L'ancienneté n'est pas un déterminant majeur de la biodiversité dans les massifs forestiers des Préalpes du nord

Philippe Janssen[a] – **Marc Fuhr**[a] – **Christophe Bouget**[b]

Depuis les années 1980, de nombreuses études ont été conduites afin de mieux comprendre les facteurs d'importance pour la biodiversité en forêt. Comparant des forêts exploitées à des forêts non exploitées ou des jeunes forêts à des vieilles forêts, ces études ont mis en évidence l'importance d'attributs associés aux peuplements très matures — gros arbres, bois morts et arbres à cavités — pour de nombreux taxons (Kraus et Krumm, 2013). Plus spécifiquement, des cortèges entiers d'espèces ont été identifiés comme étant étroitement liés à la présence d'attributs de maturité. C'est le cas des espèces saproxyliques (insectes, champignons…), c'est-à-dire des taxons dépendant durant une partie au moins de leur cycle de vie de bois mort ou mourant (Speight, 1989), qui représentent une part estimée entre 20 et 25 % du nombre total d'espèces forestières. Les résultats de ces travaux ont permis d'initier un processus en faveur d'une meilleure reconnaissance de la fonction écologique des forêts (Conférence ministérielle d'Helsinki pour la protection des forêts en Europe, 1993) et de leur rôle dans la préservation de la biodiversité (ONF, 1993, 1998).

Conduites majoritairement en forêt boréale, dans un contexte paysager, bioclimatique et historique différent du domaine tempéré, ces études ne tiennent pas compte de la notion d'ancienneté. L'ancienneté des forêts se réfère à la continuité temporelle de l'état boisé, indépendamment de l'âge du peuplement en place et des pratiques de gestion passées et actuelles. Cette notion permet de distinguer les forêts anciennes — des espaces boisés en continu depuis une date de référence qui est liée au minimum forestier en France, aux alentours de 1850 — des forêts récentes — des boisements issus de plantations ou d'une recolonisation spontanée d'espaces en déprise agricole postérieure à 1850. De nombreuses études ont mis en évidence une influence forte de l'ancienneté des forêts sur la composition des communautés végétales (Hermy et Verheyen, 2007), avec notamment des cortèges d'espèces plus fréquents dans les forêts anciennes que dans les forêts récentes et inversement (Dupouey *et al.,* 2002). D'autres études, plus rares, soulignent aussi l'importance de l'ancienneté pour expliquer les patrons de diversité des champignons mycorhiziens, des lichens et bryophytes et de certains insectes aptères (Assmann, 1999 ; Diedhiou *et al.*, 2009). Cette influence s'explique notamment par la difficulté qu'ont certaines espèces forestières, plus spécifiquement les espèces à faibles capacités de dispersion, à coloniser les forêts récentes.

L'importance relative de l'ancienneté et de la maturité pour la conservation de la biodiversité forestière pose cependant question. Ainsi, en fonction du groupe taxinomique considéré, une forêt ancienne, même rajeunie par une perturbation majeure (coupe rase, feu, avalanche…), pourrait jouer un rôle pour la conservation de la biodiversité tout aussi important qu'une forêt récente

a Université Grenoble Alpes, Irstea, UR LESSEM, F-38402 Saint-Martin-d'Hères, France
b Irstea UR EFNO, F-45290 Nogent-sur-Vernisson, France

constituée de peuplements très matures. En effet, en forêts récentes, les pratiques agricoles passées peuvent entraîner des effets d'héritage se traduisant notamment par des modifications persistantes dans les propriétés physicochimiques des sols. Ces modifications entraînent une différence de qualité d'habitat entre forêts anciennes et récentes et peuvent impacter directement de nombreuses espèces (flore, champignons, faune du sol). L'ancienneté pourrait donc agir de manière conjointe avec la maturité pour fournir des habitats d'une plus grande qualité pour la biodiversité mais aussi des conditions environnementales plus stables. Il apparaît donc fondamental de tenir compte de l'ancienneté dans les études visant à mieux appréhender le rôle de la maturité dans les variations d'abondance et de richesse en espèces forestières. Réciproquement, la plupart des études ayant questionné l'influence de la continuité de l'état boisé sur la biodiversité n'ont, jusqu'à présent, que très peu pris en compte les différences d'âge des arbres, de structure des peuplements mais aussi parfois de composition en essences entre forêts anciennes et récentes. Pour des groupes d'espèces très dépendants d'attributs de maturité comme le bois mort, cela constitue un facteur confondant à même de biaiser les résultats. Pour des groupes *a priori* moins clairement associés aux stades tardifs des peuplements, comme par exemple la flore vasculaire, cela a sans doute été jugé moins pertinent. Des paramètres fortement structurants pour la flore du sous-bois sont pourtant directement ou indirectement liés à la composition et à la structure des peuplements forestiers : lumière, litière, disponibilité en eau et en nutriments (Barbier *et al.,* 2008 ; Roberts, 2004).

Cette relation *a priori* contrastée entre biodiversité et maturité d'une part et biodiversité et ancienneté d'autre part soulève de nombreuses questions quant aux choix stratégiques à mettre en place pour une meilleure conservation de la biodiversité forestière. Par ailleurs, le fait que l'influence de l'ancienneté sur la biodiversité ait surtout été documentée dans le contexte des forêts tempérées de plaine du nord-ouest de l'Europe pose question quant à son application dans des contextes écologiques différents, comme celui des forêts de montagne. Enfin, le fait que la grande majorité des études ayant documenté l'effet de l'ancienneté sur la biodiversité se sont concentrées sur la réponse d'un seul groupe taxinomique, la flore herbacée, maintient la question de l'influence de cette qualité de l'habitat sur d'autres groupes taxinomiques. En effet, compte tenu de l'influence de l'ancienneté sur les producteurs primaires (plantes), il est raisonnable de penser que l'ancienneté puisse également influencer les consommateurs primaires et les décomposeurs, comme cela a d'ailleurs déjà été montré (Gossner *et al.*, 2008).

Dans cet article, nous synthétisons les résultats d'un travail de recherche mené dans les Alpes du Nord où nous avons étudié les influences relatives de l'ancienneté et de la maturité sur la flore vasculaire, les macrolichens épiphytes, les collemboles et les coléoptères saproxyliques. Cette caractérisation a mobilisé une approche multitaxinomique visant à documenter la réponse de différents groupes d'espèces choisis en fonction de leur capacité de dispersion, donc de leur sensibilité *a priori* à l'ancienneté, et en fonction de leur exigence écologique vis-à-vis des stades terminaux, donc de leur sensibilité *a priori* à la maturité. L'approche multitaxinomique représente par ailleurs une opportunité pour mieux comprendre les impacts que peuvent avoir les activités humaines sur le fonctionnement des écosystèmes, en documentant la réponse de groupes d'espèces *a priori* contrastés dans leur utilisation des ressources et de l'espace. *In fine*, cela devrait permettre d'atteindre une plus grande généricité des résultats et de proposer des recommandations de gestion mieux adaptées à la préservation de la biodiversité.

