Niveau de recolonisation des forêts récentes par les champignons du sol et la flore herbacée des forêts anciennes du Nord de la France

Jean-Luc Dupouey, Sandrine Chauchard, Nathalie Leroy, Pierre Montpied, Patrick Behr, Nicolas Métral, Marc Buée, Julie Pargade, Xavier Bonnart, Guillaume Decocq, et al.

▶ **To cite this version:**

Jean-Luc Dupouey, Sandrine Chauchard, Nathalie Leroy, Pierre Montpied, Patrick Behr, et al.. Niveau de recolonisation des forêts récentes par les champignons du sol et la flore herbacée des forêts anciennes du Nord de la France : Projet ReForRe. Rapport final. [Contrat] Région Nord-Pas-de-Calais / Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité. 2017, 64 p. hal-01666924

HAL Id: hal-01666924
https://hal.science/hal-01666924

Submitted on 18 Dec 2017

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

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

Distributed under a Creative Commons Attribution - ShareAlike 4.0 International License

Appel à projet de recherche « Biodiversité » Edition 2012	RÉGION Nord-Pas de Calais	en partenariat avec la FRB FONDATION POUR LA RECHERCHE SUR LA BIODIVERSITÉ

Niveau de recolonisation des forêts récentes par les champignons du sol et la flore herbacée des forêts anciennes du Nord de la France

Projet ReForRe

Rapport final

Mars 2017

Participants :

Jean-Luc Dupouey, Sandrine Chauchard, Nathalie Leroy, Pierre Montpied, Patrick Behr & Nicolas Métral
INRA-Université de Lorraine, Unité Ecologie et Ecophysiologie forestières

Marc Buée, Cyrille Bach & Lindsay Godard
INRA-Université de Lorraine, Unité Interactions Arbres-Micro-organismes

Julie Pargade & Xavier Bonnart
Centre Régional de la Propriété Forestière Hauts-de-France

Guillaume Decocq
Université de Picardie Jules Verne, UFR Pharmacie
Unité de recherche Ecologie et Dynamique des Systèmes Anthropisés

Marie Delcourte
Région Nord-Pas-de-Calais

Régis Courtecuisse & Pierre-Arthur Moreau
Université de Lille II

Appel à projet de recherche « Biodiversité » Edition 2012	RÉGION Nord-Pas de Calais	en partenariat avec la FRB FONDATION POUR LA RECHERCHE SUR LA BIODIVERSITÉ

Niveau de recolonisation des forêts récentes par les champignons du sol et la flore herbacée des forêts anciennes du Nord de la France

Projet ReForRe

Rapport final

Mars 2017

Porteur du projet : Jean-Luc Dupouey, INRA-Université de Lorraine, Unité Ecologie et Ecophysiologie forestières, 54280 Champenoux, mail : jean-luc.dupouey@inra.fr

Partenaires du projet :

#1 Sandrine Chauchard, Nathalie Leroy, Pierre Montpied, Patrick Behr & Nicolas Métral
INRA-Université de Lorraine
Unité Ecologie et Ecophysiologie forestières
54280 Champenoux
mail : sandrine.chauchard@inra.fr, nathalie.leroy@inra.fr, pierre.montpied@inra.fr & patrick.behr@inra.fr

#2 Régis Courtecuisse & Pierre-Arthur Moreau
Université de Lille II
B.P. 83
Faculté des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques
F-59006 Lille Cedex
mail : regis.courtecuisse@univ-lille2.fr, pierre-arthur.moreau@univ-lille2.fr

#3 Marc Buée, Cyrille Bach & Lindsay Godard
INRA-Université de Lorraine
Unité Interactions Arbres-Micro-organismes
54280 Champenoux
mail : marc.buee@inra.fr

#4 Julie Pargade & Xavier Bonnart
Centre Régional de la Propriété Forestière
CRPF Hauts-de-France
96, rue Jean Moulin
80000 AMIENS
mail : julie.pargade@crpf.fr & xavier.bonnart@crpf.fr

#5 Guillaume Decocq
Université de Picardie Jules Verne
UFR Pharmacie
Unité de recherche Ecologie et Dynamique des Systèmes Anthropisés
1, rue des Louvels
80037 Amiens Cedex 1
mail : guillaume.decocq@u-picardie.fr

#6 Marie Delcourte
Région Nord-Pas-de-Calais
Direction de l'Environnement
111 rue Berthe Morisot
59555 LILLE Cedex
mail : marie.delcourte@wanadoo.fr

Durée du projet : 36 mois (en 2 parties distinctes) Date de début : 1/4/13 Date de fin : 31/12/16

Préambule : La finalité de l'appel à projets est « de renforcer les connaissances pour élaborer des outils (économiques, techniques, écologiques) adaptés à différentes catégories d'acteurs de l'ex-région Nord-Pas-de-Calais afin de réduire les impacts négatifs des activités humaines (fragmentation, pollution, destruction, changement climatique…) sur la biodiversité et faciliter sa préservation ».

La Région est donc très attachée à la valorisation des résultats de ces projets sur tout le territoire afin de faciliter une appropriation des enjeux liés à la biodiversité, de lever des verrous, de diversifier et d'améliorer les actions menées en région en faveur de la biodiversité.

Sauf indication contraire, le présent rapport est soumis à la licence Creatives Commons CC-by-sa

Signalez en surlignage jaune fluo les contenus qui seraient confidentiels.
Joignez en annexe les documents qui vous semblent intéressants.

La Région Hauts-de-France en bref - Site Internet : www.hautsdefrance.fr

Le Conseil régional de l'ex-région Nord-Pas-de-Calais a adopté, en séance plénière du 26 septembre 2013, les volets Climat et Biodiversité de son Schéma d'Aménagement et de Développement Durable du Territoire (SRADDT). En matière de Biodiversité, la Région a identifié cinq objectifs stratégiques : restaurer les services fournis par lés écosystèmes grâce à la Trame Verte et Bleue (TVB), accélérer la recolonisation écologiques des milieux, soutenir la recherche, la connaissance, la formation, construire la transition avec les habitants, construire une gouvernance adaptée avec l'ensemble des acteurs. Elle conduit également un Plan forêt visant le doublement de la forêt régionale d'ici 30 ans et une politique de restauration et de réintroduction d'espèces.

Sa politique en faveur de la recherche dans le domaine de l'environnement porte sur la préservation de la biodiversité, la lutte contre le changement climatique avec l'ADEME, Santé - Environnement, l'agriculture. La Région souhaite également promouvoir la constitution d'un collectif de chercheurs et d'experts sur les effets du changement climatique à une échelle euro-régionale.

La Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité en bref - Site Internet : www.fondationbiodiversite.fr

La FRB a pour objet de favoriser le développement, le soutien et l'animation des activités de recherche sur la biodiversité dans les domaines biologique, écologique, socio-économique, juridique et des activités associées de diffusion des résultats.

La FRB réunit les organismes publics de recherche, les associations et les organisations non gouvernementales environnementales, les entreprises, les gestionnaires d'espaces et de diversité biologique ainsi que les collectivités territoriales pour relever les défis scientifiques de la biodiversité.

Le Groupement d'Intérêt Scientifique Biodiversité Nord-Pas-de-Calais en bref

Un GIS dédié spécifiquement à la biodiversité dans l'ex-région Nord-Pas-de-Calais s'est créé en 2010 à l'initiative du Conseil régional, avec le souhait de renforcer les recherches en conservation de la biodiversité en région, en développant les coopérations scientifiques interdisciplinaires (Ecologie, Sciences humaines, Science du paysage) et en associant des organismes de recherche et des partenaires non universitaires. Le GIS regroupe actuellement 11 laboratoires de recherche et 5 partenaires non académiques (acteurs de connaissance, de gestion de la biodiversité).

Un triple partenariat pour soutenir la Recherche sur la Biodiversité en Nord-Pas-de-Calais

L'ex-région Nord-Pas-de-Calais, la FRB et le GIS partageaient une même ambition visant à mobiliser la recherche pour mieux protéger, gérer et valoriser la biodiversité, chacun avec un angle d'approche spécifique et complémentaire et se sont accordés autour des axes d'un appel à projets. Cet appel visait le soutien de projets de recherche rassemblant des acteurs de la recherche et des acteurs socio-économiques, des collectivités locales et des acteurs de la société civile (associations, gestionnaires…) travaillant dans le champ de la biodiversité. Elles se sont associées pour la valorisation des travaux de recherche.

Table des matières

Résumé grand public 5

Rappel des objectifs 9

Contexte et enjeux du projet 9

Questionnement scientifique 11

Objectifs du projet 11

Description générale des activités et résultats 12

1- Cartographie de l'ancienneté de l'état boisé dans les départements du Nord et du Pas-de-Calais 13
1.1 - Vectorisation et géoréférencement des forêts sur la carte d'Etat-Major 13
1.2 - Croisement avec la carte des forêts actuelles 16

2 – Analyse de l'évolution des forêts dans du Nord et du Pas-de-Calais depuis 1827 17
2.1 - Aspects méthodologiques 17
2.2 - Evolution des superficies forestières entre le XIX^{e} et le XXI^{e} siècle 18
2.3 - Comparaison des évolutions dans l'ex-région Nord-Pas-de-Calais avec le reste de la France 21
2.4 - Nature des peuplements forestiers en fonction de l'ancienneté de l'état boisé 22
2.5 - Conclusion partielle sur la comparaison des cartes forestières ancienne et actuelle 23

3 - Etude couplée des différences de communautés fongiques et phanérogamiques entre forêts anciennes et récentes dans un échantillon de sites 25
3.1 - Echantillonnage des placettes - relevés dendrométriques et floristiques 25
3.2 - Echantillonnage et analyse du sol et des litières et caractérisation moléculaire de la flore fongique associée, à partir de l'ADN environnemental 27
3.3 – Analyse des données 29
3.4 – Résultats 31
3.5 - Discussion 44

4- identification des espèces phanérogamiques liées à l'ancienneté de l'état boisé par croisement de la carte des forêts anciennes avec les données floristiques de l'Inventaire forestier national (IGN). 46

Réalisation du projet en comparaison avec les objectifs initiaux 48

Valorisation des résultats 50

Perspectives au-delà du projet 53

Remerciements 56

Références 57

Annexe - Espèces liées à l'ancienneté de l'état boisé, identifiées par croisement entre la base de données floristique de l'Inventaire forestier national et la carte de l'ancienneté de l'état boisé établie dans le présent projet 60

Espèces de forêt ancienne. 60

Espèces de forêt récente. 62

Résumé grand public

Le projet ReForRe, « Niveau de recolonisation des forêts récentes par les champignons du sol et la flore herbacée des forêts anciennes du Nord de la France », visait à étudier les différences de biodiversité entre forêts anciennes et forêts récentes du Nord de la France.

Le territoire de la France a été fortement déboisé depuis l'installation des premiers agriculteurs néolithiques, il y a plus de 7 000 ans. Mais, dans la première moitié du XIX^{e} siècle, cette tendance s'est inversée. Contrairement à une opinion répandue, les forêts progressent maintenant en surface. Leur superficie a doublé depuis 2 siècles et elles continuent de s'étendre à un rythme rapide. D'immenses surfaces agricoles (anciennes terres labourables, vignes, vergers, prairies de fauches ou pâtures) ont été recolonisées par les forêts. Nous pouvons donc distinguer deux types de forêts dans les paysages actuels : les « forêts anciennes », qui pré-existaient à ce minimum forestier du XIX^{e} siècle, et les « forêts récentes », apparues depuis.

Ces différences entre forêts récentes et anciennes doivent être bien séparées des différences entre forêts jeunes et matures (âgées). Une forêt ancienne peut être composée de très jeunes peuplements et, à l'inverse, on peut trouver des gros et vieux bois dans une forêt récente (jusqu'à 200 ans environ). Le concept de forêts anciennes et récentes concerne la continuité de l'état boisé d'un territoire, pas l'âge des arbres qu'il porte.

De nombreux travaux de recherche, menés en Europe et aux USA, ont montré que les forêts récentes diffèrent fortement des forêts anciennes. En particulier, les sols des forêts récentes ont souvent été enrichis par l'agriculture passée. En conséquence, la biodiversité des forêts anciennes et récente n'est pas la même. De plus, les espèces de forêt ancienne ont souvent un pouvoir de dispersion très faible. Elles n'arrivent pas à recoloniser les forêts récentes depuis les forêts anciennes, où elles sont réfugiées, même plusieurs centaines d'années après l'abandon d'une zone agricole. Ces observations ont été faites presque exclusivement sur une unique composante de la biodiversité, les plantes du sous-bois.

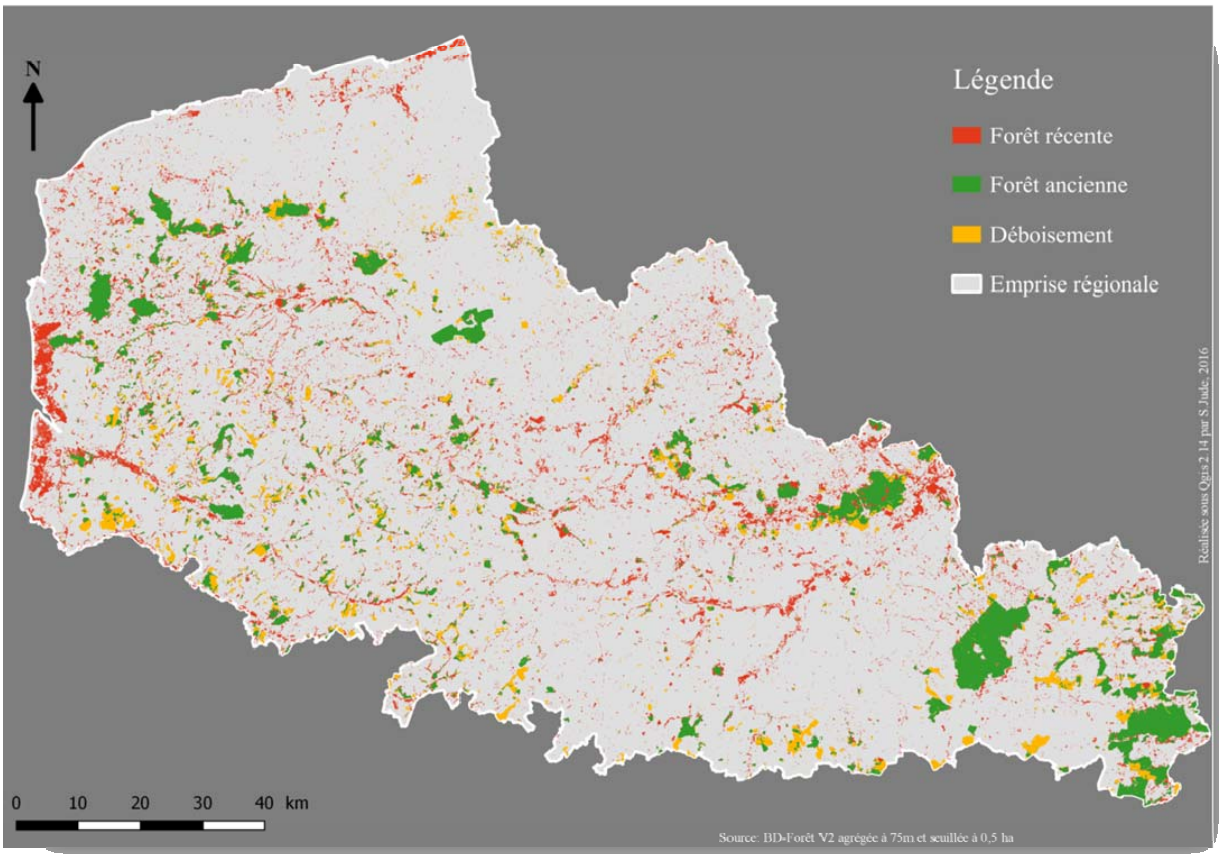
Devant l'importance de ce phénomène et l'intérêt de ces forêts comme réservoirs de biodiversité forestière, plusieurs régions de France et d'Europe se sont engagées dans des programmes de vectorisation et géoréférencement de cartes anciennes afin de pouvoir localiser précisément et évaluer la part que représentent les forêts anciennes dans les paysages.

