conditions on colonization of recent forest stands by ectomycorrhizal fungi. *Forest Ecology and Management*, 429, pp. 84-92.
- CALMONT B., 2017. Les coléoptères saproxyliques et les forêts anciennes. In : Renaux B., Villemey A. (coord.). *Identifier et caractériser les forêts anciennes du Massif central. État des connaissances, boîte-à-outils, perspectives*. Chavaniac-Lafayette : Conservatoire botanique national du Massif central. 94 p. + annexes.
- CATEAU E., LARRIEU L., VALLAURI D., SAVOIE J.-M., TOUROULT J., BRUSTEL H., 2015. Ancienneté et maturité : deux qualités complémentaires d'un écosystème forestier. *C.R. Biologies*, 338, pp. 58-73.
- CELLE J., POUVREAU M., VILLEMAY A., 2017. Bryophytes, ancienneté et maturité des forêts. In : Renaux B., Villemey A. (coord.). *Identifier et caractériser les forêts anciennes du Massif central. État des connaissances, boîte-à-outils, perspectives*. Chavaniac-Lafayette : Conservatoire botanique national du Massif central. 94 p. + annexes.
- CHEVALIER R., ARCHAUX F., BERTHELOT A., CARNOT-MILARD L., DUPREZ M., GAUDIN S., VILLEMAY A., 2013. Le Concept de forêt ancienne s'applique-t-il aux peupleraies cultivées ? Test de pertinence avec la flore des vallées de Champagne. *Revue forestière française*, LXV (4), pp. 375-388.
- DOUHAN G.W., VINCENOT L., GRYTA H., SELOSSE M.-A., 2011. Population genetics of ectomycorrhizal fungi : from current knowledge to emerging directions. *Fungal Biology*, 115, pp. 569-597.
- DUPOUEY J.-L., DAMBRINE E., LAFFITE J.D., MOARES C., 2002a. Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology*, 83 (11), pp. 2978-2984.
- DUPOUEY J.-L., SCIAMA D., KOERNER W., DAMBRINE E., RAMEAU J.-C., 2002b. La Végétation des forêts anciennes. *Revue forestière française*, LIV (6), pp. 521-532.
- DUPOUEY J.-L., BACHACOU J., COSSERAT R., ABERDAM S., VALLAURI D., CHAPPART G., CORVISIER DE VILLÈLE M.-A., 2007. Vers la réalisation d'une carte géoréférencée des forêts anciennes de France. *Le Monde des Cartes*, 191 (mars 2007), pp. 85-98.
- DUPUY E., 2017. Les micromammifères : un groupe pertinent pour l'identification et caractérisation des forêts anciennes du Massif Central ? In : Renaux B., Villemey A. (coord.). *Identifier et caractériser les forêts anciennes du Massif central. État des connaissances, boîte-à-outils, perspectives*. Chavaniac-Lafayette : Conservatoire botanique national du Massif central. 94 p. + annexes.
- ELLIS C.J., 2015. Ancient woodland indicators signal the climate change risk for dispersal-limited species. *Ecological Indicators*, 53, pp. 106-114.
- ÉTIENNE D., RUFFALDI P., RITZ F., DAMBRINE E., 2010. Étude des variations de la végétation d'un massif forestier de la plaine lorraine (Moselle, France) depuis le Moyen Âge. *Quaternaire*, 21 (3), pp. 317-323.
- ÉTIENNE D., RUFFALDI P., DUPOUEY J.-L., GEORGES-LEROY M., RITZ F., DAMBRINE E., 2013. Searching for ancient forests: A 2000 year history of land use in northeastern French forests deduced from the pollen compositions of closed depressions. *The Holocene*, 23 (5), pp. 678-691.
- FEBVRE V., 2010. *Les forêts anciennes du parc national des Cévennes. Contribution à l'élaboration d'une stratégie de gestion et de préservation*. Nancy : AgroParisTech ; Florac : Parc national des Cévennes. 130 p. (Mémoire de fin d'études, formation des ingénieurs forestiers).