L'hypothèse centrale de ce travail repose sur l'existence d'une réponse (diversité et composition des cortèges d'espèces) à l'ancienneté et à la maturité contrastée entre les différents groupes taxinomiques. Ainsi, un effet préférentiel de l'ancienneté est attendu sur les groupes taxinomiques ayant en moyenne de faibles capacités de dispersion (flore vasculaire, collemboles) alors qu'un effet préférentiel de la maturité est attendu sur les groupes taxinomiques ayant des exigences strictes

en termes de qualité de l'habitat (coléoptères saproxyliques, macrolichens épiphytes). Par ailleurs, il est attendu un effet d'interaction entre l'ancienneté et la maturité, induisant une plus grande stabilité des conditions environnementales et la mise à disposition d'habitats uniques nécessitant des temps longs pour se développer, comme c'est le cas de certains microhabitats portés par les arbres (c'est-à-dire les dendromicrohabitats tels que les cavités évolutives à terreau), dans les forêts anciennes très matures. Cela devrait être associé à un effet plus prononcé de la maturité en forêts anciennes et donc à des cortèges d'espèces plus diversifiés dans les forêts anciennes très matures comparativement aux forêts récentes très matures.

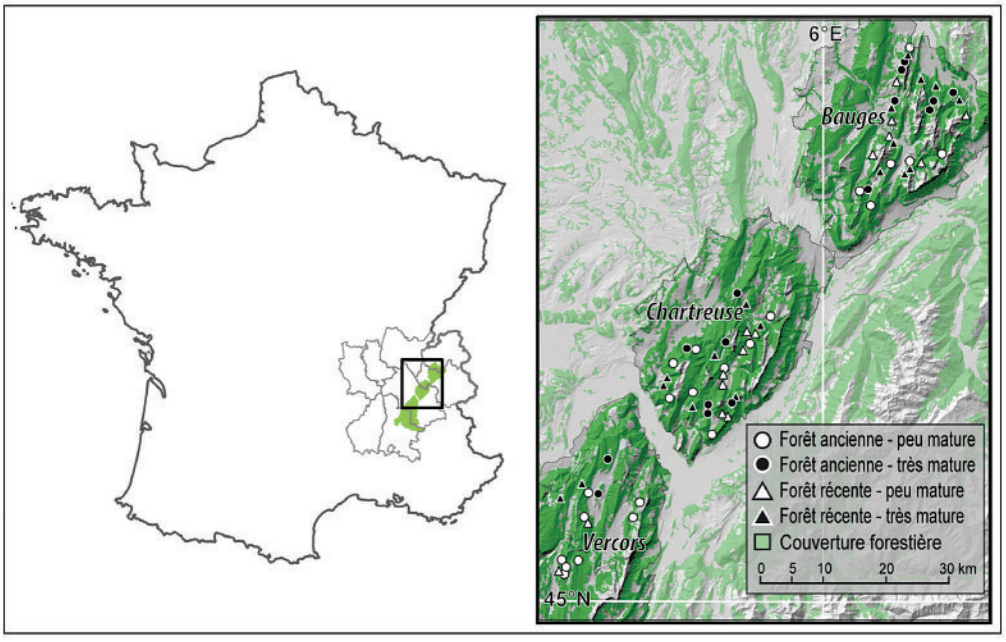
MÉTHODE - MATÉRIEL

Zone d'étude

Cette étude est localisée dans les Préalpes du Nord, où trois massifs adjacents et écologiquement comparables ont été sélectionnés : le Vercors, la Chartreuse et les Bauges (figure 1, ci-dessous). Ces trois massifs se caractérisent par un substratum calcaire et un climat montagnard tempéré. Les paysages y sont dominés par la forêt (taux de boisement moyen de 63 %), notamment par la hêtraie-sapinière (30 % dans les Bauges, 46 % en Chartreuse et 21 % dans le Vercors). En raison de contraintes topographiques, économiques et sociales, la gestion forestière pratiquée y est assez extensive et certains peuplements forestiers ne sont plus gérés ni exploités depuis des décennies.

Afin de restreindre la zone d'étude à un contexte écologique le plus homogène possible, une succession de filtres cartographiques ont été appliqués *via* un système d'information géographique afin

Figure 1 **LOCALISATION DE LA ZONE D'ÉTUDE EN FRANCE (MASSIFS DU VERCORS, DE LA CHARTREUSE ET DES BAUGES) ET DU DISPOSITIF D'ÉCHANTILLONNAGE CROISANT ANCIENNETÉ ET MATURITÉ DANS LES ALPES DU NORD**



de sélectionner un même type d'habitat forestier (hêtraie-sapinière mésophile et neutrophile) et une tranche altitudinale homogène (étage montagnard entre 800-1 500 m). Au final, le plan d'échantillonnage est constitué de 70 sites, en hêtraies-sapinières montagnardes (figure 1, p. 429), répartis de manière à croiser au mieux ancienneté et maturité et à limiter au maximum l'effet de facteurs confondants (figure 2, ci-dessous). En ce sens, aucune différence significative d'altitude, d'exposition ou de pente n'est à signaler entre les forêts anciennes et récentes et entre les peuplements peu matures et très matures. De plus, pour assurer une plus grande indépendance spatiale des observations et éviter les effets de lisière, une distance minimale de 1 km entre les deux sites les plus proches a été respectée et les sites ont été positionnés dans des forêts anciennes ou récentes d'une superficie supérieure à 5 ha et à une distance d'au moins 50 m de la lisière forestière la plus proche.