L'ex-région Nord-Pas-de-Calais présente la particularité d'être aujourd'hui l'une des zones les moins boisées de France. Les forêts anciennes y sont donc très probablement plus rares encore qu'ailleurs. Or, aucune digitalisation des forêts anciennes n'y avait été encore réalisée. Et les espèces végétales liées à l'ancienneté de l'état boisé n'y avaient donc pas encore été identifiées. Nous avons, dans le présent projet :

- établi une carte précise du boisement pour les deux départements du Nord et du Pas-de-Calais dans la première moitié du XIX^{e} siècle ;
- analysé, par croisement avec les cartes forestières actuelles, l'ancienneté de l'état boisé dans la région et les modalités de l'évolution forestière depuis deux siècles ;
- recherché les espèces végétales liées aux forêts anciennes ou récentes (bio-indicatrices) ;
- testé si une autre composante de la biodiversité, les champignons du sol, était aussi impactée par l'ancienneté de l'état boisé. Cette dernière partie du programme ReFoRe représente une originalité forte par rapport aux travaux effectués jusqu'à maintenant dans toutes les autres régions de France.

Pour la première phase du projet, la vectorisation et le géoréférencement des forêts du XIX^{e} siècle, nous avons utilisé les 34 minutes (sur les 976 que compte la France) au 1/40 000 couleur de la carte d'Etat-Major qui couvrent les deux départements du Nord et du Pas-de-Calais, levées entre 1824 et 1827. Cette carte est beaucoup plus précise et plus proche du minimum forestier que la carte de Cassini. Nous l'avons géoréférencée à haute densité, de façon à obtenir une erreur finale de positionnement des limites forestières de 25 m (valeur médiane de l'erreur). Cette carte est disponible en accès libre et gratuit sur le site des ressources géographiques de la Région Hauts-de-France, sigale (www.sigale.hautsdefrance.fr).

Nous l'avons croisée avec la carte forestière actuelle (basée sur des photographies aériennes de 2009) afin d'analyser les changements forestiers intervenus dans la région depuis près de 2 siècles. Il apparaît que l'ex-région Nord-Pas-de-Calais est globalement en reboisement depuis la deuxième moitié du XIX^{e} siècle, même si la progression du total net des surfaces forestières reste faible. Cette relative stabilité cache deux flux contraires, plus important : un déboisement de 34% des surfaces initiales de 1827, et un reboisement qui représente 51% des surfaces forestières actuelles. Les forêts qui existaient déjà en 1827 et perdurent aujourd'hui, qu'on appelle forêts anciennes, ne représentent plus que 49% de la surface forestière actuelle.



Évolution forestière des départements du Nord et du Pas-de-Calais entre le XIX^{e} et le XXI^{e} siècle. Cette carte résulte du croisement entre la carte d'Etat-Major (1827) et la carte forestière de l'Inventaire forestier national (IGN, photographies aériennes de 2009). Les forêts anciennes sont celles qui existaient sur les 2 cartes, les forêts récentes n'apparaissent que sur la carte de 2009 et les déboisements indiquent les zones forestières qui ont disparu entre 1827 et 2009.

La proportion de forêts anciennes dans les forêts actuelles est la plus forte à l'est de la région, dans les petites régions de l'Ardenne Primaire, et du Hainaut et Thiérache (plus de 70%). Elle est la plus faible sur les franges maritimes, dans le Marquenterre et la Flandre maritime (moins de 5%), en raison en particulier des importants reboisements de dunes. Ces forêts anciennes sont majoritaires en forêt domaniale (91%) et minoritaires en forêt privée (35%). Autre particularité remarquable des évolutions forestières de l'ex-région Nord-Pas-de-Calais, 51% des forêts récentes sont « nucléées », c'est-à-dire qu'elles ont été créées au milieu des terroirs agricoles, sans connexion avec des massifs anciens. Ce taux de nucléation est l'un des plus élevés rencontrés dans les régions françaises et cela représente un risque particulier pour ces forêts, puisque leur recolonisation par les espèces forestières sera plus difficile que celle des forêts récentes agrégées, adossées à des massifs anciens.

Contrairement à une opinion répandue, les forêts récentes ne sont pas constituées que de peupleraies ou de forêts résineuses. Même si les peupleraies sont nettement plus fréquentes en forêt récente (14,5%) qu'en forêt ancienne (3,3%), comme nous pouvions nous y attendre, elles ne représentent finalement qu'une part secondaire des forêts récentes. Que ce soit en forêt ancienne ou récente, c'est la forêt de feuillus (hors peupleraies) qui domine largement dans l'ex-région Nord-Pas-de-Calais.

Afin de caractériser les différences de communautés de plantes et de champignons entre forêts anciennes et récentes, nous avons échantillonné 16 sites, avec à chaque fois des forêts anciennes et récentes dans le même site (37 placettes au total), mais homogènes du point de vue du substrat géologique et du type de peuplement forestier. Nous avons effectué dans chaque placette des relevés de la flore vasculaire (mousses, plantes herbacées et ligneuses). Les champignons ont été identifiés par des analyses de l'ADN du sol.

Nous avons observé une forte différentiation de la flore vasculaire entre forêts anciennes et récentes, qui avait déjà été observée dans les forêts des régions voisines (Lorraine, Belgique). Mais surtout, point le plus original de ce projet, nous avons trouvé des communautés de champignons fortement différentes entre forêts anciennes et récentes. Les champignons non ectomycorhiziens répondent plus que les taxons mycorhiziens à l'ancienneté de l'état boisé. Ces différences sont plus fortes dans la litière que dans le sol. Pourtant, les analyses du contenu chimique des litières n'ont pas montré de différence entre forêts anciennes et récentes. Les sols des forêts anciennes sont par contre un peu plus acides (0,2 unités pH de moins) que ceux des forêts récentes, et présentent une minéralisation de l'azote moins efficace, d'après le rapport carbone/azote. Une partie des différences des communautés de champignons pourrait être due aux différences de composition des peuplements forestiers. En effet, malgré une sélection stricte des placettes, les forêts anciennes présentent une dominance légèrement plus forte des arbres à ectomycorhizes (hêtre, chênes) dans le peuplement forestier (91% de la surface terrière) que les forêts récentes (83% de la surface terrière).
Alors que pour la flore vasculaire, la bibliographie et nos résultats suggèrent que la limitation du déplacement des espèces par la dispersion semble un facteur majeur du maintien à long terme des différences entre forêts anciennes et récentes, cela ne semble pas être le cas pour les champignons. Le nombre de placettes échantillonnées était toutefois insuffisant pour répondre clairement à cette question.

Nous avons précisé la liste des espèces de la flore vasculaire liées à l'ancienneté de l'état boisé en croisant la carte des forêts anciennes et récentes avec les 1722 relevés floristiques de l'Inventaire forestier qui étaient disponibles dans la même région. Ce croisement a permis d'identifier 113 espèces, 37 caractéristiques des forêts anciennes et 76 des forêts récentes, qui constituent autant d'indicateurs utilisables sur le terrain pour détecter des forêts anciennes ou récentes.

En conclusion, l'ex-région Nord-Pas-de-Calais présente la double particularité d'avoir un taux de boisement actuel très bas (inférieur à 10%), et un taux de forêts anciennes au sein des forêts actuelles lui aussi faible (près de 50%), en raison de flux de déboisement et reboisement relativement importants (eu égard à la surface initiale) au cours des XIX^{e} et XX^{e} siècles : les forêts se "déplacent" relativement rapidement dans cette région à faible taux de boisement. La présence de quelques grands massifs pérennes ne doit pas masquer cette réalité. Notre projet confirme que l'ancienneté de l'état boisé est un facteur explicatif majeur de la présence de nombreuses espèces végétales mais aussi de champignons. Les forêts récentes contiennent en plus grande fréquence des espèces plus ubiquistes, à plus fort pouvoir de dispersion et adaptées à des sols plus riches et moins acides. Elles ont donc en moyenne une valeur patrimoniale moindre. Or, il y a un risque net d'érosion de ce patrimoine particulier.

Notre carte de comparaison des forêts de 1827 et 2009 permet de localiser rapidement les massifs anciens ou récents de la région. C'est une donnée nouvelle qui peut servir avant tout à la gestion à l'échelle territoriale, et en particulier pour l'établissement des trames vertes. Les massifs sources des trames devraient être sélectionnés en incluant l'ancienneté parmi les critères de sélection, ce qui n'est pas fait systématiquement aujourd'hui. Il faut maintenant, pour les acteurs régionaux de l'environnement, coupler cette carte à celle des vieux bois, afin d'identifier des zones forestières prioritaires pour la conservation couplant ancienneté de l'état boisé et maturité des peuplements. La carte est aussi un outil pour réfléchir l'installation des dispositifs expérimentaux, des placettes d'échantillonnage en forêt.

A l'inverse des forêts anciennes, les forêts récentes sont développées sur d'anciens terroirs agricoles (anciens vergers, labours, vignes, prairies de fauche, pâtures…). Quand il s'agit d'anciennes terres de labour ou de vignes, l'intensité des usages anciens a pu entraîner des modifications importantes et à très long terme de la biodiversité et des sols. S'il faut intensifier dans l'avenir la gestion, les pratiques sylvicoles et les niveaux de prélèvement de bois dans certains territoires, nos résultats suggèrent que les forêts récentes seraient plus propices à cette intensification puisque leur biodiversité a déjà subi une érosion liée à l'agriculture ancienne. Cependant, il faut rester prudent concernant la validité d'un message aussi général, et étudier plus précisément chaque cas : la zone forestière qu'on veut intensifier est-elle bien issue de terres de labours anciennes, et non de prairies de fauches ou de vergers anciens ? Contient-elle aujourd'hui des éléments de biodiversité remarquable, même si elle est récente ? Nous observons une tendance à ce que certaines espèces rares de milieux ouverts se retrouvent plus fréquemment en forêt récente qu'en forêt ancienne, même si cela n'a pas pu être formellement démontré aujourd'hui.

Ce travail ouvre des perspectives de recherches, fondamentales et appliquées. L'une des questions principales qui restent à élucider est par quels mécanismes les communautés de champignons restent différentes entre forêts anciennes et récentes. Nous avons abordé quelques pistes dans le projet, mais elles restent à explorer et conforter.
La vectorisation de l'ensemble des occupations du sol sur la carte d'Etat-Major permettrait de multiples autres applications : identification d'autres milieux semi-naturels à longue continuité, comme les prairies et les milieux humides. Elle permettrait aussi de connaître, pour une forêt récente, sur quel type d'usage ancien elle s'est installée, ce qui permettrait d'étudier si la biodiversité des forêts récentes dépend du type d'usage agricole qui a précédé la forêt.

De façon plus générale, notre travail est un support pédagogique qui nous semble pertinent, à tous les niveaux de l'enseignement, pour présenter des applications multidisciplinaires liant écologie, géographie et histoire.

Rappel des objectifs

Contexte et enjeux du projet

Nous observons actuellement dans tous les pays industrialisés une "transition forestière", c'est-à-dire le passage, plus ou moins récent, d'une longue phase de déboisement à une recolonisation forestière forte et rapide. En France métropolitaine, cette transition se situe dans la première moitié du XIX^{e} siècle. Au cours des deux derniers siècles, le taux de boisement est passé d'un minimum estimé autour de 17% (Cinotti, 1996) à 30,5±0,2% aujourd'hui (données 2011-2015, voir IGN, 2016), soit un quasi-doublement. L'évolution du couvert forestier français ne s'est pas faite de manière homogène, temporellement comme spatialement. Certaines régions ont connu des évolutions singulières, en marge de la tendance nationale. Alors que l'Aquitaine, depuis le Second Empire, a vu son taux de boisement décoller de 9 à 44 %, d'autres régions ont vu leur taux de boisement régresser.

L'ex-région Nord-Pas-de-Calais (NPC) et plus généralement la partie la plus septentrionale de la France montrent, à l'opposé de la tendance globale, une érosion de la surface forestière depuis 2 siècles : taux de boisement de 10,4% sur la carte de Cassini (décennies 1750 et 1760), 8,9% d'après le cadastre napoléonien (date moyenne 1829), actuellement de 9,1% selon les résultats les plus récents (période 2011-2015) de l'Inventaire forestier national (IGN, 2016). Mais, en raison de la présence de nombreuses zones de recolonisation forestière depuis le XVIII^{e} siècle, l'érosion des surfaces de forêt ancienne (toujours restées boisées depuis une certaine date, que l'on fixera dans ce projet à au minimum la première moitié du XIX^{e} siècle) est encore plus rapide que ne le laissent apparaître les chiffres globaux de taux de boisement de la région. Par rapport à la carte de Cassini, les forêts actuelles de la région NPC ne contiennent plus que 54% des forêts de 1760 (Vallauri *et al*., 2012). Cette situation est d'autant plus critique que le taux de boisement des forêts de la région NPC est le plus bas de France. Ces forêts anciennes, qui présentent une diversité biologique particulière et une valeur patrimoniale plus importante que celle des forêts récentes (Dupouey *et al*., 2002), ont vocation à faire partie des noyaux des trames vertes en cours de constitution. Compte tenu de l'évolution spatiale des forêts dans la région NPC, il est donc nécessaire pour cela de cartographier leur emplacement. Dubois, dans des travaux pionniers (1980, 1989), avait démarré les études d'évolution des forêts dans le Nord et le Pas-de-Calais en se basant sur la carte de Cassini. Mais on sait aujourd'hui que celle-ci est très incomplète (Vallauri *et al*., 2012), et spatialement peu précise (échelle du 1 :86 400, déformations importantes). De plus, elle a été levée à des dates assez éloignées du minimum forestier. Nous avons proposé dans ce projet de nous baser sur les minutes de la carte d'Etat-Major, beaucoup plus précises, établies dans la région entre 1824 et 1835, à la même date que le cadastre napoléonien, et qui en sont souvent une réduction. La vectorisation de ces minutes, au 1:40 000, était une tache réalisable en un temps limité, beaucoup plus que la vectorisation du cadastre napoléonien, difficilement envisageable car dressé à des échelles beaucoup plus fine (1:500 à 1:5000).

Depuis les années 1980, de très nombreuses études (plus d'une centaine au moins) portant sur l'impact de l'ancienneté de l'état boisé sur la flore phanérogamique ont déjà été publiées, qui toutes montrent un fort effet sur la composition des communautés végétales (voir par exemple Hermy *et al*., 1999; Sciama *et al*., 2009). Ces études, qui concernent pour la plupart les plaines d'Europe de l'Ouest ou l'Est des Etats-Unis, ont permis d'identifier des espèces végétales dites de forêt ancienne ou de forêt récente. On distingue donc maintenant classiquement dans le paysage les forêts anciennes (qui sont restées boisées depuis une date qu'il faut préciser, le plus souvent celle du minimum forestier) et les forêts récentes (apparues depuis, sur d'anciens terroirs agricoles). Cette dichotomie est donc importante à prendre en compte dans la gestion, à l'échelle du territoire, de la biodiversité. Elle impacte aussi la productivité des peuplements, la qualité des paysages, les flux d'éléments (carbone).

On a pu montrer que cette "mémoire" des écosystèmes vis-à-vis des changements d'usage du sol a une durée qui peut s'étendre sur plusieurs siècles, voire millénaires (Dupouey *et al*. 2002). Les mécanismes en cause sont potentiellement connus : limitation par la dispersion d'une part, et modifications pérennes des sols anciennement agricoles d'autre part. Mais le rôle respectif de ces deux phénomènes est, pour la plupart des espèces et des zones étudiées, mal quantifié. De plus, si on a relativement bien caractérisé les modifications physico-chimiques des sols induites (augmentation du taux de phosphore, du pH, de la réserve en eau, de la disponibilité en azote... dans les sols anciennement agricoles), les perturbations induites du fonctionnement biologique des sols n'ont pas été étudiées.