- FEBVRE V., GAUTIER G., 2011. Une stratégie de gestion basée aussi sur la connaissance des forêts anciennes. *Espaces naturels*, 36 (octobre 2011), 30.
- FERGUSON B.A., DREISBACH T.A., PARKS C.G., FILIP G.M., SCHMITT C.L., 2003. Coarse-scale population structure of pathogenic *Armillaria* species in a mixed-conifer forest in the Blue Mountains of Northeast Oregon. *Canadian Journal of Forest Research*, 33, pp. 612-623.

- GAUSLAA Y., 1995. The *Lobarion*, an epiphytic community of ancient forests threatened by acid rain. *The Lichenologist*, 27 (1), pp. 59-76.
- GEORGE P., 1933. Anciennes et nouvelles forêts en région méditerranéenne. *Les Études rhodaniennes*, 9 (2), pp. 85-120.
- GIOIA T. DE, UBALDO R., SICOLI G., LUISI N., 2003. Occurrence and distribution of *Armillaria gallica* genets in a declining oak stand of southern Italy. *Phytopathologia Mediterranea*, 42, pp. 199-204.
- GIRARD L., 2017. Les chiroptères sont-ils indicateurs de l'ancienneté des forêts ? In : Renaux B., Villemey A. (coord.). *Identifier et caractériser les forêts anciennes du Massif central. État des connaissances, boîte-à-outils, perspectives*. Chavaniac-Lafayette : Conservatoire botanique national du Massif central. 94 p. + annexes.
- GIRONDE-DUCHER M., 2014. *Étude écologique et historique des massifs forestiers anciens des forêts publiques d'Auvergne*. Grenoble : Université Joseph-Fourier ; Lempdes : Office national des Forêts. 88 p. (Mémoire de Master 2 professionnel Biodiversité, écologie, environnement).
- GONIN P., ZAKIN C., 2011. Un indice pour diagnostiquer l'état écologique des forêts exploitées. *Espaces naturels*, 36 (octobre 2011), pp. 34-35.
- GRESLIER N., RENAUD J.-P., CHAUVIN Ch., 1995. Les forêts subnaturelles de l'arc alpin français. Réflexion méthodologique pour un recensement et une typologie des principales forêts alpines peu transformées par l'homme. *Revue forestière française*, XLVII (3), pp. 241-254.
- GUILLAUMIN J.-J., ANDERSON J.B., LEGRAND Ph., GHAHARI S., BERTHELAY S., 1996. A comparison of different methods for the identification of genets of *Armillaria* spp. *The New Phytologist*, 133, pp. 333-343.
- GUILLAUMIN J.-J., LEGRAND Ph., 2005. Chapitre 10. Cycle infectieux de l'armillaire. Stratégie biologique des espèces européennes. pp. 177-201. In : Guillaumin J.-J. (coord.), Legrand Ph., Lung-Escarmant B., Botton B. *L'armillaire et le pourridié-agaric des végétaux ligneux*. Paris : Ed. INRA.
- GUILLAUMIN J.-J. (coord.), LEGRAND Ph., LUNG-ESCARMANT B., BOTTON B., 2005. *L'Armillaire et le pourridié-agaric des végétaux ligneux*. Paris : Ed. INRA. 487 p.
- GUILLAUMIN J.-J., LEGRAND Ph., 2013. Chapter 8: *Armillaria* root rots. pp. 159-177. In: Gonthier P., Nicolotti G. (eds). *Infectious forest diseases*. Wallingford (UK) : CAB International.
- HERMY M., HONNAY O., FIRBANK L., GRASHOF-BOKDAM C., LAWESSON J.E., 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation*, 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. *Ecol. Res.*, 22, pp. 361-371.