Figure 2 **ILLUSTRATION DES TYPES DE PEUPLEMENTS ÉTUDIÉS EN CROISANT LES DEUX FACTEURS ANCIENNETÉ ET MATURITÉ DANS LES ALPES DU NORD**



Ancienneté des forêts, maturité des peuplements

L'ancienneté a été caractérisée en croisant les cartes d'état-major au 1/40 000 tracées entre 1843 et 1864, digitalisées et géoréférencées (Favre et *al.*, 2013), avec les cartes d'habitats actuelles au 1/10 000 (tracées et fournies par les trois parcs naturels régionaux du Vercors, de Chartreuse et du massif des Bauges) dans un système d'information géographique géré par QGIS (QGIS Development Team, 2015). Les boisements se superposant sur ces deux sources cartographiques

ont été considérés comme des forêts anciennes alors que les boisements actuels apparaissant sur des cultures ou prairies sur les cartes d'état-major ont été considérés comme des forêts récentes. La continuité de l'état boisé des forêts anciennes entre ces deux dates a été confirmée visuellement en utilisant des photographies aériennes des années 1950 disponibles en ligne sur le site Géoportail (www.geoportail.gouv.fr).

La maturité a été évaluée *a priori* par des prospections de terrain ciblées sur des zones préalablement identifiées (SIG ou dire d'expert) puis confirmée par des mesures dendrométriques sur le terrain au niveau de chacun des sites, en considérant deux placettes circulaires emboîtées de 10 et 20 m de rayon (adapté de MEDD, 2005). Au sein de la placette de 10 m de rayon, tous les arbres debout avec un diamètre à hauteur de poitrine (DHP) supérieur à 7,5 cm et tous les arbres au sol avec diamètre à la base supérieur à 7,5 cm et une longueur supérieure à 1 m ont été inventoriés. Au sein de la placette de 20 m de rayon, tous les arbres debout avec un DHP supérieur à 30 cm et tous les arbres au sol avec diamètre à la base supérieur à 30 cm et une longueur supérieure à 1 m ont été inventoriés. Pour chaque arbre debout ou au sol, l'essence, le stade de décomposition des bois morts (sur la base du taux de recouvrement de l'écorce et de la pourriture du bois, voir typologie proposée dans le protocole MEDD, 2005) et la présence de dendromicrohabitats (polypores, plages d'écorce cariée / non cariée, cavités, fentes ou décollement d'écorce, coulées de sève et lierre) ont été renseignés. La distinction entre peuplements peu matures et très matures a été réalisée en utilisant une classification ascendante hiérarchique (méthode de Ward) basée sur les trois premiers axes d'une analyse en composantes principales (inertie projetée cumulée de 88,3 %). Cette analyse en composantes principales a été réalisée en considérant quatre variables environnementales étroitement reliées à la maturité : le volume de gros bois mort au sol (diamètre à la base › 30 cm), le nombre de gros bois morts debout (DHP › 30 cm), le nombre de très gros arbres vivants (DHP › 62,5 cm) et la richesse en dendromicrohabitats.

Enfin, de manière à évaluer de possibles effets d'héritage des pratiques agricoles passées dans les forêts récentes, des relevés pédologiques ont été effectués. Au centre de chaque placette, une description des horizons et des humus a été réalisée sur un profil pédologique d'au moins 50 cm de profondeur. Des prélèvements en surface et en profondeur ont été effectués pour connaître les propriétés physicochimiques des sols : pH (H_2O), teneurs en carbone total, en azote total et en phosphore total (Olsen). Ces analyses ont été réalisées par le Laboratoire d'analyse des sols d'Arras (INRA) en suivant une procédure standardisée (NF EN ISO).

Relevés de biodiversité

Quatre groupes taxinomiques ont été étudiés : la flore vasculaire, les macrolichens épiphytes et les collemboles sur les 70 sites et les coléoptères saproxyliques sur un sous-ensemble de 40 sites. La flore vasculaire a été inventoriée de manière exhaustive au sein des mêmes placettes de 10 m de rayon utilisées pour les relevés dendrométriques en notant pour chaque espèce les coefficients d'abondance-dominance, *via* deux inventaires complets successifs, au printemps et à l'été 2014. Les macrolichens épiphytes ont été inventoriés durant l'été 2014 sur les six plus gros arbres vivants et debout au sein des mêmes placettes de 20 m de rayon utilisées pour les relevés dendrométriques. Préférentiellement, les espèces ont été inventoriées sur les trois plus gros hêtres communs (*Fagus sylvatica*) et les trois plus gros sapins pectinés (*Abies alba*) mais aussi, quand cela n'était pas possible, sur des épicéas communs (*Picea abies*) et des érables sycomores (*Acer pseudoplatanus*). Pour chaque espèce, le pourcentage de recouvrement sur les arbres a été estimé depuis la base du tronc jusqu'à une hauteur de 2 m. Les collemboles ont été inventoriés en utilisant une approche basée sur l'ADN environnemental, c'est-à-dire l'ADN extrait d'échantillons de sol sans avoir besoin d'isoler au préalable les individus ciblés (Bienert et *al.*, 2012). À partir

d'échantillons prélevés sur le terrain à l'automne 2015 au sein des mêmes placettes de 20 m de rayon utilisées pour les relevés dendrométriques, l'ADN du sol a été extrait puis amplifié en utilisant une amorce collembole développée par le Laboratoire d'Écologie alpine (CNRS), avant d'être séquencé. Les séquences d'ADN ont finalement été triées, filtrées et regroupées en unités taxonomiques opérationnelles (OTU). Les coléoptères saproxyliques ont été inventoriés durant l'été 2014 avec deux approches complémentaires : pour les espèces se déplaçant en volant, l'utilisation de trois pièges à interception multidirectionnels de type Polytrap™ ; pour les espèces se déplaçant en marchant, la collecte et le tamisage de 6 litres de litière, à la base des deux plus gros hêtres, deux plus gros sapins et deux plus gros épicéas de la placette, suivi de l'extraction de la faune de la litière au berlèse pendant un mois au laboratoire. Toutes les espèces ont été identifiées à l'espèce ou au genre, excepté pour la famille des *Staphylinidae*.

Analyses statistiques

Dans un premier temps, les analyses ont porté sur les variations d'un ensemble de paramètres environnementaux descriptifs du paysage, des peuplements et du sol en fonction de l'ancienneté et de la maturité (voir description des variables dans le tableau I, p. 433). Pour chacun des sites, les variables paysagères ont été mesurées dans un rayon de 500 m depuis le centre des placettes, les variables du peuplement ont été extrapolées à partir des mesures dendrométriques effectuées dans les placettes de 20 m de rayon et les variables du sol proviennent de la description des humus sur sites et des analyses conduites en laboratoire (pH, carbone, azote et phosphore total). Pour chacune de ces 15 variables, l'effet de l'ancienneté et de la maturité ainsi que de l'interaction entre ces deux facteurs ont été testés *via* des analyses de variance à deux facteurs.