Mais, surtout, il est essentiel maintenant de s'intéresser à d'autres groupes taxonomiques que les seules plantes. Potentiellement, tous les groupes dépendants du sol, de la productivité des peuplements, ou simplement limités par la dispersion peuvent être impactés par ces changements d'usage du sol : invertébrés, champignons, bactéries... pour ne citer que les plus riches en espèces et importants d'un point de vue fonctionnel. Notre connaissance sur la résilience de ces groupes taxonomiques face à la perturbation majeure que constitue le retour de la forêt sur les anciens sols agricoles est quasiment nulle. Un premier travail, isolé et préliminaire, a permis de montrer que la distribution et le fonctionnement de certains taxons mycorhiziens était modifiée par l'agriculture dans des systèmes datant de l'époque romaine (Diedhiou *et al*., 2009, 2010). Fichtner *et al*. (2014) et de la Pena *et al*. (2016) ont montré un effet de l'ancienneté sur la composition des communautés microbiennes du sol, appréciée non pas directement en étudiant sa composition en taxons, mais indirectement à partir de son activité (consommation de substrats carbonés, activité d'enzymes extra-cellulaires). Différentes études ont révélé que les communautés fongiques étaient sensibles à de nombreux autres facteurs environnementaux, tels que les paramètres édaphiques (Baath & Anderson, 2003 ; Lilleskov *et al*., 2002) ou l'influence de la plante hôte en forêt (Buée *et al*., 2011). Ainsi, compte tenu de la rémanence des activités anthropiques dans l'environnement, il est raisonnable d'émettre et de tester l'hypothèse que les champignons puissent être de bons indicateurs de l'usage ancien des sols.

Ces différences de colonisation entre forêt ancienne et forêt récente peuvent être dues, lorsqu'on est sous une même essence forestière, soit à des différences de composition des sols induites par l'agriculture ancienne dans les forêts récentes, soit à des limitations par la dispersion, même à courte distance, soit éventuellement à des phénomènes de compétition après installation. Afin d'apporter des éléments de compréhension sur ces différentes causes, il faut établir des plans d'échantillonnage adéquats, en échantillonnant des sites en forêts récentes à des distances croissantes de la forêt ancienne la plus proche. Cette question est particulièrement importante dans le cadre des trames vertes : y a-t-il limitation par la distance de la colonisation des champignons dans les forêts récentes ?

Alors que la typologie des stations forestières est intégrée depuis plusieurs décennies comme un outil nécessaire de la gestion forestière, la prise en compte de l'ancienneté de l'état boisé n'est apparue que plus récemment comme préoccupation du monde de la gestion forestière. Alors que les résultats scientifiques sur son rôle majeur dans l'explication des variations de la biodiversité, de la productivité, de la qualité des sols forestiers s'accumulent, un écart se creuse petit à petit avec la connaissance qu'en ont les propriétaires et gestionnaires forestiers. Nous proposons donc comme un volet spécifique de ce projet la mise à disposition de cette connaissance auprès des gestionnaires forestiers. La question se pose avec plus d'acuité en forêt privée que publique. En effet, alors que la forêt publique, et en particulier domaniale, est très largement une forêt ancienne, les forêts privées contiennent une plus grande variété d'ancienneté de l'état boisé. En Lorraine par exemple, où nous avons cartographié l'ensemble des forêts anciennes (à la date moyenne de référence de 1830), 90% des forêts domaniales sont anciennes, alors que 49% seulement des forêts privées le sont.

Questionnement scientifique

La diversité taxonomique des champignons d'un site est difficile à caractériser par des relevés de carpophores, en raison principalement du caractère irrégulier de leur apparition. En effet, de nombreuses espèces fongiques ne fructifient pas, ou restent difficilement détectables, comme les espèces hypogées ou celles formant des « croûtes ». Le projet se proposait initialement de coupler des relevés de carpophores avec un inventaire systématique des champignons du sol par une approche de génomique environnementale (Buée *et al*. 2009). Dans ce dernier cas, il s'agit d'exploiter l'ADN fongique présent dans ces sols forestiers pour décrire, par une approche moléculaire (amplification d'un code-barre génétique), l'ensemble des espèces fongiques des sites étudiés. Finalement, les relevés de carpophores n'ont pas pu faits, et seules les analyses basées sur l'ADN du sol ont pu être mises en œuvre.

La comparaison, dans des plans d'échantillonnages identiques (en particulier à surface d'échantillonnage identique), entre richesse et variabilité des communautés de champignons et de plantes n'est quasiment jamais faite. On utilisera donc le même dispositif pour l'étude, en parallèle, des variations de richesse et composition des communautés de plantes supérieures et de champignons.

Si la chorologie est largement répandue en phytosociologie, les études relatives aux mécanismes qui expliquent la distribution des espèces fongiques restent plus parcellaires, compte tenu des difficultés à appréhender l'ensemble de la communauté fongique. Les outils d'écologie moléculaires, et en particulier les nouvelles technologies de séquençage, offrent de nouvelles perspectives dans l'évolution de cette discipline, avec un nouvel éclairage sur les règles d'assemblages des espèces et l'application des théories de distribution des espèces pour les champignons. De manière descriptive, ce projet permettra donc principalement de répondre à la question suivante : les espèces fongiques sont-elles impactées par l'agriculture ancienne ?

Objectifs du projet

(1) réaliser la carte des forêts anciennes de la Région NPC (objectif atteint)
(2) étudier les communautés de champignons liées aux forêts anciennes et récentes. Préciser la nature des espèces fongiques qui dépendent de l'usage ancien des sols. (objectif atteint)
(3) comparer la richesse de la flore fongique avec celle des communautés de plantes supérieures. Comparer les structures de communauté et leur degré de dépendance à l'usage ancien des sols. (objectif atteint)
(4) tester le rôle de la limitation par la dispersion chez les champignons en étudiant le rôle de la distance à la lisière de forêt ancienne la plus proche. (non réalisé)
(5) sensibiliser les acteurs régionaux des domaines de la forêt et de l'environnement, en particulier privés, à cet aspect (existence d'une différenciation entre forêts anciennes et récentes) méconnu de la gestion de la biodiversité. Mettre en accès libre les résultats du projet, et en particulier la carte de l'ancienneté, pour ces acteurs (objectif atteint).

Description générale des activités et résultats

Nous avons distingué 4 phases dans la réalisation du projet :

1- la cartographie de l'ancienneté de l'état boisé à la partir de la carte d'Etat-Major ;

2- à partir de cette carte, la caractérisation de l'évolution des forêts dans l'ex-région Nord-Pas-de-Calais entre 1830 et aujourd'hui ;

3- l'étude couplée des différences de communautés fongiques et phanérogamiques entre forêts anciennes et récentes dans un échantillon de sites choisis à partir de la carte de l'ancienneté établie lors de la première phase ;

4- l'étude des différences de communautés de plantes herbacées, et la recherche des espèces végétales liées aux forêts anciennes, par croisement entre la carte de l'ancienneté des forêts et la base de données de relevés floristiques de l'Inventaire forestier national.

Chacune de ces phases fait l'objet d'un chapitre du rapport. Les figures et tableaux sont numérotés par partie (figure 3.2 : figure 2 de la partie 3). Les figures sont numérotées avec des chiffres arabes, les tableaux avec des chiffres romains.

1- Cartographie de l'ancienneté de l'état boisé dans les départements du Nord et du Pas-de-Calais

1.1 - Vectorisation et géoréférencement des forêts sur la carte d'Etat-Major

On a vectorisé et géoréférencé toutes les forêts représentées sur les minutes 1/40 000 couleur de la carte d'Etat-Major. La méthodologie employée est décrite en détail dans Favre *et al*. (2016). Elle a été mise au point et développée par l'INRA de Nancy depuis une dizaine d'années.

Pour couvrir les forêts de l'ex-région Nord-Pas-de-Calais, ce sont au total 34 feuilles (sur les 976 que compte la France) qui ont été numérisées (fig. 1.1). L'emprise de la zone étudiée est de 16 285 km^2, soit 3 803 km^2 de plus que les 12 487 km^2 des seuls départements du Nord et du Pas-de-Calais. En effet, la numérisation a été faite par feuilles entières de la carte d'Etat-Major et a donc débordé sur les régions limitrophes (Champagne-Ardenne et Picardie), pour deux raisons : (i) les analyses paysagères (calculs d'indices paysagers, tels que la taille moyenne des massifs forestiers) sont faussées lorsque les massifs sont coupés par des limites administratives et (ii) cela permettra d'intégrer plus facilement le travail réalisé dans le cadre de ce projet avec la numérisation future des feuilles d'autres régions. Cette continuité n'est malheureusement pas assurée avec la Belgique. Elle pourrait l'être dans le futur, puisqu'il existe pour la Belgique des cartes similaires à la carte d'Etat-Major française (Tallier, 2004).

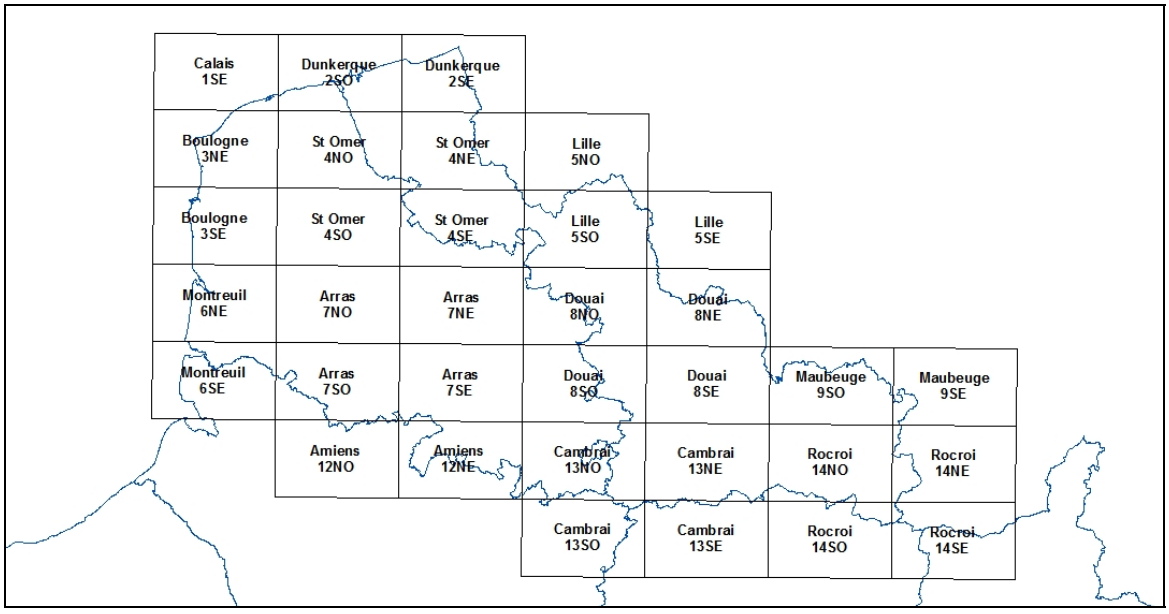


Figure 1.1 : Emprise et découpage des feuilles de la carte d'Etat-Major dans lesquelles la forêt a été numérisée.

La carte d'Etat-Major a été levée en peu de temps dans cette région, entre 1824 et 1836, soit 12 ans seulement. La durée des levés est en fait encore plus courte, puisque la plupart ont été faits en 4 ans, entre 1824 et 1827. La date moyenne des levés (pondérée par les surfaces levées) est 1827.

La carte d'Etat-Major couvre presque exactement l'ex-région Nord-Pas-de-Calais. En effet, la frontière avec la Belgique n'a quasiment pas évolué. Par contre, le trait de côte a changé. Soit naturellement comme dans la Baie de la Canche, mais surtout en raison de constructions sur la mer (voir plus loin, figure 2.1). La superficie de la zone d'intersection entre l'emprise de la carte d'Etat-Major et l'emprise des cartes actuelles est de 16 222 km^2.

La figure 1.2 présente un extrait de la carte d'Etat-Major qui montre les principales occupations du sol cartographiées, et l'importante évolution des surfaces boisées entre la date de la réalisation de la carte et aujourd'hui.

Le tableau 1.I ci-dessous présente les principales caractéristiques des cartes numérisées.

Nom de la feuille	Numéro de la carte	Dates des levés	Surface de territoire (km^2)	Nombre de points de géoréférencement (hors liens de jointure)	erreur avant géoréférencement (m)		erreur après géoréférencement (m)	
					médiane	moyenne	médiane	moyenne
Amiens	12NE	1826,1832	642	545	77	86	24	86
Amiens	12NO	1826,1832	642	504	48	66	25	65
Cambrai	13NE	1825,1827 1832,1836	642	366	32	42	22	43
Cambrai	13NO	1826-1827 1832	642	256	44	59	28	59
Cambrai	13SE	1826-1827,1832	642	526	46	54	26	54
Cambrai	13SO	1826-1827,1832	642	534	40	52	26	52
Rocroi	14NE	1824	73	94	39	54	27	52
Rocroi	14NO	1824-1828	642	513	51	64	24	64
Rocroi	14SE	1825-1828	429	322	40	57	27	57
Rocroi	14SO	1826-1828	642	655	52	64	26	63
Calais	1SE	1825	28	-	-	-	-	-
Dunkerque	2SE	1824-1825	259	74	52	67	30	67
Dunkerque	2SO	1825	280	58	34	45	22	40
Boulogne	3NE	1832,1834	368	240	33	41	28	41
Boulogne	3SE	1827,1834	437	306	49	60	28	60
St Omer	4NE	1825,1832	448	519	40	55	22	54
St Omer	4NO	1825,1832	643	317	58	79	29	79
St Omer	4SE	1824,1832	641	334	48	62	27	62
St Omer	4SO	1826,1832	643	304	61	72	33	70
Lille	5NO	1825	34	33	24	28	25	29
Lille	5SE	1825	19	7	21	22	31	19
Lille	5SO	1824-1825	575	219	35	47	24	46
Montreuil	6NE	1825-1826	439	279	54	76	26	77
Montreuil	6SE	1826,1832	456	240	44	63	30	62
Arras	7NE	1826,1832	643	682	49	59	20	59
Arras	7NO	1825,1832	643	693	51	65	22	65
Arras	7SE	1826,1832	642	507	55	68	27	68
Arras	7SO	1826,1832	642	442	45	57	24	56
Douai	8NE	1824	400	287	41	52	22	52
Douai	8NO	1826-1827	643	419	46	54	25	54
Douai	8SE	1824-1825 1827,1835	633	253	42	53	26	53
Douai	8SO	1824-25,1827	642	294	46	62	23	62
Maubeuge	9SE	1825	32	97	52	60	28	59
Maubeuge	9SO	1824-1825	458	443	48	64	28	64
	Total	1827 (1824 à 1836)	16285	11362	47	62	25	36

Tableau 1.I : Caractéristiques des feuilles de la carte d'Etat-Major numérisées. L'erreur moyenne est une erreur quadratique moyenne.

Ce sont au total 11 362 points de géoréférencement qui ont été recherchés pour améliorer la précision de la carte initiale, soit 69,8 points de géoréférencement pour 100 km^2 de territoire en moyenne. 1 173 points de géoréférencement ont été ajoutés sur les bords des feuilles, lors de l'ajustement des différentes feuilles les unes aux autres (53 bords de feuilles ajustés). En fait, seules les forêts ayant été vectorisées, le géoréférencement a été principalement focalisé sur l'amélioration de la position des limites forestières. Ramené à l'unité de surface forestière, nous avons positionné 6,7 points de géoréférencement pour 100 ha de forêt, une très forte densité.