- HOLEC J., BETAK J., POUŠKA V., DVORAK D., ZIBAROVA L., KOUT J., ADAM D., 2018. Old-growth forest fungus *Antrodiella citrinella* – distribution and ecology in the Czech Republic. *Czech Mycology*, 70 (2), pp. 127-143.
- HONNAY O., DEGROOTE B., HERMY M., 1998. Ancient-forest plant species in Western Belgium: a species list and possible ecological mechanisms. *Belgian Journal of Botany*, 130 (2), pp. 139-154.
- HUSSON J.-P., 1997. Les paysages anciens de la forêt domaniale de Gérardmer, contribution patrimoniale à la révision d'aménagement. *Revue forestière française*, XLIX (5), pp. 469-476.
- IPAMAC, 2016. *Les forêts anciennes des Parcs naturels du Massif central. Étude cartographique et approche historique*. Rapport technique inter-parcs. IPAMAC, Parcs naturels du Massif central, décembre 2016. 20 p.
- JACQUIOT C., 1983. *Écologie appliquée à la sylviculture*. Paris : Ed. Gauthier-Villars Bordas. 184 p., VII pl.
- JANSSEN P., FUHR M., BOUGET C., 2017. L'Ancienneté n'est pas un déterminant majeur de la biodiversité des forêts de montagne. *Revue forestière française*, LXIX, n° 4-5 spécial « Forêts anciennes », pp. 427-440.
- KARASINSKI D., WOLKOWYCKI M., 2015. An annotated and illustrated catalogue of Polypores (Agaricomycetes) of the Białowieża Forest (NE Poland). *Polish Botanical Journal*, 60 (2), pp. 217-292.
- LABBÉ F., MARCAIS B., DUPOUEY J.-L., BÉLOUARD T., CAPDEVIELLE X., PIOUS D., ROBIN C., DUTECH C., 2015. Pre-existing forests as sources of pathogens? The emergence of *Armillaria ostoyae* in a recently planted pine forest. *Forest Ecology and Management*, 357, pp. 248-258.
- LALLEMANT T., TOUZET T., GERVAISE A., 2017. Une méthodologie nationale pour le géoréférencement et la vectorisation des cartes d'état-majour, minutes au 1/40 000. *Revue forestière française*, LXIX, n° 4-5 spécial « Forêts anciennes », pp. 341-352.
- LANDMANN G., 2018. Cartofora : le site de référence sur la cartographie des forêts anciennes en France métropolitaine. *Les échos d'Ecofor*, 40, p. 5.
- LARRIEU L., BRUSTEL H., CABANETTES A., CORRIOL G., DELARUE A., HAREL M., LOIREAU J.-N., SARTHOU J.-P., 2009. Impact de l'anthropisation ancienne sur la biodiversité d'un habitat de hêtraie-sapinière montagnarde. *Revue forestière française*, LXI (4), pp. 351-368.

- LARRIEU L., GONIN P., 2008. L'Indice de biodiversité potentielle (IBP) : une méthode simple et rapide pour évaluer la biodiversité potentielle des peuplements forestiers. *Revue forestière française*, LX (6), pp. 727-748.
- LARRIEU L., GONIN P., 2012. L'indice de biodiversité potentielle (IBP) : un indicateur composite pour intégrer la diversité taxonomique ordinaire dans la gestion forestière. pp. 73-78. In : Nivet C., Bonhême I., Peyron J.-L. (coord.). *Les indicateurs de biodiversité forestière. Synthèse des réflexions issues du programme de recherche « Biodiversité, gestion forestière et politiques publiques »*. Paris : GIP ECOFOR – MEDDE.
- LARRIEU L., GONIN P., 2016. *Présentation de l'Indice de Biodiversité Potentielle (IBP)*. CNPF-IDF, INRA Dynafor, mise à jour du 01/09/2016. 4 p.
- LATHUILLIÈRE L., GIRONDE-DUCHER M., 2014. *Identification et caractérisation des forêts anciennes en Auvergne : apports respectifs et complémentaires des cartographies historiques et des archives forestières*. Lempdes : Office national des forêts. 119 p.