Dans un deuxième temps, les analyses ont porté sur les variations de richesse spécifique et de composition des quatre groupes taxinomiques à l'ancienneté ou à la maturité. Les données en présence/absence pour la flore vasculaire, les macrolichens épiphytes, les collemboles et les coléoptères saproxyliques ont été utilisées comme variables dépendantes alors que les facteurs ancienneté et maturité ont été utilisés comme variables indépendantes. Les variations de richesse ont été testées *via* des analyses de variance à deux facteurs avec interaction. Les variations de composition aux facteurs ont été testées en utilisant des modèles linéaires généralisés multivariés. Cette approche statistique innovante est mieux adaptée pour prendre en compte la relation étroite qui existe entre moyenne et variance dans les données d'abondance (Warton et *al.*, 2012). Pour chaque espèce, nous avons ajusté un modèle logistique individuel (distribution binomiale) et avons additionné les réponses univariées pour estimer leur réponse multivariée. La significativité de cette réponse a été évaluée par bootstrapping (n = 999) en utilisant la méthode PIT-trap (mvabund package, Wang *et al.*, 2012). Pour faciliter l'interprétation des variations de composition à l'interaction entre les deux facteurs, des représentations graphiques *via* des analyses canoniques en coordonnées principales (indice de Sørensen-Dice) ont été utilisées (Anderson et Willis, 2003).

RÉSULTATS

Au total, 194 espèces de plantes vasculaires, 33 espèces de macrolichens épiphytes et 188 OTU de collemboles ont été inventoriées sur les 70 sites, auxquels s'ajoutent 307 espèces de coléoptères saproxyliques inventoriées sur 40 sites, pour un jeu de données global de 722 espèces.

Variation des paramètres environnementaux en fonction de l'ancienneté et de la maturité

Concernant les caractéristiques paysagères, les résultats montrent que les forêts anciennes sont généralement situées à une plus grande distance de la lisière que les forêts récentes, et dans des

Tableau I **Variations (moyenne (± écart type)) des variables pédologiques, dendrométriques et paysagères entre forêts récentes peu matures (Rec-PM), forêts récentes très matures (Rec-TM), forêts anciennes peu matures (Anc-PM) et forêts anciennes très matures (Anc-TM) dans les Alpes du Nord**

Les valeurs de *p* (ANOVA) sont fournies pour les variations des variables entre les forêts anciennes et récentes (Anc), entre les peuplements peu matures et très matures (Mat) et pour l'interaction entre ancienneté et maturité (Inter).

Types	Description des variables	Rec-PM	Rec-TM	Anc-PM	Anc-TM	Anc	Mat	Inter
						p	*p*	*p*
Variables pédologiques	Indice d'humus (Ponge et Chevalier, 2006)	3,13 (± 1,46)	2,72 (± 1,87)	3,23 (± 1,38)	1,87 (± 0,83)	0,714	0,001	0,147
	pH	6,48 (± 0,90)	6,33 (± 0,89)	6,43 (± 1,20)	6,14 (± 0,72)	0,858	0,379	0,773
	Carbone total (g/kg)	86,07 (± 35,20)	67,00 (± 21,45)	97,34 (± 46,02)	72,33 (± 19,34)	0,426	0,085	0,952
	Azote total (g/kg)	4,47 (± 1,65)	4,09 (± 1,31)	5,63 (± 2,91)	4,18 (± 1,17)	0,141	0,077	0,409
	Phosphore total (g/kg)	0,02 (± 0,01)	0,02 (± 0,01)	0,02 (± 0,01)	0,02 (± 0,01)	0,119	0,119	0,349
Variables dendrométriques	Richesse en classes de diamètre	10,93 (± 0,88)	14,00 (± 1,75)	11,18 (± 1,10)	13,13 (± 1,92)	0,284	0,009	0,118
	Nombre de très gros arbres (Ø › 62,5 cm)	0,73 (± 0,59)	5,83 (± 2,77)	0,77 (± 1,07)	5,93 (± 3,83)	0,936	0,001	0,958
	Volume gros bois mort au sol (Ø › 30 cm)	0,78 (± 1,11)	1,93 (± 1,80)	0,31 (± 0,66)	3,54 (± 3,89)	0,162	0,001	0,045
	Nombre gros bois morts sur pied (Ø › 30 cm)	0,40 (± 0,63)	3,39 (± 4,00)	0,55 (± 0,96)	2,33 (± 1,99)	0,154	0,001	0,287
	Richesse en dendro-microhabitats	2,07 (± 1,22)	3,72 (± 1,90)	1,32 (± 0,95)	3,47 (± 1,88)	0,076	0,001	0,397
Variables paysagères	Nombre de types d'occupation du sol (rayon de 500 m)	3,33 (± 0,90)	2,78 (± 1,00)	2,59 (± 1,14)	2,40 (± 0,91)	0,001	0,429	0,529
	Distance à la lisière actuelle (m)	230 (± 131,84)	468 (± 313,39)	557 (± 489,32)	554 (± 373,29)	0,032	0,574	0,108
	Distance à la lisière de 1850 (m)	115 (± 62,51)	159 (± 99,44)	215 (± 110,02)	242 (± 116,11)	0,002	0,586	0,459
	Proportion de forêts (% - rayon de 500 m)	79,72 (± 14,79)	93,06 (± 8,20)	90,79 (± 11,74)	94,56 (± 9,22)	0,006	0,364	0,119
	Proportion de forêts anciennes (% - rayon de 500 m)	51,55 (± 24,63)	55,76 (± 27,08)	79,39 (± 27,72)	83,82 (± 24,16)	0,006	0,769	0,933

paysages davantage dominés par la forêt et plus homogènes du point de vue de la diversité des types d'occupation du sol (tableau I, p. 433). Ces variables paysagères sont en revanche indépendantes de la maturité puisqu'aucune variation significative n'a été observée entre peuplements peu matures et très matures et aucune interaction n'a été mise en évidence.

Concernant les caractéristiques dendrométriques et pédologiques des sites, les résultats montrent que la persistance dans le temps de l'antécédent cultural est très peu marquée en forêts de montagne (tableau I, p. 433). L'analyse de la structure du peuplement forestier et des propriétés des sols révèle en effet une absence de lien entre les variations observées de ces paramètres et l'ancienneté. La maturité a en revanche un effet fort sur les variables dendrométriques, avec une plus grande quantité et diversité des bois morts et des dendromicrohabitats dans les peuplements très matures ainsi qu'une plus grande abondance des très gros arbres et une plus forte hétérogénéité structurale du couvert, comparativement aux peuplements peu matures. Une plus forte activité des humus dans les peuplements très matures est aussi à noter. L'effet d'interaction entre ancienneté et maturité n'était significatif que sur le volume de gros bois mort au sol, indiquant une plus forte augmentation du volume de bois mort avec la maturité dans les forêts anciennes (tableau I, p. 433). Ces résultats soulignent d'une part l'indépendance des paramètres de maturité vis-à-vis de l'ancienneté, d'autre part l'absence d'effet d'héritage des usages agricoles passés en forêts récentes.