L'erreur de positionnement sur la carte initiale, qui était de 47 m (erreur médiane de positionnement selon une transformation de Helmert), est réduite de près de moitié après géoréférencement : 24 m d'erreur médiane (calculée après transformation élastique et par rééchantillonnage, sur l'ensemble des 12 535 points de géoréférencement). L'erreur quadratique moyenne, plus influencée par les valeurs extrêmes, passe de 62 m à 36 m après géoréférencement. L'erreur maximale passe de 368 m à 276 m. La carte finale des forêts de 1827 est donc d'une bonne précision géométrique. Elle permet de localiser à quelques petites dizaines de mètres près la plupart des anciennes limites forestières.

1.2 - Croisement avec la carte des forêts actuelles

Nous avons croisé la carte des forêts de 1827 avec celle des forêts actuelles. Nous avons utilisé soit la BD-Forêt de l'IGN, version 1 (surface minimale des boisements cartographiés de 2,25 ha), soit la version 2, plus précise (surface minimale cartographiée de 0,50 ha, voir IGN, 2002) mais seulement disponible dans les départements du Nord et du Pas-de-Calais. Deux couches géographiques ont donc été produites, et sont fournies en annexe de ce rapport :

- celle issue du croisement de la carte d'Etat-Major avec la BD-Forêt version 1 (pour le département 08 : réalisée sur photographies aériennes de 1995 ; 59, 62 : 1998 ; 02, 80 : 1999), dans toute la zone étudiée ;
- celle issue du croisement de la carte d'Etat-Major avec la BD-Forêt version 2 (état des forêts en 2009), pour les seuls départements du Nord et du Pas-de-Calais (fig. 2.2).

Les résultats présentés ci-après sont issus du second croisement, pour les seuls départements du Nord et du Pas-de-Calais.

Ces croisements permettent de distinguer 3 types d'évolution forestière, définis comme suit :

• les forêts anciennes sont les forêts qui existaient déjà sur la carte d'État-Major et qui sont encore présentes sur la BD Forêt de l'IGN ;
• les forêts récentes sont les forêts qui n'existaient pas sur la carte d'État-Major mais qui existent sur la BD Forêt ;
• les surfaces déboisées sont les forêts qui existaient sur la carte d'État-Major mais qui n'existent plus sur la BD Forêt.

Ces termes de forêt ancienne ou récente font donc référence à l'ancienneté de l'état boisé, et non à la maturité (âge) des peuplements forestiers. Une forêt récente peut contenir des peuplements âgés (jusqu'à plus de 180 ans, si la forêt s'est installée peu après 1827) et une forêt ancienne peut contenir des peuplements très jeunes, s'ils ont été régénérés récemment.

2 – Analyse de l'évolution des forêts dans du Nord et du Pas-de-Calais depuis 1827

Trois types de résultats ont été obtenus :

- des résultats méthodologiques concernant les difficultés que posent les croisements de carte ;
- la caractérisation de l'évolution forestière entre le XIX^{e} et le XXI^{e} siècle ;
- l'analyse du contenu actuel des forêts (type de peuplement forestier) en fonction de son antécédent historique.

Nous donnons ici quelques exemples de chacun de ces types de résultats. Une présentation plus complète en est faite dans le mémoire de Master de Sophie Jude (2015).

2.1 - Aspects méthodologiques

Les données datant d'époques différentes n'ont pas été construites de la même manière ni en fonction des mêmes définitions. Par exemple, la surface minimale de représentation des massifs forestiers sur les cartes a changé. Sur la carte d'Etat-Major, il n'y a pas de seuil défini, et nous avons observé des polygones forestiers de moins de 200 m^2. Dans la V1 de 1998, un polygone forestier est représenté dès que sa surface est supérieure à 2,5 ha alors que, pour la V2, ce seuil a été ramené à 0,5 ha. Ces changements impliquent un filtrage préalable des données avant comparaison entre les cartes et qui dépend des cartes comparées. Il en est de même pour la distance minimale entre deux massifs en-dessous de laquelle ils sont agrégés, ou pour la largeur minimale en dessous de laquelle les routes intra-forestières ne sont pas représentées.

Autre difficulté, les limites du territoire d'étude lui-même ont changé entre le XIX^{e} et le XXI^{e} siècle. L'exemple le plus flagrant est l'évolution du littoral qui a parfois été spectaculaire, comme le montre l'exemple de la ville de Dunkerque (figure 2.1). Les politiques d'expansion de la ville, et surtout l'aménagement du port industriel, ont repoussé ses limites terrestres, de 2 km par endroit.

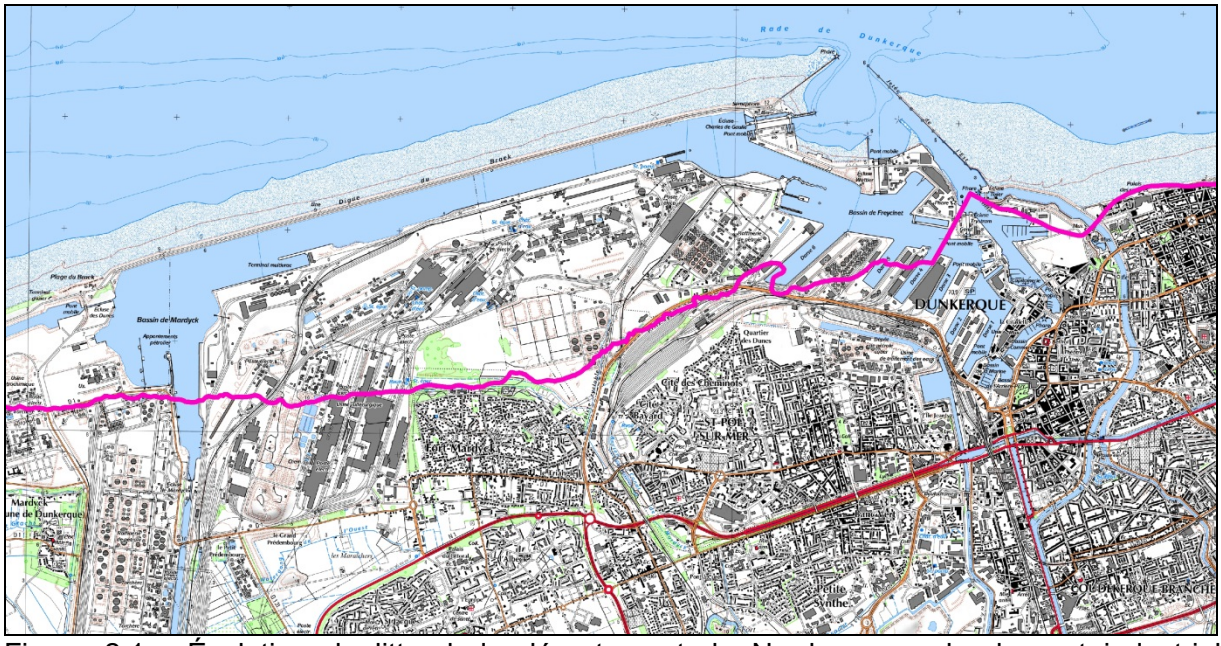


Figure 2.1 : Évolution du littoral du département du Nord : exemple du port industriel de Dunkerque. Sources : Carte d'État-Major (n°2, Dunkerque SE, 1824) et Scan 25 de l'IGN. Le trait bleu indique la position du littoral en 1824.

Une fois cette évolution également prise en compte, une emprise commune aux trois cartes, de 12 487 km², a été définie et les croisements entre carte ancienne et carte actuelle ont pu être menés à bien.

2.2 - Evolution des superficies forestières entre le XIX^e^ et le XXI^e^ siècle

Le taux de boisement en 1827 était de 8,8% et est aujourd'hui, d'après la BD Forêt V2, la plus récente et la plus précise, de 11,7% (Tableau 2.I). Entre ces deux dates, qui sont celles sur lesquelles nous nous sommes basées pour l'étude de l'évolution de la répartition spatiale des forêts, la collecte de statistiques anciennes complémentaires, non cartographiques, nous a permis de dresser une courbe de l'évolution de ce taux de boisement global depuis 2 siècles (figure 2.2).

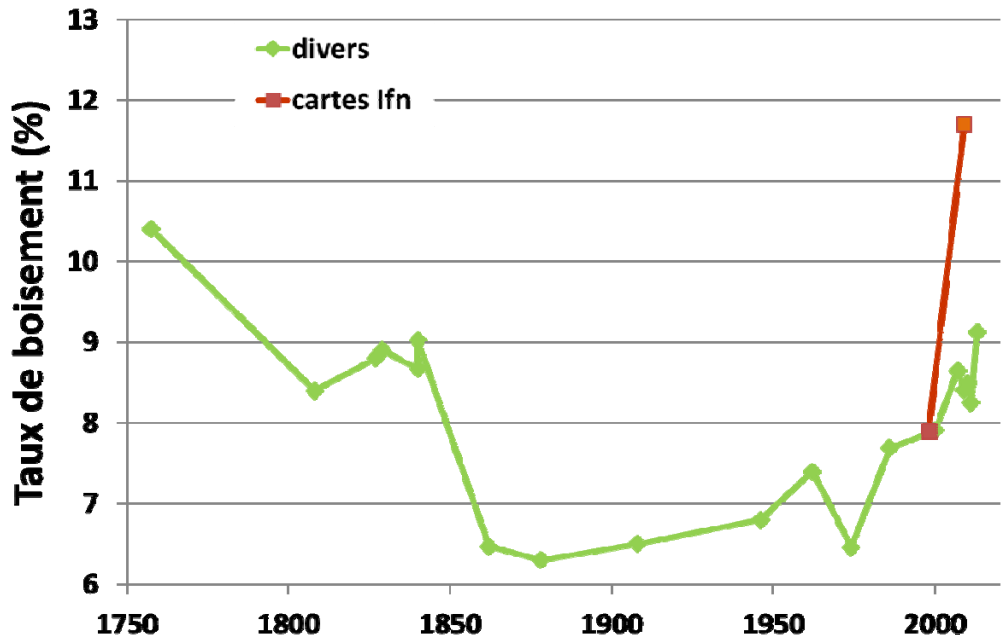


Figure 2.2 : Evolution du taux de boisement de l'ex-région Nord-Pas-de-Calais entre la fin du XVIII^e^ siècle et le début du XXI^e^ siècle. Sources :
En vert : 1758 : Cassini ; 1808 : Peuchet et Chanlaire, Description topographique et statistique de la France ; 1827 : carte d'Etat-Major ; 1829 : cadastre napoléonien ; 1840 et 1862 : enquêtes agricoles ; 1878 : enquête forestière Faré-Mathieu ; 1908 : enquête forestière Daubrée ; 1946 et 1962 : enquêtes agricoles ; 1974-2013 : données inventaire de terrain Ifn.
En rouge, cartes Ifn issues de photointerprétation : 1998 : carte forestière Ifn V1 ; 2009 : carte forestière Ifn v2.

On peut distinguer 3 phases dans l'évolution forestière de l'ex-région Nord-Pas-de-Calais : dans un premier temps une baisse, depuis Cassini, puis une stabilisation dans la deuxième moitié du XIX^e^, et enfin une remontée amorcée dès le début du XX^e^ siècle. Le chiffre de 8,9% du cadastre napoléonien (1829) est très proche de celui de la carte d'Etat-Major (8,8%), ce qui était attendu, puisque la carte d'Etat-Major est en partie liée au cadastre, d'un point de vue méthodologique. Un résultat remarquable est que le déboisement du Nord et du Pas-de-Calais ne s'est pas fait continument jusqu'à aujourd'hui, comme on le suggère souvent. En fait, la région a connu une transition forestière, du déboisement au reboisement, comme le reste de la France. Mais cette transition a été un peu plus tardive qu'ailleurs, dans la deuxième moitié du XIX^e^ siècle, et surtout, elle a été jusqu'à aujourd'hui de faible ampleur, conduisant à un reboisement lent et de faible ampleur.

Il y a donc eu une augmentation du taux de boisement. Mais il faut noter que l'inventaire forestier national estime à partir de ses données de terrain, non cartographiques, le taux de boisement pour l'ex-région Nord-Pas-de-Calais en 2007-2011 à 8,4±0.8%, un taux quasiment égal à celui de 1827. Ce dernier chiffre est considéré comme plus fiable que celui calculé à partir des cartes de la BD Forêt, qui sont biaisées vers des valeurs trop élevées. Bref, s'il y a eu augmentation du taux de boisement depuis la carte d'Etat-Major, elle est encore faible et ne sort pas de l'erreur statistique.

Plus probant est le croisement entre la carte ancienne et la carte actuelle. La figure 2.3 montre l'évolution forestière entre 1827 et 2009, avec la localisation des forêts anciennes, des forêts récentes et des déboisements.

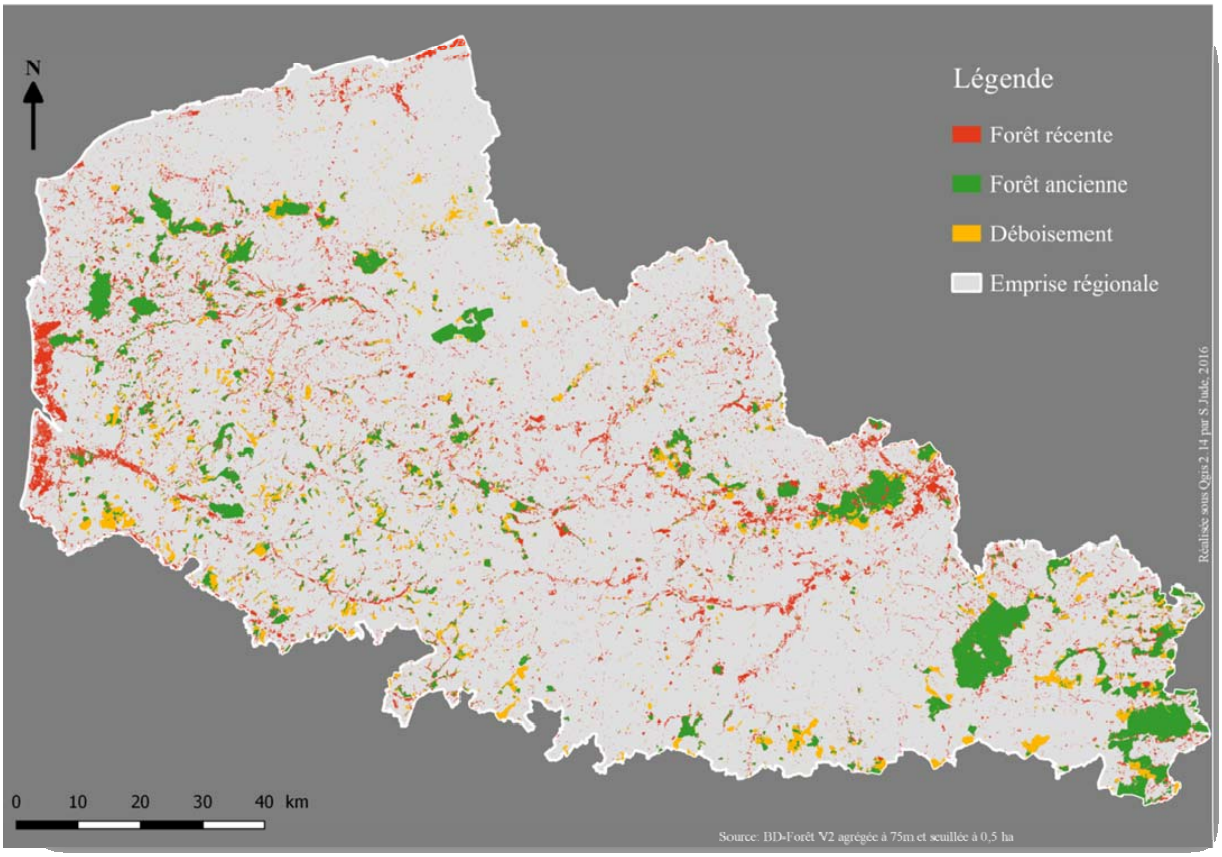


Figure 2.3 : Évolution forestière des départements du Nord et du Pas-de-Calais entre le XIX^{e} et le XXI^{e} siècle.
Sources : carte d'Etat-Major et BD Forêt V2 de l'IGN, agrégées à 75 mètres puis seuillées à 0,5 ha.