- LATHUILLIÈRE L., GIRONDE-DUCHER M., 2017a. Méthode d'identification et de caractérisation des forêts anciennes grâce aux archives forestières. In : Renaux B., Villemey A. (coord.). *Identifier et caractériser les forêts anciennes du Massif central. État des connaissances, boîte-à-outils, perspectives*. Chavanic-Lafayette : Conservatoire botanique national du Massif central. 94 p. + annexes.
- LATHUILLIÈRE L., GIRONDE-DUCHER M., 2017b. Méthode d'identification et de caractérisation de l'ancienneté des forêts grâce aux archives forestières. *Revue forestière française*, LXIX, n° 4-5 « Forêts anciennes », pp. 467-484.
- LEGRAND Ph., 1991. *Les armillaires, constituant habituel de tout écosystème forestier. La Santé des Forêts (France) en 1990*. Ministère de l'Agriculture et de la Forêt (DERF, Département de la Santé des Forêts), p. 28.
- LEGRAND Ph., 1994. *Populations d'armillaires dans des hêtraies du Massif central. Développement d'Armillaria ostoyae (Romagnesi) Herink*. Université Paul Sabatier - Toulouse III, 189 p. (Thèse de doctorat d'université).
- LEGRAND Ph., 1995. Développement d'*Armillaria ostoyae* dans la hêtraie enrésinée du Massif central. pp. 39-43. *La Santé des Forêts (France) en 1994*. Ministère de l'Agriculture, de la Pêche et de l'Alimentation (DERF, Département de la Santé des Forêts).
- LEGRAND Ph., GUILLAUMIN J.-J., 1993. *Armillaria* species in the forest ecosystems of the Auvergne (Central France). *Acta OEcologica*, 14 (3), pp. 389-403.
- LEGRAND Ph., GHAHARI S., GUILLAUMIN J.-J., 1996. Occurrence of genets of *Armillaria* spp. in four mountain forests in Central France: the colonization strategy of *Armillaria ostoyae*. *The New Phytologist*, 133, pp. 321-332.
- LEGRAND Ph., LUNG-ESCARDANT B., GUILLAUMIN J.-J., 2005. Chapitre 16. L'armillaire dans les forêts peu artificialisées d'Europe. pp. 291-305. In : Guillaumin J.-J. (coord.), Legrand Ph., Lung-Escarmant B., Botton B. *L'Armillaire et le pourridié-agaric des végétaux ligneux*. Paris : Ed. INRA.
- LEGRAND Ph., LUNG-ESCARDANT B., 2005. Chapitre 17. L'armillaire en plantations forestières en Europe. pp. 307-318. In : Guillaumin J.-J. (coord.), Legrand Ph., Lung-Escarmant B., Botton B. *L'Armillaire et le pourridié-agaric des végétaux ligneux*. Paris : Ed. INRA.
- LE TACON F., SELOSSE M.-A., GOSELIN F., 2000. Biodiversité, fonctionnement des écosystèmes et gestion forestière. 1^{re} partie. *Revue forestière française*, LII (6), pp. 477-496.
- LE TACON F., SELOSSE M.-A., GOSELIN F., 2001. Biodiversité, fonctionnement des écosystèmes et gestion forestière. 2^e partie : interventions sylvicoles et biodiversité. *Revue forestière française*, LIII (1), pp. 55-80.
- LONSDALE D., PAUTASSO M., HOLDENRIEDER H., 2008. Wood-decaying fungi in the forest: conservation needs and management options. *European Journal of Forest Research*, 127, pp. 1-22.
- LUNG-ESCARDANT B., GUILLAUMIN J.-J., LEGRAND Ph., 2005a. Chapitre 7. Variabilité intraspécifique et distinction des génotypes. pp. 115-123. In : Guillaumin J.-J., (coord.), Legrand Ph., Lung-Escarmant B., Botton B., 2005. *L'armillaire et le pourridié-agaric des végétaux ligneux*. Paris : Ed. INRA.