Réponse des groupes taxinomiques à l'ancienneté et à la maturité

Nos résultats ne montrent aucun effet de l'ancienneté sur la richesse spécifique des quatre groupes taxinomiques étudiés (tableau II, ci-dessous). La maturité a en revanche une influence forte sur les coléoptères saproxyliques, avec une augmentation significative (p = 0,012) du nombre d'espèces des peuplements peu matures vers les peuplements très matures. Aussi, aucun effet d'interaction entre ancienneté et maturité n'a été mis en évidence, indiquant que l'augmentation de la richesse en espèces de coléoptères saproxyliques avec la maturité est significative en forêts anciennes et récentes.

Tableau II **Variations (moyenne (± écart type)) de la richesse en espèces entre forêts récentes peu matures (Rec-PM), forêts récentes très matures (Rec-TM), forêts anciennes peu matures (Anc-PM) et forêts anciennes très matures (Anc-TM) dans les Alpes du Nord.**

Les valeurs de p (ANOVA) sont fournies pour les variations de richesse entre les forêts anciennes et récentes (Anc), entre les peuplements peu matures et très matures (Mat) et pour l'interaction entre ancienneté et maturité (Inter).

Groupe taxinomique	Rec-PM	Rec-TM	Anc-PM	Anc-TM	Anc	Mat	Inter
					p	p	p
Flore vasculaire	42,3 (± 11,8)	36,3 (± 11,8)	36,6 (± 12,5)	40,2 (± 10,1)	0,155	0,366	0,096
Macrolichens épiphytes	5,5 (± 3,4)	5,4 (± 2,9)	6,4 (± 3,7)	5,8 (± 4,2)	0,448	0,589	0,746
Collemboles	40,7 (± 5,8)	42,9 (± 6,5)	40,8 (± 7,9)	43,7 (± 7,0)	0,986	0,210	0,825
Coléoptères saproxyliques	66,7 (± 14,2)	82,4 (± 19,4)	66,4 (± 16,2)	79,2 (± 18,9)	0,688	0,012	0,851

Concernant les variations de composition, les résultats montrent un effet de l'ancienneté sur la flore vasculaire (p = 0,049), indiquant une divergence des assemblages de plantes entre forêts anciennes et récentes (tableau III, p. 435). La maturité a également une influence forte sur les

assemblages de plantes (p = 0,002) mais aussi de collemboles (p = 0,004) et de coléoptères saproxyliques (p = 0,043), indiquant une dissimilarité des assemblages d'espèces entre peuplements peu matures et très matures. Aussi, pour la flore vasculaire (p = 0,003) et les collemboles (p = 0,022), un effet d'interaction significatif entre ancienneté et maturité a été mis en évidence. L'interprétation graphique montre une convergence des assemblages d'espèces de plantes et de collemboles, des peuplements peu matures vers les peuplements très matures, indépendamment de l'ancienneté (figure 3, ci-dessous). Autrement dit, la dissimilarité des assemblages est plus importante entre forêts anciennes et récentes en peuplement peu mature qu'en peuplement très mature.

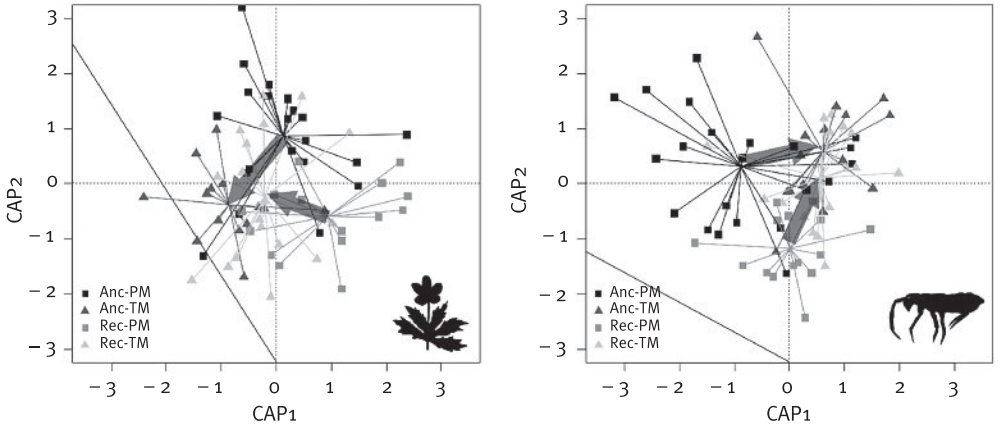
TABLEAU III **Variations de la composition en espèces entre forêts anciennes et récentes, entre peuplements peu matures et très matures et entre forêt anciennes peu matures, forêts anciennes très matures, forêts récentes peu matures et forêts récentes très matures dans les Alpes du Nord.**

Les valeurs de p (GLMs multivariés) sont fournies pour les variations de composition en fonction de l'ancienneté, de la maturité et de l'interaction entre ancienneté et maturité (Interaction).

Groupe taxinomique	Ancienneté		Maturité		Interaction	
	Déviance	p	Déviance	p	Déviance	p
Flore vasculaire	272,8	0,049	348,5	0,002	813,3	0,003
Macrolichens épiphytes	40,8	0,267	42,1	0,231	105,5	0,298
Collemboles	237,3	0,181	357,8	0,004	772,0	0,022
Coléoptères saproxyliques	391,1	0,159	450,4	0,043	1 100,0	0,053

FIGURE 3 **ANALYSES CANONIQUES EN COORDONNÉES PRINCIPALES ILLUSTRANT L'EFFET D'INTERACTION ENTRE ANCIENNETÉ ET MATURITÉ SUR LA FLORE VASCULAIRE ET LES COLLEMBOLES DANS LES ALPES DU NORD**

Anc-PM = forêts anciennes peu matures ; Anc-TM = forêts anciennes très matures ; Rec-PM = forêts récentes peu matures ; Rec-TM = forêts récentes très matures.
Les deux axes (CAP1 et CAP2) montrant la plus forte corrélation avec les facteurs ancienneté et maturité sont figurés et les centroïdes sont représentés pour faciliter la visualisation des différences entre traitements. Les flèches montrent la convergence des assemblages entre forêts anciennes et récentes avec la maturité.