Le Tableau 2.I montre les flux entre surfaces forestières et non forestières entre les deux dates. Nous constatons que les forêts actuelles sont constituées à parts à peu près égales de forêts anciennes (49%) et de forêts récentes (51%). Le déboisement a touché 34% des surfaces forestières de 1827. En 182 ans seulement, nous observons donc un déplacement important de l'emplacement des forêts et, en conséquence, une érosion rapide des forêts présentant une longue continuité de l'état boisé.

		Carte actuelle : BD Forêt V2 (2009)		
		forêt	non forêt	total
Carte ancienne : Etat-Major (1827)	forêt	forêt ancienne 721	déboisement 375	1 096
	non forêt	forêt récente 742	10 649	11 391
	total	1 463	11 024	12 487

Tableau 2.I : Flux de surfaces entre zones forestières et non forestières entre 1827 et 2009. Tous les chiffres sont en km^2.

Cette évolution ne s'est pas faite de manière homogène sur tout le territoire régional. La figure 2.4 montre les changements du taux de boisement pour chacune des petites régions forestières de l'ex-région Nord-Pas-de-Calais.

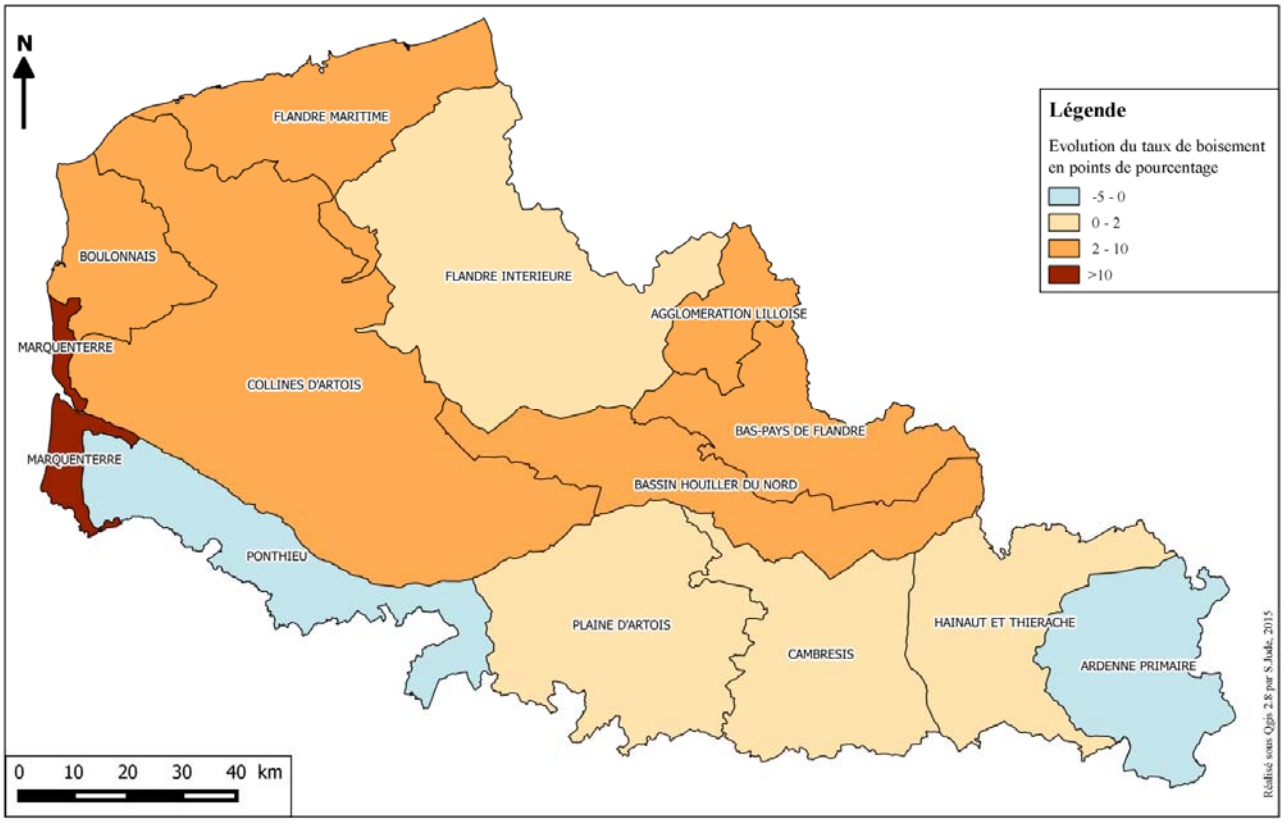


Figure 2.4 : Évolution du taux de boisement entre le XIX^e et le XXI^e siècles par petites régions forestières.

L'exemple le plus frappant de ces variations régionales est le Marquenterre. C'est la petite région forestière qui a vu le plus progresser sa forêt. Elle est passée de moins de 1% du territoire en 1827 à 36% aujourd'hui, avec une progression de 6 150 ha. Petit-Berghem (1996) a analysé en détail les modalités de cette progression. Selon un modèle qui évoque les Landes de Gascogne, la volonté de mettre en valeur des terrains côtiers longtemps considérés comme improductifs et le besoin de fixer les dunes ont conduit à des reboisements de grande ampleur dès la deuxième moitié du XIX^{e} siècle. Les dunes occupent 13 000 hectares du littoral du Nord et du Pas-de-Calais (Dorly et Duval, 1979). Ce sont principalement des pins qui ont été plantés, surtout dans le nord Marquenterre. Plus récemment, la dynamique forestière a été localement réorientée vers des trajectoires naturelles, comme dans la réserve biologique domaniale de Merlimont (450 ha, créée en 1985).

2.3 - Comparaison des évolutions dans l'ex-région Nord-Pas-de-Calais avec le reste de la France

Le tableau 2.II présente quelques grandes caractéristiques des changements des surfaces forestières dans la zone d'étude, comparées à d'autres régions de France déjà étudiées. L'ex-région Nord-Pas-de-Calais était déjà peu boisée au début du XIX^{e}, mais ce n'était pas la zone la moins boisée de France. Le grand ouest en particulier était à l'époque plus déboisé. Mais la caractéristique principale des forêts du nord de la France est que ce sont celles qui ont subi les déboisements les plus importants depuis le XIX^{e} siècle, alors que dans le même temps la plupart des autres régions de France connaissaient une progression forte à très forte du boisement. En conséquence, l'ex-région Nord-Pas-de-Calais est aujourd'hui la moins boisée de France.

Cette évolution particulière, dominée par la régression des surfaces forestières, explique le maintien d'un taux relativement élevé de forêts anciennes dans les forêts actuelles du nord de la France.

Dans l'ex-région Nord-Pas-de-Calais, nous observons une très forte différenciation de ce taux d'ancienneté en fonction du type de propriété, plus forte que dans les autres régions de France de France : 90,8 % de forêts anciennes dans les forêts domaniales actuelles, 80,7 % dans les forêts communales et 35,3 % en forêt privée. Ceci parce que les flux de surfaces boisées, au travers des déboisements et reboisements, s'opèrent principalement, voire de façon quasi exclusive depuis la première moitié du XIX^{e} siècle, en terrains privés. En valeur absolue de surface, les forêts anciennes se situent en forêt privée surtout, 36 812 ha, puis en forêt domaniale, 30 119 ha et en forêt communale enfin, 4 688 ha. Ce sont des surfaces absolues faibles. L'enjeu patrimonial les concernant est donc élevé.

Une autre caractéristique intéressante des boisements du nord de la France est le fait que les forêts récentes apparues depuis la carte d'Etat-Major sont des forêts non connectées aux forêts anciennes. Dans l'ex-région Nord-Pas-de-Calais, pour 51,3 % de leur surface, ces forêts récentes sont isolées (« nucléées ») au milieu des zones cultivées, et non accolées (« agrégées ») aux forêts anciennes, préexistantes. Ailleurs en France, la proportion de forêts récentes nucléées ne dépasse pas 10 %. La nucléation est plus importante dans les forêts récentes privées que dans les forêts récentes domaniales et communales.

	ReForRe	Pyrénées	Lorraine	Bassin Parisien	Vercors	Luberon
Surface du territoire étudié (km^2)	**12 487**	12 000	23 285	30 970	6 396	4 485
Taux de boisement XIX^e siècle (% de la surface du territoire)	**8,8**	24,0	29,4	15,7	31,7	24,7
Taux de boisement actuel (% de la surface du territoire)	**11,7** **(carte IFN-V2)**	46,0	35,0	21,0	53,3	46,9
Déboisement, en % de la surface forestière au XIX^e siècle	**34,2**	11,8	10,0	22,4	9,7	11,1
Déboisement, en % de la surface du territoire	**3,0**	2,8	2,9	3,5	3,1	2,7
Proportion de forêt ancienne dans la forêt actuelle (% de la surface de forêt actuelle)	**49,3**	46,1	75,8	58,2	53,7	46,8
Proportion de forêt ancienne en forêt domaniale (% de la surface de forêt domaniale)	**90,8**	56,9	90,3	88,3	49,4	61,3
Proportion de forêt ancienne en forêt communale (% de la surface de forêt communale)	**80,7**	71,0	88,0	72,8	71,0	61,7
Proportion de forêt ancienne en forêt privée (% de la surface de forêt privée)	**35,3**	28,0	49,2	48,3	48,6	41,5
Proportion de forêt récente nucléée (% de la surface de forêt récente)	**51,3**	4,9	10,5	10,0	2,6	5,6
Référence de l'étude	présente étude	Dupouey *et al*., 2017	Dupouey & Bergès, 2010	Archaux *et al*., 2014	Dupouey *et al*., 2014	Dumont, 2013

Tableau 2.II : Quelques caractéristiques de l'évolution des forêts entre la première moitié du XIX^e siècle et aujourd'hui dans la zone d'étude, comparée aux autres régions de France où les forêts de la carte d'Etat-Major ont été vectorisées.

2.4 - Nature des peuplements forestiers en fonction de l'ancienneté de l'état boisé

La figure 2.5 montre la répartition des grands types forestiers distingués par l'inventaire forestier dans les forêts actuelles, en fonction de l'ancienneté de l'état boisé.

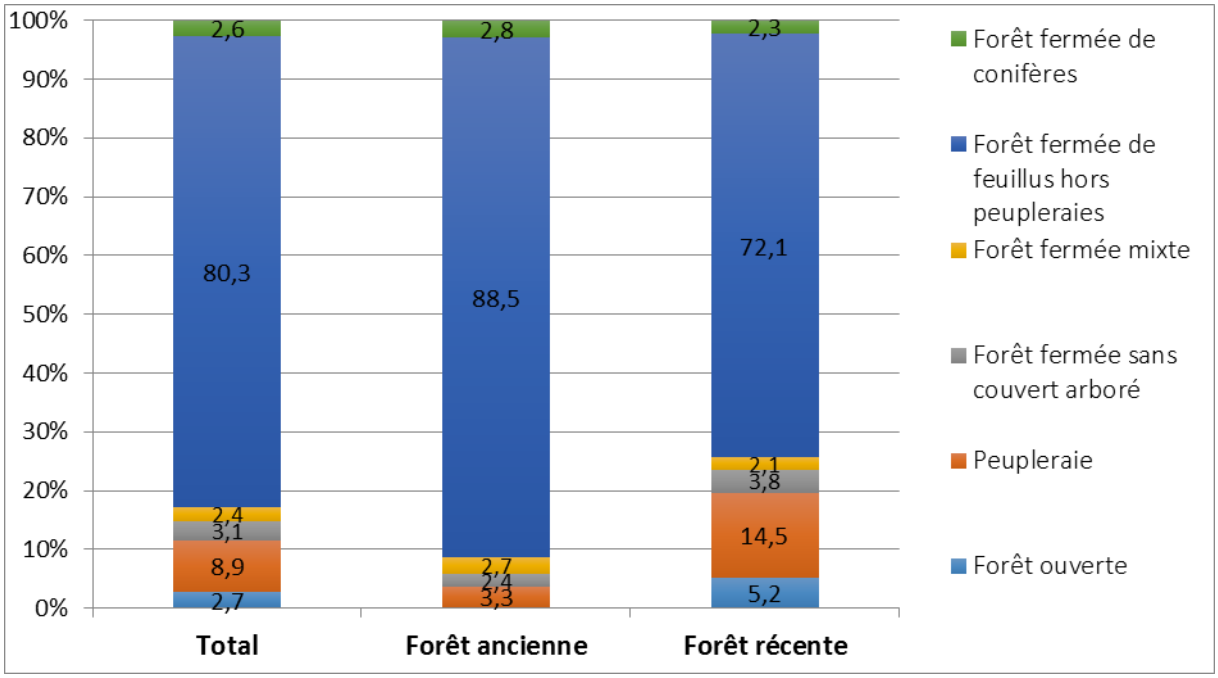


Figure 2.5 : Types forestiers dans les forêts actuelles en fonction de l'ancienneté de l'état boisé.

Contrairement à une opinion répandue, les forêts récentes ne sont pas constituées que de peupleraies ou de forêts résineuses. Même si les peupleraies sont nettement plus fréquentes en forêt récente (14,5%) qu'en forêt ancienne (3,3%), comme on pouvait s'y attendre, elles ne représentent finalement qu'une part secondaire des forêts récentes. Que ce soit en forêt ancienne ou récente, c'est la forêt de feuillus (hors peupleraies) qui domine largement dans le l'ex-région Nord-Pas-de-Calais. Les forêts ouvertes sont quasiment absentes des forêts anciennes, alors qu'elles représentent 5,2 % des forêts récentes. Ceci pourrait être lié soit à des degrés de maturité différents dans les forêts récentes et anciennes, avec la présence d'une plus grande proportion de forêts jeunes dans les forêts récentes, soit à des différences de mode de gestion des forêts récentes et anciennes.

2.5 - Conclusion partielle sur la comparaison des cartes forestières ancienne et actuelle

L'ex-région Nord-Pas-de-Calais présente la double particularité d'avoir un taux de boisement actuel très bas (inférieur à 10%), et un taux de forêts anciennes au sein des forêts actuelles lui aussi faible (près de 50%), en raison de flux de déboisement et reboisement relativement importants (eu égard à la surface initiale) au cours des XIX^{e} et XX^{e} siècles. En résumé, les forêts se "déplacent" relativement rapidement dans cette région à faible taux de boisement. La présence de quelques grands massifs pérennes ne doit pas masquer cette réalité. A titre de comparaison, les forêts de la région Lorraine couvrent 35% du territoire, et contiennent 75% de forêts anciennes. Or, de nombreux travaux antérieurs, en France, en Europe et aux Etats-Unis, ont montré que l'ancienneté de l'état boisé est un facteur explicatif majeur de la présence de nombreuses espèces végétales (voir par exemple Dupouey et al., 2002). Les forêts récentes contiennent en plus grande fréquence des espèces plus ubiquistes, à plus fort pouvoir de dispersion et adaptées à des sols plus riches en azote et en phosphore. Elles ont donc en moyenne une valeur patrimoniale moindre.

Notre carte de comparaison des forêts de 1827 et 2009 permet de localiser rapidement les massifs anciens ou récents de la région. Elle est en accès libre via la cartothèque de la Région Hauts-de-France (sigale.hautsdefrance.fr).

L'une des applications immédiates de cette carte est l'aide à la définition des trames vertes régionales. Il est plus utile par exemple de relier les massifs récents à des massifs anciens qu'à des massifs récents. La recolonisation des forêts récentes par les espèces de forêts anciennes en sera facilitée.

3 - Etude couplée des différences de communautés fongiques et phanérogamiques entre forêts anciennes et récentes dans un échantillon de sites

3.1 - Echantillonnage des placettes - relevés dendrométriques et floristiques

3.1.1 - Choix d'un échantillon de placettes pour l'étude de l'impact de l'ancienneté sur les communautés fongiques

La recherche des placettes à installer s'est faite en deux temps. Sur ordinateur dans un premier temps, par recherche de zones potentiellement adéquates sous SIG, puis sur le terrain.