- LUNG-ESCARDANT B., LEGRAND Ph., GUILLAUMIN J.-J., GUYON D., 2005b. Chapitre 11. Épidémiologie. pp. 203-319. In : Guillaumin J.-J. (coord.), Legrand Ph., Lung-Escarmant B., Botton B. *L'armillaire et le pourridié-agaric des végétaux ligneux*. Paris : Ed. INRA.
- LYGIS V., VASILIAUSKAS R., LARSSON K.-H., STENLID J., 2005. Wood-inhabiting fungi in stems of *Fraxinus excelsior* in declining ash stands of northern Lithuania, with particular reference to *Armillaria cepistipes*. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 20, pp. 337-346.
- MALZIEU L., RENAUX B., 2017. La Flore des forêts anciennes du Massif central. *Revue forestière française*, LXIX, n° 4-5 spécial « Forêts anciennes », pp. 405-426.
- MARAGE D., JACCOTTEY L., PUERTAS O., 2001. Pour une écologie historique : l'exemple du massif forestier de la Serre (Jura). *Revue forestière française*, LIII, numéro spécial « Gestion de la biodiversité. Réalisations concrètes », pp. 105-113.

- MARAGE D., LEMPÉRIÈRE G., VOREUX C., 2017. Trente ans plus tard... les fourmis rousses des bois, toujours un bon indicateur de l'état de conservation des forêts de montagne ? *Revue forestière française*, LXIX (2), pp. 111-120.
- MARÇAIS B., MARTIN F., DELATOUR C., 1998. Structure of *Collybia fusipes* populations in two infected oak stands. *Mycological Research*, 102 (3), pp. 361-367.
- MARXMÜLLER H., HOLDENRIEDER O., 2000. Morphologie und Populationsstruktur der beringten Arten von *Armillaria mellea* s.l. *Mycologia Bavarica*, 4, pp. 9-32.
- MULLER S., 2017. Amphibiens, ancienneté et maturité forestière. In : Renaux B., Villemey A. (coord.). *Identifier et caractériser les forêts anciennes du Massif central. État des connaissances, boîte-à-outils, perspectives*. Chavaniac-Lafayette : Conservatoire botanique national du Massif central. 94 p. + annexes.
- NAGELEISEN L.-M., 1999. Étude de la densité et du rôle bioindicateur des fourmis rousses dans les forêts du Nord-Est. *Revue forestière française*, LI (4), pp. 487-495.
- NAMAN S., 2013. *Les plantes et l'ancienneté de l'état boisé*. Paris : Centre national de la Propriété forestière. 32 p.
- NIVET C., AUBERT M., CHAUVAT M., 2018. *Gestion durable et biodiversité des sols forestiers*. Paris : GIP ECOFOR. 20 p.
- O'CALLAGHAN C.J., IRWIN S., BYRNE K.A., O'HALLORAN J., 2017. The role of planted forests in the provision of habitat: an Irish perspective. *Biodivers. Conserv.*, 26, pp. 3103-3124.
- PROSPERO S., RIGLING D., HOLDENRIEDER O., 2003. Population structure of *Armillaria* species in managed Norway spruce stands in the Alps. *New Phytologist*, 158, pp. 365-373.
- PROSPERO S., LUNG-ESCAVANT B., DUTECH C., 2008. Genetic structure of an expanding *Armillaria* root rot fungus (*Armillaria ostoyae*) population in a managed pine forest in southwestern France. *Molecular Ecology*, 17, pp. 3366-3378.
- RAMEAU J.-C., 1990. Comportement dynamique du Chêne pédonculé et du Chêne sessile dans les successions forestières. *Revue forestière française*, XLII (2), pp. 155-164.