DISCUSSION

D'une manière générale, notre étude souligne un effet peu marqué de l'ancienneté sur la biodiversité en forêts de montagne mais un rôle structurant fort de la maturité sur les espèces dépendantes des attributs des stades tardifs, comme les coléoptères saproxyliques (figure 4, ci-dessous). Ces résultats indiquent que, dans notre contexte alpin, les changements environnementaux induits par les activités humaines actuelles, du fait de la gestion forestière, ou par la dynamique forestière naturelle, du fait de l'abandon de la gestion, sont plus structurants que les changements environnementaux induits par les activités humaines passées, du fait des défrichements et de l'exploitation agricole ou pastorale. Ces résultats sont à mettre en lien avec le contexte écologique, historique et paysager des forêts de montagne.

Figure 4 **SYNTHÈSE DES EFFETS DE L'ANCIENNETÉ (FA = forêt ancienne, FR = forêt récente) ET DE LA MATURITÉ (PM = peu mature, TM = très mature) SUR LA RICHESSE (Rich.) ET LA COMPOSITION EN ESPÈCE (Comp.) DE LA FLORE VASCULAIRE, DES MACROLICHENS ÉPIPHYTES, DES COLLEMBOLES ET DES COLÉOPTÈRES SAPROXYLIQUES DANS LES ALPES DU NORD**

n.s. = non significatif

		Groupe taxinomique			
					
Ancienneté	Rich.	n.s	n.s	n.s	n.s
	Comp.	Composition diffère entre FA et FR	n.s	n.s	n.s
Maturité	Rich.	n.s	n.s	n.s	Richesse supérieure pour TM / PM
	Comp.	Composition diffère entre PM et TM	n.s	Composition diffère entre PM et TM	Composition diffère entre PM et TM
Interaction	Rich.	n.s	n.s	n.s	n.s
	Comp.	Composition converge entre FA et FR avec maturité	n.s	Composition converge entre FA et FR avec maturité	n.s

Aucune différence entre forêts anciennes et récentes ni sur la biodiversité, ni sur les conditions stationnelles, c'est-à-dire la composition et la structure des peuplements et les propriétés physico-chimiques des sols, n'a été constatée. Dans les forêts de montagne des Alpes du Nord, l'antécédent cultural n'a donc pas laissé de trace tangible dans l'écosystème. Ce résultat peut s'expliquer par le contexte écologique différent des forêts de montagne comparativement à la très grande majorité des études jusqu'ici publiées, conduites dans les forêts tempérées de plaine, incluses dans des paysages plutôt fragmentés, avec un taux de boisement faible à moyen (5 à 51 %) et une

proportion de forêts anciennes faible à moyenne (1 à 57 %) (De Frenne *et al.,* 2011). Par comparaison, dans les Préalpes, le taux de boisement moyen est de 63 %, et le taux de forêts anciennes de 64 %. De plus, la plupart des forêts récentes ont colonisé des secteurs en déprise adjacents à des forêts anciennes et de grandes continuités forestières existent au sein de ces massifs montagneux. Le contexte des forêts de montagne est donc différent de celui de la plupart des études publiées analysant l'effet de l'ancienneté sur la biodiversité. Or, deux principes sont reconnus : la reconquête des forêts récentes par la flore herbacée est facilitée dans les paysages dominés par la forêt (De Frenne *et al.,* 2011), et la fragmentation paysagère, plus spécifiquement la distance à la source, exacerbe la limite de dispersion (Jamoneau *et al.,* 2012). Autrement dit, la dispersion des espèces est facilitée dans les paysages présentant une grande quantité d'habitats forestiers et une connectivité forte entre forêts anciennes et récentes. Dans notre contexte montagnard, l'absence de limite de dispersion tient ainsi très probablement à l'action conjointe de ces deux principales caractéristiques paysagères (quantité et connectivité), déjà mises en évidence individuellement mais jamais testées simultanément.

En sus d'un contexte paysager limitant peu la dispersion, l'absence de différence dans les propriétés physicochimiques des sols entre forêts anciennes et récentes, plus spécifiquement l'absence d'effet d'héritage lié aux pratiques agricoles passées en forêts récentes, contribue sans aucun doute au faible effet constaté de l'ancienneté. Cette absence de différence dans la qualité des sols est là aussi en lien avec le contexte écologique des forêts de montagne, la plupart des forêts récentes de l'étage montagnard étant établies sur d'anciennes pâtures et prairies. L'action conjointe de la pente et de l'altitude ont dû favoriser un usage plus extensif de ces systèmes herbagers en contraignant par exemple les interventions agricoles impactantes de type labour. Or, les travaux antérieurs ont montré que la nature de l'usage agricole passé a son importance, avec un effet d'héritage plus fort, impactant plus durablement la biodiversité, dans les forêts récentes établies sur d'anciennes cultures comparativement à celles établies sur d'anciens systèmes herbagers (Koerner *et al.,* 1999 ; Wulf, 2004). En forêt de montagne, cette absence de différence dans les propriétés des sols entre forêts anciennes et récentes associée à un contexte paysager peu fragmenté et dominé par la forêt, a dû grandement faciliter le recrutement et l'établissement des espèces de forêts anciennes en forêts récentes, expliquant plus globalement le très faible effet observé de l'ancienneté.

La maturité a un effet direct sur la diversité des coléoptères saproxyliques, lié à une plus grande disponibilité d'attributs caractéristiques des stades tardifs — bois mort, gros arbres, dendromicrohabitats — dans les peuplements très matures. Compte tenu de la dépendance forte de ce groupe fonctionnel vis-à-vis de la ressource en bois mort (Bouget et Gosselin, 2012), ces résultats confirment des patrons déjà observés en forêts boréales et en forêts tempérées de plaine. En revanche, la maturité n'influence pas la diversité des macrolichens épiphytes. Ce groupe d'espèces à croissance lente est pourtant bien connu pour sa dépendance aux très gros arbres (Peterson et McCune, 2001). Cette absence d'effet de la maturité sur les macrolichens épiphytes est sans doute liée à la gestion par coupe sélective pratiquée en forêts de montagne, qui permet à l'échelle du peuplement le maintien d'une « bonne » qualité d'habitat globale. D'autre part, l'homogénéité du contexte paysager (faible fragmentation et dominance de la forêt) a pu faciliter la dispersion des espèces et leur établissement sur un plus grand nombre de supports.