3.1.1.1 - Sélection des polygones potentiellement adéquats sous SIG.

- sélection de polygones forestiers actuels de forêt récente et de forêt ancienne **adjacents** de plus de 1 ha (chacun) de superficie. En-dessous, il devient impossible de maîtriser les effets de lisière.
- l'usage ancien des forêts récentes n'était pas disponible sous forme de couche SIG vectorisée, puisque seules les forêts ont été vectorisées sur la carte d'Etat-Major. Nous avons donc vérifié cet usage ancien dans les forêts récentes à partir des cartes d'Etat-Major sous format raster, par inspection visuelle directe. Seules les forêts récentes supposées sur anciennes cultures ont été retenues (zones non coloriées de la carte d'Etat-Major, en excluant donc les zones de prairies -en bleu-, de vignes -en gris-, etc.).
- sélection de peuplements adultes et feuillus, à partir d'une inspection visuelle des polygones sur les orthophotographies de l'IGN. Les frênaies et peupleraies ont été éliminées (les frênes ne portent pas d'ectomycorhizes).
- sélection de peuplements homogènes d'un point de vue topographique.

3.1.1.2 – Recherche des sites sur le terrain.

Une campagne de terrain a permis de visiter 78 sites potentiels retenus dans la phase précédente.

- les sites où l'autorisation du propriétaire n'a pu être obtenue ont été éliminés. Le CRPF s'est chargé de contacter tous les propriétaires des sites potentiellement intéressants. Dans plusieurs cas, aucune réponse n'a pu être obtenue. Le site a alors été éliminé.
- les sites hétérogènes entre forêt ancienne et forêt récente du point de vue pédologique ont été éliminés.
- les sites récemment mis en coupe trop importante, dans la forêt récente ou ancienne, ont été éliminés.
- nous n'avons retenu que les sites présentant au minimum 5 chênes ou 5 hêtres (l'un ou l'autre), à la fois dans la forêt ancienne et dans la forêt récente. Ceci afin de contrôler les espèces hôtes des champignons ectomycorhiziens.
- les sites présentant des hétérogénéités pour des critères déjà pris en compte mais non détectés sous SIG ou photographie aérienne ont été éliminés : topographie, homogénéité du peuplement.

Dans une première phase, nous avions recherché des sites permettant d'installer des triplets de placettes, l'une en forêt ancienne, les deux autres en forêt récente, l'une dans un massif de forêt récente agrégé à la forêt ancienne, l'autre isolée dans un massif non relié à la forêt ancienne, mais à une distance de moins de 1000 m de la forêt ancienne. Il s'est rapidement avéré que trouver de tels triplets était difficile. La recherche s'est portée alors aussi bien sur des triplets que de simples paires (forêt ancienne/forêt récente agrégée) de placettes.

La campagne de terrain précédente a permis de retenir 24 sites sur les 78 visités. Mais l'autorisation des propriétaires n'a été finalement obtenue que dans 16 sites. Finalement, ce sont 37 placettes qui ont pu être installées, dans 16 sites (11 paires et 5 triplets) : 7 dans le Nord (3 paires et 4 triplets), 3 dans le Pas-de-Calais (3 paires), 3 dans l'Aisne (3 paires), 2 dans la Somme (2 paires), 1 dans les Ardennes (1 triplet). La carte de localisation est donnée à la figure 3.1.

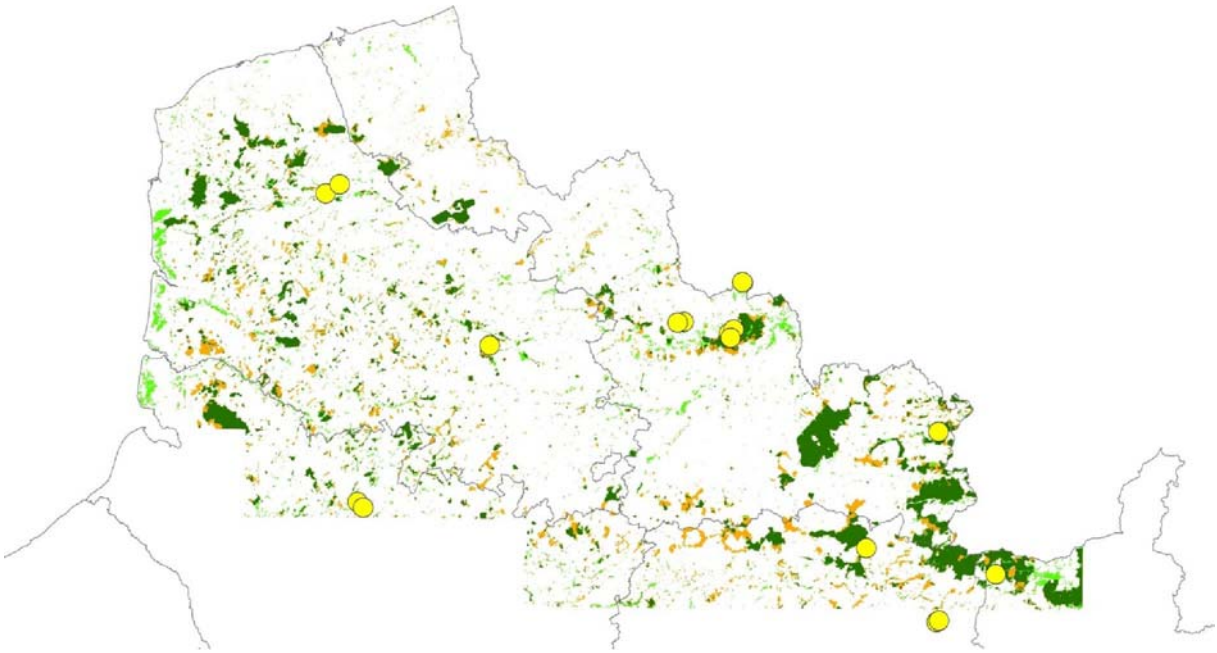


Figure 3.1 : Localisation des 16 sites échantillonnés.

3.1.2 - Installation des placettes – Inventaires

Une nouvelle campagne de terrain a été organisée à l'automne 2013. Les placettes ont été matérialisées sur le terrain par des piquets de bois, et localisées par GPS. Un premier prélèvement de sol a été réalisé (litière et 0-5 cm séparément, en 16 points par placette -4 arbres x 4 prélèvements autour de chaque arbre-).

3.1.2.1 - Inventaires dendrométriques et floristiques – Deuxième prélèvement de sol

Une campagne de terrain au printemps 2014 a permis la réalisation des inventaires dendrométriques et floristiques dans l'ensemble des placettes, ainsi qu'un second prélèvement de sol selon un protocole identique au précédent (sans reprélever au même endroit).

3.1.2.2 - Inventaire floristique

Les rélevés ont été faits sur une surface carrée de 400 m^2. La liste complète des espèces phanérogamiques et des mousses terricoles présentes a été dressée. Les relevés ont été faits par 2 observateurs travaillant de concert. Une note d'abondance-dominance a été attribuée à chaque espèce dans 3 strates : arborescente (arbres dominants et dominés), arbustive (ligneux de plus 30 cm, jusqu'au sous-étage compris) et herbacée (ligneux de moins de 30 cm, toutes espèces herbacées ou muscinales terricoles), selon l'échelle suivante, identique à celle utilisée dans le réseau Renecofor :

· R: rare (4 individus ou touffes au maximum, pour 400m²),
· +: quelques plantes (40 individus ou touffes au maximum),
· 1: plus de 40 individus ou touffes et recouvrement inférieur ou égal à 5%,
· 2: 5 à 25% de recouvrement,
· 3: 25 à 50% de recouvrement,
· 4: 50 à 75% de recouvrement,
· 5: 75 à 100% de recouvrement.

Inventaire dendrométrique

On a mesuré la circonférence à 1m30 et noté l'essence de tous les arbres de plus de 22,5 cm de diamètre dans une placette de 1000 m^2. Dans une sous-placette de 400 m^2, ce sont tous les arbres de plus de 2,5 cm de diamètre qui ont été mesurés et identifiés.

Cette campagne de terrain a servi de support à un stage L3 de l'ENS-Lyon (Avril Weinbach, 2014).

3.2 - Echantillonnage et analyse du sol et des litières et caractérisation moléculaire de la flore fongique associée, à partir de l'ADN environnemental

3.2.1 - Echantillonnage du matériel environnemental

Dans chacune des sous-placettes de 100 m^2, au cours des 2 campagnes d'échantillonnage (automne 2013 et printemps 2014), un échantillonnage systématique de l'horizon superficiel du sol (0-5 cm, hors litière), et de la litière foliaire supérieure, a été réalisé par le prélèvement de 4 échantillons, à la bêche, à 50-100 cm du tronc de l'arbre (N, S, E, W) ou des arbres, sélectionné(s) (essence à ectomycorrhizes, soit ici hêtre ou chênes presque exclusivement). En chacun des quatre points d'échantillonnage du sol, nous avons découpé un bloc de 10 cm x 10 cm x 5 cm de profondeur. La litière en surface de ce bloc a été prélevée et séparée du sol, puis conditionnée dans un sac plastique pour les expériences de biologie moléculaire, au laboratoire. Ainsi, pour chaque sous-placette (4 échantillons dans 100 m^2), nous avons rassemblé toute la litière prélevée dans un même sac (échantillon composite). Puis les 4 échantillons de sol ont été prélevés et soigneusement mélangés sur une bâche, tamisés à 3 mm, et un sous-échantillon a été conditionné dans un tube de 15 ml pour les approches de biologie moléculaire.

Dans le reste du sol tamisé, un volume d'environ 100 ml a été prélevé. Les 4 sous-échantillons de 100 ml ont été regroupés dans un même sac (4 x 100ml) pour analyses physico-chimiques.

3.2.2 - Extraction des ADN métagénomiques et amplification des barcodes fongiques

Tous les échantillons ont été stockés à -20°C avant traitement. Les litières ont été séchées et broyées. Le sol (400 ml pour analyse) a également été séché. Pour ces échantillons composites, les ADN génomiques ont été extraits des litières (broyées) et des sols (congelés) à l'aide du Kit FastDNA Spin Kit for soil (MP Biomedical) en suivant les recommandations du fabriquant. Une étape de lavage des ADN à la guanidine thyocyanate a été rajoutée pour améliorer la qualité de l'extraction.
Les régions ITS (bar-code) des ADN fongiques extraits des sols et litières ont été amplifiées et séquencées à haut débit par la technologie NGS (Next Generation Sequencing) à l'aide des amorces PCR ITS1F/ITS2 (Figure 3.2). À la suite de cette opération un traitement bio-informatique a été réalisé sur ces données afin de comparer les régions ITS séquencées à une base de données moléculaires (UNITE). Le fragment ITS, plus précisément le fragment ITS-1, a été utilisé pour la détermination de la plupart des phylums fongiques qui nous intéressent. Cette opération permet l'identification d'OTUs (unités taxonomiques opérationnelles) ; une OTU est un regroupement d'individus d'une ou plusieurs espèces dont les séquences (ITS) présentent une similitude de plus de 97,5%. Cependant de nombreux biais sont attachés à cette technologie, et le nombre de "reads" ou "lectures" (nombre de répétitions d'une même OTU) dans une placette donnée ne peut être perçu comme un proxy de son abondance au sein de cette placette. De ce fait ces données ont été codées et analysées en présence-absence.

Les extractions d'ADN, amplification PCR des barre-codes fongiques (ITS) et le séquençage haut débit ont été gérés par l'INRA de Nancy (Unité Interactions Arbres-Micro-organismes). L'unité IAM a également réalisé le traitement bio-informatique des données. Les deux saisons d'échantillonnage ont été traitées indépendamment (148 échantillons).

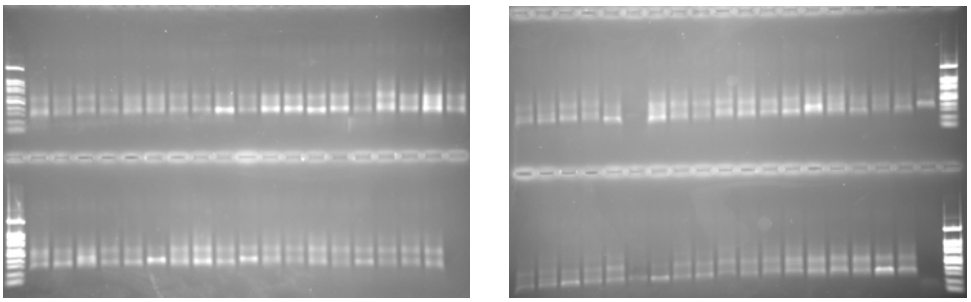


Figure 3.2 : Illustration des gels d'électrophorèse révélant l'amplification des régions ITS fongiques obtenue à partir des 74 échantillons d'automne.

3.2.3 – Analyse physico-chimique des sols et litières

Les sols ont été analysés à l'INRA d'Arras, pour les paramètres suivants :

catégorie	variable analysée	codage dans les analyses	utilisée en ACP
texture	argile (%)	A	X
	limons fins (%)	Lf	
	limons grossiers (%)	Lg	
	limons totaux (%)	L (=Lf+Lg)	X
	sables fins (%)	Sf	
	sables grossiers (%)	Sg	
	sables totaux (%)	S (=Sf+Sg)	X
matière organique et phosphore	carbone (%)	C	X
	azote (%)	N	X
	carbone/azote	C.N (=C/N)	X
	phosphore total (extraction HF, P_2O_5 en %)	Ptot	X
	phosphore disponible (méthode Duchaufour, fraction acide, P_2O_5 en %)	Pda	X
	phosphore disponible (méthode Duchaufour, fraction basique, P_2O_5 en %)	Pdb	X
	phosphore disponible (méthode Duchaufour, total, P_2O_5 en %)	Pd (=Pda+Pdb)	X
acidité	pH eau	pHe	X
	pH KCl	pHKCl	X
éléments minéraux échangeables, extraction à la cobaltihexamine	capacité d'échange cationique (cmol+/kg)	CEC	X
	calcium échangeable (cmol+/kg)	Ca	X
	magnésium échangeable (cmol+/kg)	Mg	X
	potassium échangeable (cmol+/kg)	K	X
	sodium échangeable (cmol+/kg)	Na	X
	manganèse échangeable (cmol+/kg)	Mn	X
	fer échangeable (cmol+/kg)	Fe	X
	aluminium échangeable (cmol+/kg)	Al	X
	protons échangeables (cmol+/kg)	H	X
	taux de saturation en bases (%)	S.T	X

Tableau 3.I : Paramètres physico-chimiques des sols analysés.

Le taux de saturation en bases a été calculé comme le ratio :

$$S/T = 100 * (Ca+Mg+K+Na) / (Ca+Mg+K+Na+Mn+Fe+Al+H)$$

Chaque échantillon de litière foliaire a été analysé au laboratoire d'analyse végétale de l'INRA de Bordeaux pour le carbone, l'azote, le phosphore, le potassium, le calcium, la cellulose (codée « cell » dans les analyses) et la lignine (« lign ») ainsi que l'α-cellulose (« acell »). On a calculé le ratio carbone/azote (« C.N »).

3.3 – Analyse des données

Nous ne présentons ici qu'une partie des résultats obtenus, afin de rester dans les limites de longueur imparties au rapport. Nous avons choisi de présenter les résultats les plus pertinents par rapport aux questions posées initialement, ceux concernant les différences entre forêts anciennes et récentes de richesse et de composition des communautés de flore vasculaire et de champignons, de composition des peuplements et de chimie des sols.

Pour chacun de ces paramètres, nous avons effectué une analyse multivariable du tableau croisant les relevés et la présence-absence des espèces (pour l'analyse de la flore vasculaire), la présence-absence des OTUs (pour l'analyse des champignons), le pourcentage de surface terrière des arbres (pour l'analyse des peuplements), les variables physico-chimiques (pour les sols et les litières).