- RENAUX B., 2017. Sol, patrimoine archéologique et usages anciens. In : Renaux B., Villemey A. (coord.). *Identifier et caractériser les forêts anciennes du Massif central. État des connaissances, boîte-à-outils, perspectives*. Chavaniac-Lafayette : Conservatoire botanique national du Massif central. 94 p. + annexes.
- RENAUX B., VILLEMAY A. (coord.), 2017. *Identifier et caractériser les forêts anciennes du Massif central. État des connaissances, boîte-à-outils, perspectives*. Chavaniac-Lafayette : Conservatoire botanique national du Massif central. 94 p. + annexes.
- ROCHEL X., ABADIE J., AVON C., BERGÈS L., CHAUCHARD S., DEFEVER S., GREL A., JEANMONOD J., LEROY N., DUPOUEY J.-L., 2017. Quelles sources cartographiques pour la définition des usages anciens du sol en France ? *Revue forestière française*, LXIX, n° 4-5 spécial « Forêts anciennes », pp. 353-370.
- ROSSI M., BARDIN P., CATEAU E., VALLAURI D., 2013. *Forêts anciennes de Méditerranée et montagnes limitrophes. Références pour la naturalité régionale*. Marseille : WWF France. 144 p.
- SCHMIDT M., MÖLDER A., SCHÖNFELDER E., ENGEL F., SCHMIEDEL I., CULMSEE H., 2014. Determining ancient woodland indicator plants for practical use: a new approach developed in northwest Germany. *Forest Ecology and Management*, 330, pp. 228-239.
- SCIAMA D., AUGUSTO L., DUPOUEY J.-L., GONZALEZ M., MOARES DOMINGUEZ C., 2009. Floristic and ecological differences between recent and ancient forests growing on non-acidic soils. *Forest Ecology and Management*, 258, pp. 600-608.
- SELOSSE M.-A., 2001. Apport des techniques génétiques et moléculaires à la connaissance des communautés et des populations de champignons ectomycorhiziens. *Lejeunia*, 165, pp. 1-108.
- SMITH M. L., BRUHN J. N., ANDERSON J. B., 1992. The fungus *Armillaria bulbosa* is among the largest and oldest living organisms. *Nature*, 356, pp. 428-431.
- SOISSONS A., 2017. Les syrphes, indicateurs de forêts anciennes ? Synthèse bibliographique des connaissances disponibles. In : Renaux B., Villemey A. (coord.). *Identifier et caractériser les forêts anciennes du Massif central. État des connaissances, boîte-à-outils, perspectives*. Chavaniac-Lafayette : Conservatoire botanique national du Massif central. 94 p. + annexes.
- SOTIROV M. (ed.), 2017. *Natura 2000 and forests. Assessing the state of implementation and effectiveness*. Joensuu (Finland) : European Forest Institute. 146 p.
- SZEWczyk W., KWAŚNA H., BEHNKE-BOROWCZYK J., 2015. Populations of *Armillaria* species in pine plantations in west-central Poland. *Dendrobiology*, 74, pp. 95-108.
- 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*, LXIX, n° 4-5 spécial « Forêts anciennes », pp. 387-404.

- TOURET P., 2017. Avifaune, ancienneté et maturité forestière. In : Renaux B., Villemey A. (coord.). *Identifier et caractériser les forêts anciennes du Massif central. État des connaissances, boîte-à-outils, perspectives*. Chavaniac-Lafayette : Conservatoire botanique national du Massif central. 94 p. + annexes.
- VALLAURI D., 1997. Aperçu sur l'évolution écologique des forêts dans les Préalpes du Sud depuis la Révolution. *Forêt méditerranéenne*, XVIII (4), pp. 327-339.
- VALLAURI D., GREL A., GRANIER E., DUPOUEY J.-L., 2012. *Les forêts de Cassini. Analyse quantitative et comparaison avec les forêts actuelles*. Rapport WWF/INRA, Marseille. 64 p. + CD.
- VALLAURI D., DUCOUSSO A., PERSUY A., TEILLAC-DESCHAMPS P., 2017. Ancienneté : perspectives pour la conservation des forêts. *Revue forestière française*, LXIX, n° 4-5 spécial « Forêts anciennes », pp. 560-570.