La maturité influence également les plantes et les collemboles, avec une composition en espèces dissimilaire entre peuplements peu matures et très matures. Cette différence observée est sans doute à relier à un effet indirect de la maturité, en lien avec la plus grande activité des humus détectée ou une plus grande quantité et sans doute hétérogénéité de la lumière disponible au sol mesurée dans les peuplements très matures. Plus spécifiquement, la composition de ces deux groupes taxinomiques répond fortement à l'interaction entre ancienneté et maturité. Autrement dit,

la prise en compte de la maturité module l'interprétation de l'effet de l'ancienneté sur les assemblages de plantes et de collemboles. Ainsi, la convergence des assemblages avec l'augmentation de la maturité, indépendamment de l'ancienneté, peut s'expliquer par une continuité temporelle de l'état boisé plus grande dans les peuplements très matures récents comparativement aux peuplements peu matures récents. Cette plus grande continuité temporelle de l'état boisé permet probablement une plus grande convergence dans les conditions environnementales entre les forêts anciennes et récentes et un temps d'exposition à la colonisation plus important. Ces hypothèses sont en accord avec l'idée selon laquelle plus une forêt récente est récente, plus cette forêt présentera un effet d'héritage fort, reflétant son usage passé (Honnay *et al.,* 1999). Cela souligne l'importance de ne pas considérer l'ancienneté comme une modalité binaire opposant forêts anciennes et forêts récentes. Pour la biodiversité, le gradient de continuité forestière couvert semble en effet plus important, suggérant l'existence de différentes « qualités » de forêts récentes.

CONCLUSIONS

Dans l'ensemble, ces résultats soulignent l'influence plus forte de la maturité comparativement à l'ancienneté dans la structuration des patrons de biodiversité en forêts de montagne. Dans ce contexte, si la qualité de l'habitat est suffisante, les espèces sont donc capables de coloniser et de s'établir dans les forêts récentes. Dissocier les effets relatifs de l'ancienneté et de la maturité permet de mieux comprendre les patrons de répartition des espèces en forêt. Contrôler les conditions stationnelles et la maturité des peuplements lors d'études comparatives entre forêts anciennes et récentes semble donc crucial. De nombreux paramètres des peuplements sont en effet connus pour influencer directement et indirectement, c'est-à-dire à travers les ressources associées (Barbier *et al.,* 2008), la biodiversité en forêt et il n'y a pas de raisons *a priori* de penser que cela puisse être différent entre une forêt ancienne et une forêt récente. Inversement, l'effet confondant de l'ancienneté n'a que très peu été pris en compte dans les nombreuses études ayant documenté l'effet de l'âge des peuplements ou de la gestion forestière sur la biodiversité. *Via* des effets d'interactions comme ceux reportés ici, il est possible que des patrons différents puissent être mis en évidence, avec des répercussions sur les orientations de gestion préconisées.

Ces résultats plaident pour une plus grande prudence dans les conclusions qui peuvent être tirées d'études conduites dans des contextes écologiques relativement homogènes, comme c'est le cas des forêts de plaine, et pour une plus grande contextualisation des résultats, tenant compte des spécificités paysagères et historiques régionales (voir par exemple, Bergès *et al.,* 2016). En soulignant une plus forte influence de la maturité, donc des choix de gestion forestière actuels et passés, que de l'ancienneté, donc des choix d'occupation du sol du milieu du XIX^{e} siècle, sur la biodiversité actuelle, ces résultats illustrent enfin que l'adaptation des pratiques de gestion forestière peut constituer un levier fort pour une meilleure conservation de la biodiversité en forêt de montagne.

Philippe JANSSEN – Marc FUHR
Université Grenoble Alpes, Irstea, UR LESSEM
2 rue de la Papeterie
BP 76
F-38402 SAINT-MARTIN-D'HÈRES
(philippe.janssen@irstea.fr)
(marc.fuhr@irstea.fr)

Christophe BOUGET
Irstea, UR EFNO
Domaine des Barres
F-45290 NOGENT-SUR-VERNISSON
(christophe.bouget@irstea.fr)

Remerciements

Nous remercions Eugénie Cateau, Gilles Favier, Sophie Labonne, Fanny Lebagousse, Carl Moliard et Pascal Tardif pour leur assistance sur le terrain. Nous sommes reconnaissants envers Stéphane Bec, Frédéric Boyer, Delphine Rioux, Amélie Saillard et Pierre Taberlet du Laboratoire d'Écologie alpine pour leur aide dans l'acquisition du jeu de données collembole et envers Hervé Brustel, Olivier Courtin, Julien Delnatte, Julien Haran, Thierry Noblecourt, Benoît Nusillard et Olivier Rose pour leur assistance dans l'identification des coléoptères saproxyliques. Cette étude a bénéficié du support financier d'Irstea, du conseil général de l'Isère, du parc naturel régional du massif des Bauges, de la zone Atelier Alpes et du Labex OSUG@2020 (ANR10 LABX56).

BIBLIOGRAPHIE

ANDERSON M.J., WILLIS T.J., 2003. Canonical analysis of principal coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology*, vol. 84, pp. 511-525.

ASSMANN T., 1999. The ground beetle fauna of ancient and recent woodlands in the lowlands of north-west Germany (*Coleoptera, Carabidae*). *Biodiversity and Conservation*, vol. 8, pp. 1499-1517.

BARBIER S., GOSSELIN F., BALANDIER P., 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved - A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, vol. 254, n° 1, pp. 1-15.

BERGÈS L., AVON C., ARNAUDET L., ARCHAUX F., CHAUCHARD S., DUPOUEY J.-L., 2016. Past landscape explains forest periphery-to-core gradient of understorey plant communities in a reforestation context. *Diversity and Distributions*, vol. 22, n° 1, pp. 3-16.

BIENERT F., DE DANIELI S., MIQUEL C., COISSAC E., POILLOT C., BRUN J.-J., TABERLET P., 2012. Tracking earthworm communities from soil DNA. *Molecular Ecology*, vol. 21, pp. 2017-2030.

BOUGET C., GOSSELIN F., 2012. Le Volume de bois mort, indicateur indirect de biodiversité : Une approche critique. *Revue forestière française*, vol. LXIV, n° 5, pp. 723-731.

DE FRENNE P., BAETEN L., GRAAE B.J., BRUNET J., WULF M., ORCZEWSKA A., KOLB A., JANSEN I., JAMONEAU A., JACQUEMYN H., HERMY M., DIEKMANN M., DE SCHRIJVER A., DE SANCTIS M., DECOCQ G., COUSINS S.A.O., VERHEYEN K., 2011. Interregional variation in the floristic recovery of post-agricultural forests: Recovery of post-agricultural forest. *Journal of Ecology*, vol. 99, pp. 600-609.