Les premières analyses ont montré que l'effet site était prépondérant dans toutes les analyses, ce qui était attendu, et que deux sites (653 et 2626, 4 placettes) se séparaient fortement des 14 autres, pour la flore, les champignons, et la composition chimique du sol. La figure ci-dessous le montre pour la flore. Il apparaît que ces deux sites se distinguent en raison de pH nettement plus élevés, et de substrat plus nettement calcaires. Nous avons donc décidé, dans une seconde étape, de refaire les mêmes analyses en enlevant ces deux sites, et en conservant donc 14 sites et 33 placettes (9 paires et 5 triplets).

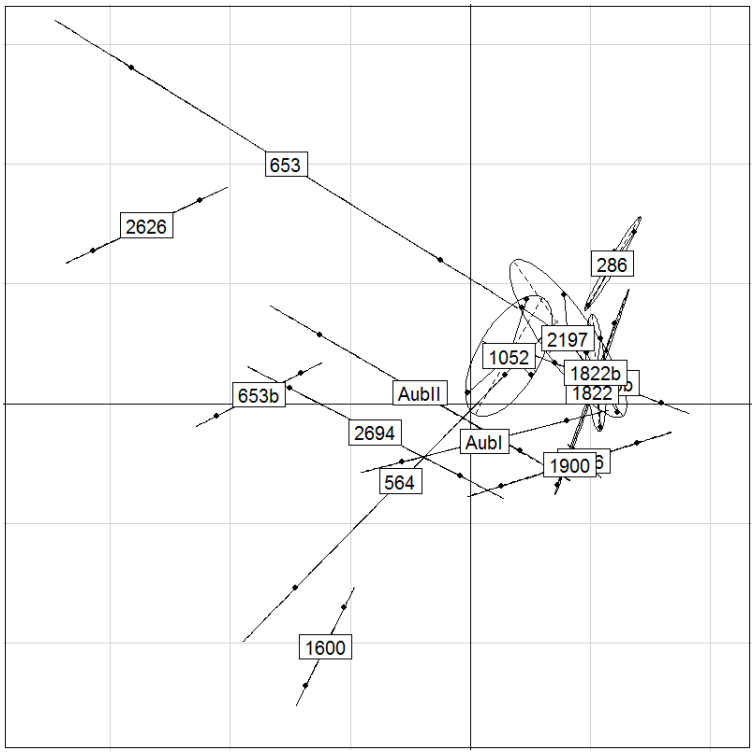


Figure 3.3 : Analyse factorielle des correspondances (AFC) des relevés floristiques (sans prise en compte de l'effet site). Le numéro est celui du site. Les points sont les placettes (2 ou 3 par site). Plan des axes 1 et 2.

Afin d'éliminer l'effet site dans les sites retenus, nous avons effectué des analyse multivariables intra-site (fonction wca de la librairie R ade4).

Pour l'analyse floristique multivariable, seules les espèces rencontrées dans au moins 2 relevés ont été conservées.
Pour les champignons, on a fusionné les deux saisons échantillonnées en faisant, pour chaque OTU, la somme des nombres de reads observés aux deux dates. Une première analyse a en effet montré que l'effet date, même s'il était significatif, n'interagissait pas avec l'effet de l'ancienneté. Puis seules les OTUs rencontrées dans au moins 3 relevés ont été conservées, quel que soit le nombre de répétitions (nombre de reads) de l'OTU.
Les pourcentages de surface terrière de chaque essence dans l'inventaire dendrométrique ont été transformés par une transformation arcsin o racine carrée avant analyse.

L'effet de l'occupation ancienne a été testé sur les 5 premiers axes des analyses multivariables, par une analyse de variance, avec l'effet occupation en deux classes (forêt ancienne ou forêt récente) et l'effet site en variable aléatoire.

Afin de comparer les forêts récentes proches et éloignées, des analyses de variance des positions sur les axes en fonction de l'occupation ancienne en 3 classes (forêt ancienne, forêt récente proche, forêt récente éloignée) ont été réalisées sur le sous-ensemble des 5 sites contenant un triplet de placettes (15 placettes au total) et on a testé le contraste entre forêt récente proche et éloignée au sein de ces analyses.

3.4 – Résultats

Richesse spécifique (diversité « alpha »)

On a identifié au total 130 espèces végétales dans les 33 placettes retenues. On a observé en moyenne 26,0 espèces vasculaires par relevé (hors les quatre placettes sur sol calcaire). On n'observe pas de différences significatives entre forêts anciennes et récentes pour le nombre d'espèces vasculaires par relevé, au total ou par strate. Il apparaît juste une tendance à plus d'espèces dans la strate arbustive en forêt récente : 4,8 espèces par relevé en moyenne, contre 3,6 en forêt ancienne (p=0,11).

On a identifié au total 3160 OTUs (hors les deux sites calcaires), 2469 dans la litière et 2331 dans le sol (soit 1640 communs aux deux couches). 345 de ces 3160 OTUs sont identifiées comme taxons mycorhiziens.

Pour les champignons, on observe 930 OTUs en moyenne par placette, 642 dans la litière et 467 dans le sol. La différence de richesse entre litière et sol est très significative. Il n'y a pas de différence significative du nombre d'OTUs par placette entre les forêts anciennes et les forêts récentes, que ce soit dans la litière ou dans le sol.

Par contre, la séparation entre taxons mycorhiziens et non mycorhiziens montre des différences de richesse entre forêts anciennes et récentes. Globalement, les taxons non ectomycorhiziens dominent. Que ce soit dans les litières ou les sols, les taxons mycorhiziens sont plus nombreux dans les forêts anciennes que dans les forêts récentes (tableau ci-dessous). Ces différences sont faiblement significatives (P=0,03 pour les litières, P=0,07 pour les sols, P=0,06 pour les deux regroupés). Les taxons non ectomycorhiziens montrent des réponses différentes à l'ancienneté selon l'horizon du sol : dans les litières, ils sont plus nombreux dans les forêts anciennes, comme les taxons mycorhiziens. Par contre, dans les sols, les taxons non mycorhiziens sont plus nombreux en forêt récente qu'en forêt ancienne. Mais ces différences, pour les taxons non mycorhiziens, ne sont pas significatives.

	litière	sol	litière et sol fusionnés
taxons ectomycorhiziens	**20,4 / 14,8** / 17,6	**66,4 / 56,1** / 61,3	72,4 / 62,1 / 67,3
taxons non ectomycorhizien	636,1 / 612,2 / 624,1	396,4 / 415,5 / 405,9	861,1 / 864,8 / 863,0
richesse totale	656,4 / 626,9 / 641,7	462,8 / 471,5 / 467,2	933,6 / 927,0 / 930,3

Tableau 3.II : Richesse en OTUs par placette. Le premier chiffre indique la richesse en forêt ancienne, le second en forêt récente et le dernier dans l'ensemble des placettes. Dans les triplets de placettes, les deux sites de forêt récente sont moyennés avant le calcul des moyennes générales, afin que ces triplets aient le même poids que les paires dans les calculs de moyennes.

Dans les sols, le pourcentage de taxons mycorhiziens au sein de la communauté est donc plus élevé en forêt ancienne (14,4% des OTUs) qu'en forêt récente (11,9% des OTUs). La différence est significative (P=0,004) dans une analyse de variance avec effet site aléatoire et transformation des pourcentages par arc sinus o racine carrée. Il n'y a pas de différence selon l'éloignement de la forêt récente.

	litière	sol	litière et sol fusionnés
pourcentage de taxons ectomycorhiziens	3,0 / 2,3 / 2,6	14,4 / 11,9 / 13,2	7,7 / 6,7 / 7,2

Tableau 3.III : Proportion de taxons mycorhiziens dans la litière ou le sol et selon l'ancienneté (forêt ancienne/récente/total), en %.

Flore herbacée

Il apparaît un fort effet de l'occupation ancienne du sol sur la composition des communautés herbacées, comme le montre l'analyse multivariable.

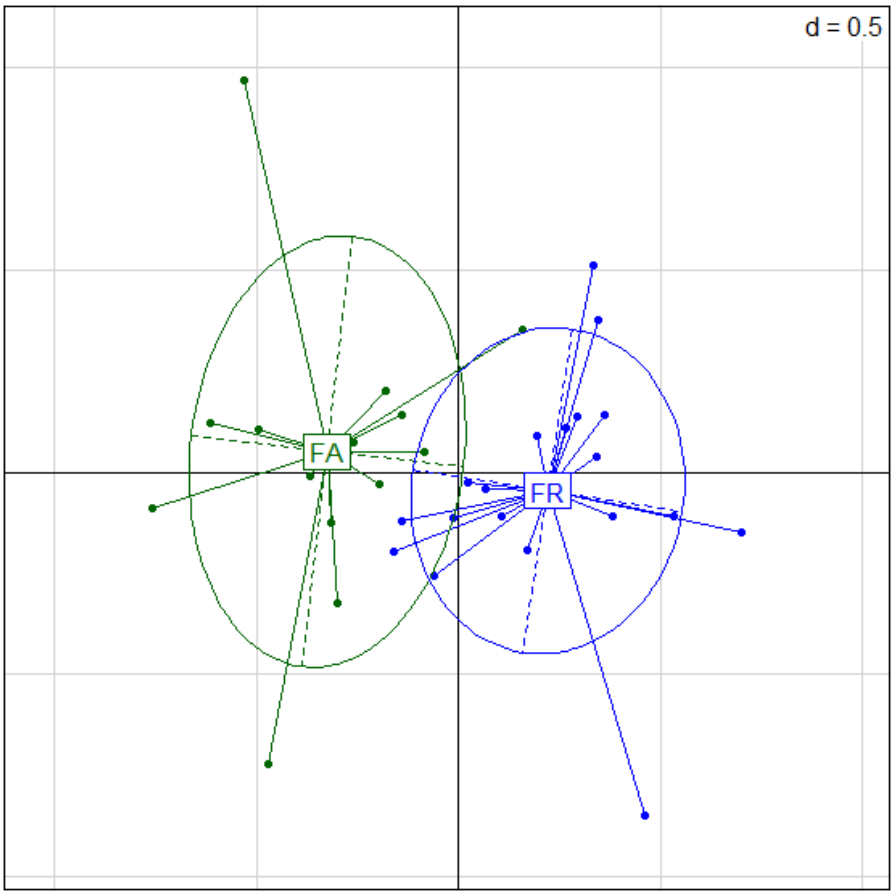


Figure 3.4 : AFC intra-site de la flore. Axes 1 (horizontal) et 2 (vertical). Espèces présentes au moins dans deux relevés (placettes). 33 placettes x 87 espèces, présence-absence. Le F de l'analyse de variance de l'effet histoire sur l'axe 1 -avec prise en compte d'un effet site aléatoire- est de 43,8 ($P=3,2.10^{-6}$). La variance intra-site représente 42,3% de la variance totale. L'axe 1 représente 5,0% de la variance totale. L'effet histoire représente 57% de la variance de l'axe 1.

Dans les 5 triplets échantillonnés (15 placettes), les forêts récentes proches ont une composition en espèces plus semblable à celle des forêts anciennes que les forêts récentes éloignées, mais la différence entre ces deux types de forêts récentes n'est pas significative (P>0,1), sans doute en raison d'un effectif de placettes trop faible.

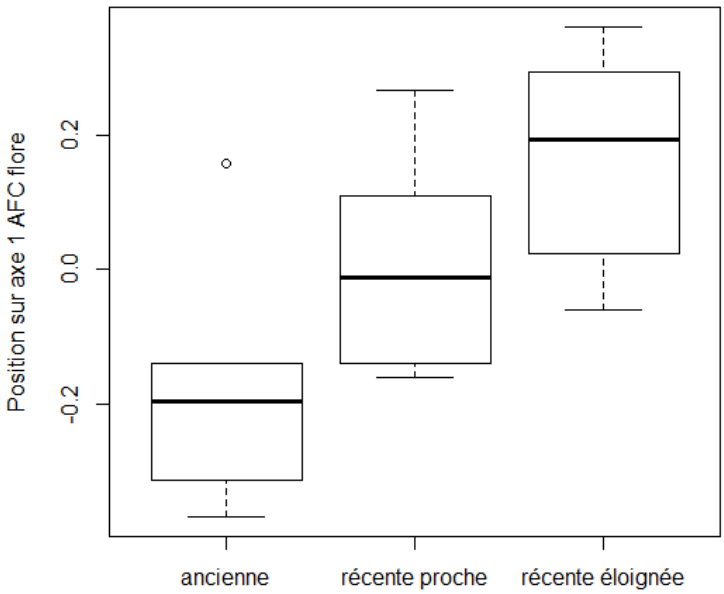


Figure 3.5 : Boxplot de la position sur l'axe 1 de l'AFC intra-site précédente du sous-ensemble des 15 placettes organisées en triplets (5 sites), selon l'histoire d'utilisation du sol et l'éloignement de la forêt récente à la forêt ancienne.

Corrélation des espèces avec l'ancienneté : position sur l'axe 1

Le tableau suivant indique la position des espèces le long de l'axe 1 de l'analyse factorielle des correspondances intra-site précédente (33 relevés). Seules les espèces présentes dans au moins trois relevés sont indiquées. Les espèces du début de la liste, aux coordonnées négatives, apparaissent dans les relevés de forêt ancienne, et celle de la fin de la liste, aux coordonnées positives, sont présentes dans les relevés de forêt récente.

Espèce	Fréquence	Position AFC1
Dicranella heteromalla (Hedw.) Schimp.***	9	-0,71
Prunus serotina Ehrh.	4	-0,66
Pteridium aquilinum (L.) Kuhn***	12	-0,60
Molinia caerulea (L.) Moench***	4	-0,56
Convallaria majalis L.	6	-0,56
Veronica montana L.	3	-0,55
Luzula pilosa (L.) Willd.***	7	-0,53
Anemone nemorosa L.***	9	-0,52
Malus sylvestris Mill.	3	-0,49
Quercus petraea Liebl.***	6	-0,46
Moehringia trinervia (L.) Clairv.	3	-0,42
Oxalis acetosella L.***	14	-0,41

Espèce	Fréquence	Position AFC1
Polytrichastrum formosum (Hedw.) G.L.Sm.[***]	12	-0,34
Ajuga reptans L.	3	-0,30
Carex pilulifera L.[***]	16	-0,30
Juncus effusus L.	12	-0,29
Agrostis stolonifera L.	7	-0,29
Carpinus betulus L.[***]	26	-0,27
Milium effusum L.[***]	18	-0,27
Deschampsia cespitosa (L.) P.Beauv.[***]	15	-0,26
Lamium galeobdolon (L.) L.[***]	14	-0,26
Ilex aquifolium L.	10	-0,25
Stellaria holostea L.[***]	4	-0,21
Atrichum undulatum (Hedw.) P.Beauv.[***]	19	-0,17
Teucrium scorodonia L.	5	-0,17
Prunus avium (L.) L.[*** (FR)]	7	-0,13
Fraxinus excelsior L.[*** (FR)]	17	-0,13
Carex remota L.[***]	9	-0,12
Polygonatum multiflorum (L.) All.	10	-0,08
Sorbus aucuparia L.[***]	21	-0,07
Mnium hornum Hedw.	21	-0,05
Rubus fruticosus L.[***]	32	-0,04
Acer pseudoplatanus L.	30	-0,03
Hyacinthoides non-scripta (L.) Chouard ex Rothm.[***]	13	0,00
Lonicera periclymenum L.[***]	28	0,00
Dryopteris dilatata (Hoffm.) A.Gray	8	0,01
Dryopteris carthusiana (Vill.) H.P.Fuchs[***]	24	0,01
Quercus robur L.[***]	30	0,01
Fagus sylvatica L.[***]	21	0,02
Castanea sativa Mill.	5	0,09
Frangula dodonei Ard.	9	0,10
Corylus avellana L.[*** (FA)]	27	0,10
Populus tremula L.	3	0,10
Geranium robertianum L.[***]	3	0,11
Holcus mollis L.	11	0,12
Hedera helix L.[**]	15	0,13
Betula pendula Roth[*** (FA)]	13	0,14
Athyrium filix-femina (L.) Roth[*** (FA)]	21	0,15
Kindbergia praelonga (Hedw.) Ochyra	8	0,18
Galium aparine L.[***]	6	0,19
Viola reichenbachiana Jord. ex Boreau	4	0,20
Mercurialis perennis L.	5	0,21
Prunus spinosa L.[***]	3	0,22
Circaea lutetiana L.	15	0,25
Galeopsis tetrahit L.	16	0,26

Espèce	Fréquence	Position AFC1
*Sambucus nigra L.***	3	0,29
*Fissidens taxifolius Hedw.** (FA)	3	0,31
*Carex sylvatica Huds.*** (FA)	9	0,31
*Rubus idaeus L.*** (FA)	8	0,32
Poa trivialis L.	8	0,37
*Brachypodium sylvaticum (Huds.) P.Beauv.****	3	0,38
*Geum urbanum L.****	7	0,52
Dryopteris filix-mas (L.) Schott	13	0,55
Festuca gigantea (L.) Vill.	4	0,55
Eurhynchium striatum (Schreb. ex Hedw.) Schimp.	13	0,58
Plagiomnium undulatum (Hedw.) T.J.Kop.	5	0,66
*Glechoma hederacea L.****	4	0,66
*Arum maculatum L.****	5	0,70
*Crataegus monogyna Jacq.****	9	0,78
*Viburnum opulus L.**	6	0,81
Silene dioica (L.) Clairv.	3	0,83
Alnus glutinosa (L.) Gaertn.	4	0,88
*Calamagrostis epigejos (L.) Roth****	3	0,95
Stachys sylvatica L.	4	1,14

Tableau 3.IV : position des espèces le long de l'axe 1 de l'analyse factorielle des correspondances intra-site précédente (33 relevés). On a indiqué le nombre de relevés, sur les 33, où l'espèce est présente et sa position sur l'axe 1 (AFC1). Les étoiles sont issues du tableau en annexe (voir chapitre 4 plus bas) et permettent de juger de la cohérence de la liste des espèces observées dans notre échantillon en forêts anciennes ou récentes avec la liste établie régionalement.