- VILLEMAY A., RENAUX B., 2017a. Des listes d'espèces indicatrices à un outil opérationnel pour identifier les forêts anciennes et récentes à partir de la flore vasculaire. In : Renaux B., Villemey A. (coord.). *Identifier et caractériser les forêts anciennes du Massif central. État des connaissances, boîte-à-outils, perspectives*. Chavaniac-Lafayette : Conservatoire botanique national du Massif central. 94 p. + annexes.
- VILLEMAY A., RENAUX B., 2017b. Champignons, ancienneté et maturité des forêts. In : Renaux B., Villemey A. (coord.). *Identifier et caractériser les forêts anciennes du Massif central. État des connaissances, boîte-à-outils, perspectives*. Chavaniac-Lafayette : Conservatoire botanique national du Massif central. 94 p. + annexes.
- VRIGNAUD S., 2017. Les gastéropodes et les forêts anciennes. In : Renaux B., Villemey A. (coord.). *Identifier et caractériser les forêts anciennes du Massif central. État des connaissances, boîte-à-outils, perspectives*. Chavaniac-Lafayette : Conservatoire botanique national du Massif central. 94 p. + annexes.
- WALTER J.-M.N., 1991. Bref aperçu du statut et de la dynamique des forêts anciennes naturelles et semi-naturelles d'Europe. *Revue forestière française*, XLII, n° spécial, pp. 173-184.
- WHITTET R., ELLIS C.J., 2013. Critical tests for lichen indicators of woodland ecological continuity. *Biol. Conserv.*, 168, pp. 19-23.
- WINKEL G., BLONDET M., BORRASS L., GEITZENAUER M., GRUPPE A., JUMP A., DE KONING J., SOTIROV M., WEISS G., WINTER S., TURNHOUT E., 2014. Natura 2000 et les forêts de l'Europe : comprendre et relever les défis de la mise en œuvre. *Revue forestière française*, LXVI (6), pp. 743-750.

LES ARMILLAIRES (*ARMILLARIA* SPP.), CHAMPIGNONS INDICATEURS POTENTIELS DE L'ANCIENNETÉ DES FORÊTS (Résumé)

Les forêts anciennes jouent un rôle clé dans la composition et la diversité de la flore et de la faune, et par conséquent dans la conservation de la biodiversité. L'identification de l'ancienneté et l'établissement de la continuité de l'état boisé sont principalement basés sur les cartes anciennes et les archives forestières. De nombreuses études ont été consacrées aux plantes indicatrices des forêts anciennes, mais peu de données sont disponibles pour les autres groupes taxonomiques. Cet article résume la biologie, l'écologie et la structure des populations des armillaires (*Armillaria* spp.), champignons parfois pathogènes qui jouent un rôle important dans les écosystèmes forestiers en tant que décomposeurs du bois mort. Plusieurs études menées sur les grands clones d'armillaire, et l'estimation de leur âge, impliquent une association entre armillaires et forêts pendant plusieurs centaines d'années, ou même plusieurs millénaires pour les plus grands clones.

ARMILLARIA SPECIES AS POTENTIAL INDICATORS OF ANCIENT FORESTS (Abstract)

Ancient forests play a key role in the composition and diversity of flora and wildlife, and thus in the conservation of biodiversity. Identification and assessment of ancientness and continuity of forest land use are mainly based on old maps and forest archives. A lot of studies have focused on plants as biological indicators of ancient forests, but little is known about other taxonomic groups. This paper summarizes the biology, ecology and population structure of *Armillaria* a sometimes pathogenic species of fungus that plays a major role in forest ecosystems by recycling dead wood and carbon matter. Several studies on large genets of *Armillaria*, and the estimation of their age, suggest an association between *Armillaria* and forests over several hundred years and even several millennia for the larger ones.