DIEDHIOU A.G., DUPOUEY J.-L., BUEE M., DAMBRINE E., LAUT L., GARBAYE J., 2009. Response of ectomycorrhizal communities to past Roman occupation in an oak forest. *Soil Biology & Biochemistry*, vol. 41, pp. 2206-2213.

DUPOUEY J.-L., SCIAMA D., KOERNER W., DAMBRINE E., RAMEAU J.-C., 2002. La Végétation des forêts anciennes. *Revue forestière française*, vol. LIV, n° 6 spécial « La végétation forestière : gestion, enjeux et évolution », pp. 521-532.

FAVRE C., GREL A., GRANIER E., COSSERAT-MANGEOT R., BACHAOU J., DUPOUEY J.-L., 2013. *Digitalisation des cartes anciennes. Manuel pour la vectorisation de l'usage des sols et le géoréférencement des minutes 1:40 000 de la carte d'état-major*. INRA Nancy, version 12.7.3. 54 p.

GOSSNER M.M., ENGEL K., JESSEL B., 2008. Plant and arthropod communities in young oak stands: Are they determined by site history? *Biodiversity and Conservation*, vol. 17, pp. 3165-3180.

HERMY M., VERHEYEN K., 2007. Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecological Research*, vol. 22, pp. 361-371.

HONNAY O., HERMY M., COPPIN P., 1999. Impact of habitat quality on forest plant species colonization. *Forest Ecology and Management*, vol. 115, n° 2-3, pp. 157-170.

JAMONEAU A., CHABRERIE O., CLOSSET-KOPP D., DECOCQ G., 2012. Fragmentation alters beta-diversity patterns of habitat specialists within forest metacommunities. *Ecography*, vol. 35, pp. 124-133.

KOERNER W., BENOÎT M., DAMBRINE E., DUPOUEY J.-L., 1999. Influence des anciennes pratiques agricoles sur la végétation et les sols des forêts reboisées dans le massif vosgien. *Revue forestière française*, vol. LI, n° 2, 1999, pp. 231-238.

KRAUS D., KRUMM F., 2013. *Les approches intégratives en tant qu'opportunités de conservation de la biodiversité forestière*. Institut européen des forêts. 308 p.

MEDD, 2005. *Protocole de suivi d'espaces naturels protégés*. ENGREF/ONF/RNF/CEMAGREF. 42 p.

ONF, 1993. *Instruction sur la prise en compte de la diversité biologique dans l'aménagement et la gestion forestière*. Paris : ONF. 18 p.

ONF, 1998. *Arbres morts, arbres à cavités. Pourquoi, Comment ? – Guide Technique*. Fontainebleau : ONF. 32 p.

PETERSON E.B., McCUNE B., 2001. Diversity and succession of epiphytic macrolichen communities in low-elevation managed conifer forests in Western Oregon. *Journal of Vegetation Science*, vol. 12, pp. 511-524.

PONGE J.-F., CHEVALIER R., 2006. Humus Index as an indicator of forest stand and soil properties. *Forest Ecology and Management*, vol. 233, pp. 165-175.

Quantum QGIS Development Team, 2016. *Quantum GIS Geographic Information System*. Open Source Geospatial Foundation Project. [En ligne] disponible sur : http://qgis.osgeo.org.

ROBERTS M.R., 2004. Response of the herbaceous layer to natural disturbance in North American forests. *Canadian Journal of Botany - Revue canadienne de Botanique*, vol. 82, pp. 1273-1283.

SPEIGHT M.C.D., 1989. *Saproxylic Invertebrates and Their Conservation*. Strasbourg : Council of Europe. 67 p.

WANG Y., NAUMANN U., WRIGHT S.T., WARTON D.I., 2012. mvabund - an R package for model-based analysis of multivariate abundance data. *Methods in Ecology and Evolution*, vol. 3, pp. 471-474.

WARTON D.I., WRIGHT S.T., WANG Y., 2012. Distance-based multivariate analyses confound location and dispersion effects. *Methods in Ecology and Evolution*, vol. 3, pp. 89-101.

WULF M., 2004. Plant species richness of afforestations with different former use and habitat continuity. *Forest Ecology and Management*, vol. 195, n° 1-2, pp. 191-204.

L'ANCIENNETÉ N'EST PAS UN DÉTERMINANT MAJEUR DE LA BIODIVERSITÉ DANS LES MASSIFS FORESTIERS DES PRÉALPES DU NORD (Résumé)

Afin de préciser les effets relatifs de l'ancienneté et de la maturité sur la biodiversité, 70 sites ont été sélectionnés dans les Préalpes croisant des forêts anciennes et récentes (le sol est occupé par une forêt depuis plus de 150 ans, ou non) avec des peuplements peu matures (arbres de petits diamètres et bois morts peu présents) ou très matures (arbres de gros diamètres et bois morts très présents). Pour chaque site, l'ancienneté et la maturité ont été caractérisées et quatre groupes taxinomiques ont été inventoriés : flore vasculaire, macrolichens épiphytes, collemboles et coléoptères saproxyliques. Les résultats indiquent un effet d'héritage dû aux usages passés très faible mais un effet fort de la maturité. Cet effet limité de l'ancienneté, comparativement aux études antérieures, est à mettre en relation avec le contexte écologique, paysager et historique des forêts de montagne : fort taux de boisement, forte proportion de forêts anciennes, faible fragmentation, antécédent cultural peu impactant et gestion forestière extensive. Nos résultats soulignent que l'effet de l'ancienneté sur la biodiversité doit être mieux contextualisé.

FOREST CONTINUITY IS NOT A MAJOR FACTOR FOR BIODIVERSITY IN THE FORESTS OF THE NORTHERN PREALPS (Abstract)

To more thoroughly explore the relative effects of forest continuity and maturity on biodiversity, 70 sites were selected in the Prealps in a cross-section of ancient and recent forests (defined by whether the land has been occupied by a forest for more than 150 years or not) populated by immature stands (small diameter trees and little deadwood) or very mature ones (large girth trees and plentiful deadwood). At each site, forest continuity and maturity were determined and four taxonomic groups were inventoried: vascular flora, epiphytic macrolichens, springtails and saproxylic beetles. Results point to a very slight legacy effect deriving from past uses as opposed to a strong effect from maturity. This limited forest continuity effect, compared to previous studies, is related to the ecological, landscape and historical contexts of montane forests: high percentage of forest cover, low level of fragmentation, high proportion of ancient forests, cropping history with little impact and extensively managed forests. Our results underline that the forest continuity effect on biodiversity must be better studied in context.