On retrouve bien, malgré l'échantillon restreint, des espèces caractéristiques de la forêt ancienne du côté négatif : muguet, luzule poilue, anémone des bois, oxalide, laiche à pilules, lamier jaune, bugle rampant, laiche espacée, millet diffus, fougère aigle, véronique des montagnes. Mais on en trouve aussi quelques-unes du côté positif, dans les forêts récentes, telle que *Carex sylvatica* ou, dans une moindre mesure, *Brachypodium sylvaticum*. Cette dernière espèce est d'ailleurs parfois notée dans la littérature comme espèce de forêt récente. Globalement, la liste des espèces trouvées dans cet échantillon restreint de sites est cohérente avec celle qui a été établie à l'échelle de l'ensemble de la région à partir des données Ifn (voir chapitre 4 plus bas, et annexe). Elle est plus cohérente pour les espèces de forêts anciennes que récentes, ce qui est classique.

En fait, ce qui distingue ces deux types de forêts est plus la proportion d'espèces acidiphiles et nitrophiles. On le confirme en calculant les valeurs indicatrices pour l'azote et l'acidité d'Ellenberg pour chaque relevé (espèces en présence-absence, mousses et strate des arbres exclues du calcul). Dans les forêts récentes, on trouve plus d'espèces nitrophiles (P=0,02, selon une analyse de variance avec le facteur ancienneté -2 classes- en effet fixe et le site -14 sites- en effet aléatoire) et plus d'espèces neutrophiles (P=0,04) que dans les forêts anciennes.

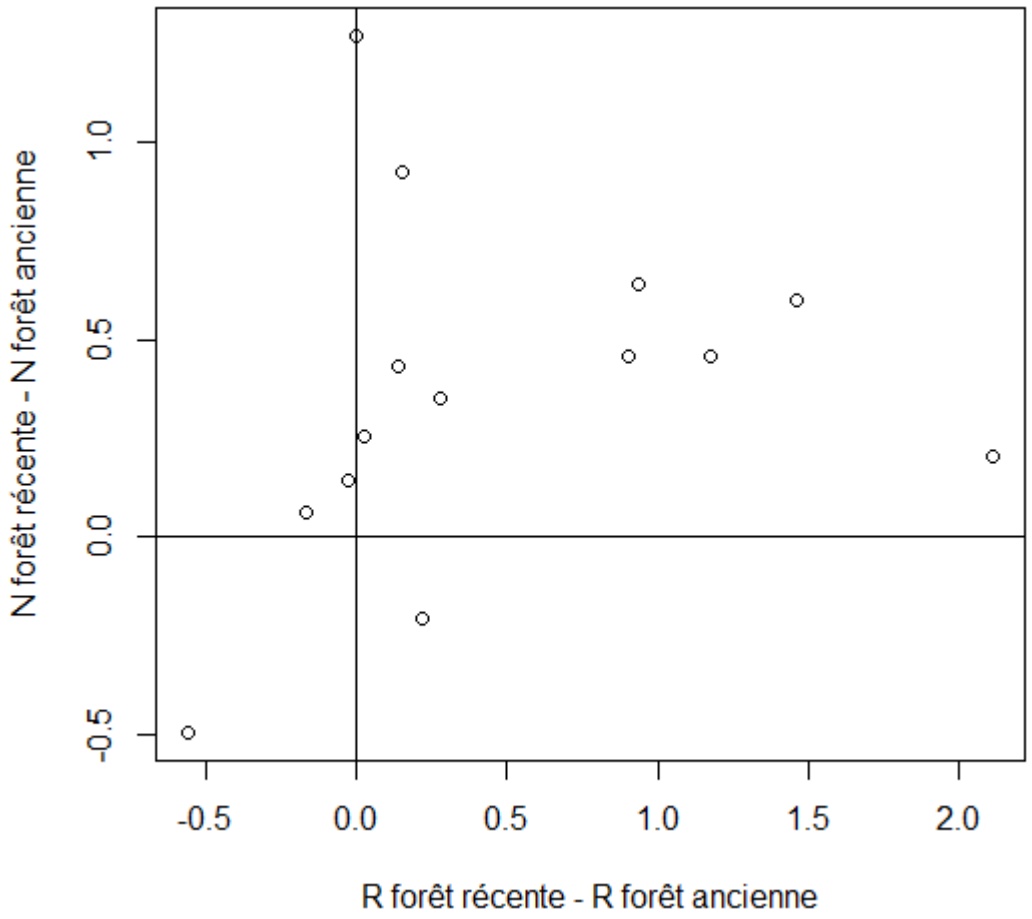


Figure 3.6 : Différence entre les valeurs moyennes des valeurs indicatrices d'Ellenberg pour l'acidité (axe horizontal) et pour la disponibilité en azote (axe vertical) entre les relevés de forêt récente et de forêt ancienne, au sein de chaque paire. Un point représente une paire.

Les différences sont relativement élevées : +0,34 pour la valeur indicatrice pour l'azote en forêt récente par rapport à la forêt ancienne, et +0,38 pour l'acidité. Il n'apparaît pas de différence ni pour la valeur indicatrice de l'humidité du sol, ni pour celle de la lumière.

Champignons des litières

L'AFC intra-site des OTUs des litières montre un effet très net de l'histoire de l'occupation du sol sur la composition en taxons des litières (figure ci-dessous) : les deux modalités FA et FR se séparent nettement sur l'axe 1 de l'AFC intra-site (F=49,5).

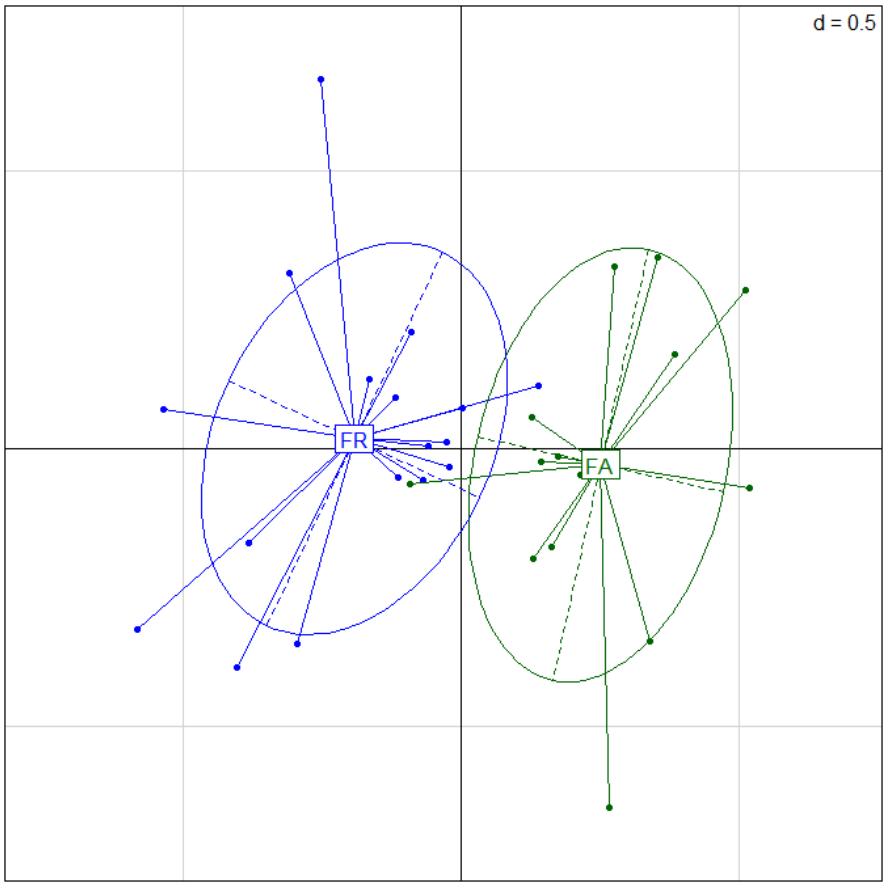


Figure 3.7 : AFC intra-site des OTUs des litières dans 33 placettes (14 sites). On n'a retenu que les OTUs présentes dans au moins 3 sites (au nombre de 1751). Le F de l'analyse de variance de l'effet histoire sur l'axe 1 -avec prise en compte d'un effet site aléatoire- est de 49,5 ($P=6{,}8.10^{-8}$). La variance intra-site représente 48,8% de la variance totale. L'axe 1 représente 3,9% de la variance totale. L'effet histoire représente 60% de la variance de l'axe 1.

Champignons du sol

L'AFC intra-site des OTUs des sols montre une différence significative de composition en taxons dans le sol en fonction de l'ancienneté (figure ci-dessous), mais plus faible que pour la litière (F=9,9).

Pour les litières comme pour les sols, les forêts récentes proches et éloignées ne se séparent pas sur l'axe 1.

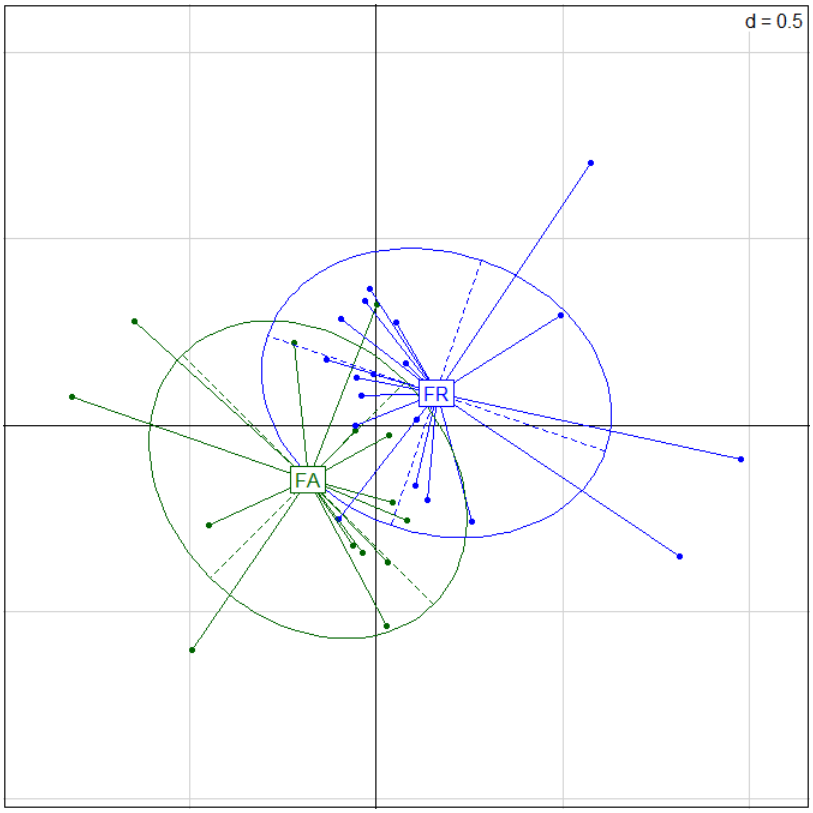


Figure 3.8 : AFC intra-site des OTUs des **sols** dans 33 placettes (14 sites). On n'a retenu que les OTUs présentes dans au moins 3 sites (1418). Le F de l'analyse de variance de l'effet histoire sur l'axe 1 -avec prise en compte d'un effet site aléatoire- est de 9,9 ($P=3,6.10^{-3}$). La variance intra-site représente 49,9% de la variance totale. L'axe 1 représente 4,8% de la variance totale. L'effet histoire explique 22% de la variance de l'axe 1.

OTUs caractéristiques

Par un test de McNemar utilisant la variante du "mid-p" (Fagerland *et al*., 2013) de comparaison des fréquences de présence des OTUs en forêt ancienne et récente, on identifie dans la litière 1 taxon ectomycorhizien (0,8% des 126 taxons ectomycorhiziens des litières) et 60 taxons non-ectomycorhiziens (2,7% des 2214 taxons non-ectomycorhiziens des litières) qui répondent significativement à l'ancienneté par leur présence/absence. Les taxons non ectomycorhiziens répondent donc proportionnellement plus que les taxons mycorhiziens (3,5 fois plus). Dans les sols, ce sont 3 taxons mycorhiziens (1,1% des 282 taxons mycorhiziens des sols) et 48 taxons non-mycorhiziens (2,4% des 1981 taxons non-mycorhiziens des sols) qui répondent significativement à l'ancienneté. Les taxons non ectomycorhiziens répondent donc là encore proportionnellement plus que les taxons mycorhiziens (2,3 fois plus).

	réponse significative à l'ancienneté	non-réponse à l'ancienneté
ectomycorhiziens	1,0% (4)	99,0% (404)
non ectomycorhiziens	2,6% (108)	97,4% (4 087)

Tableau 3.V : Nombre de taxons (OTUs) répondant à l'ancienneté de façon significative

Sur les 4 taxons mycorhiziens qui répondent en fréquence de présence, tous préfèrent les forêts anciennes. Parmi les 60 taxons non-ectomycorhiziens qui répondent à l'ancienneté dans les litières, 78,3% préfèrent les forêts récentes. Et parmi les 48 non-ectomycorhiziens qui répondent à l'ancienneté dans les sols, 81,3% préfèrent les forêts récentes. En résumé, les taxons non-mycorhiziens, quand ils répondent à l'ancienneté, le font plus souvent par une préférence pour les forêts récentes. Cette préférence est la même dans la litière ou le sol. Les mycorhiziens, même s'ils sont peu à répondre, montrent une préférence inverse.

Analyse physico-chimique des sols

Les horizons superficiels du sol des deux types de forêts ont des compositions chimiques très significativement différentes. Cette différence s'exprime dès l'axe 1 de l'analyse en composantes principales (figure ci-dessous).

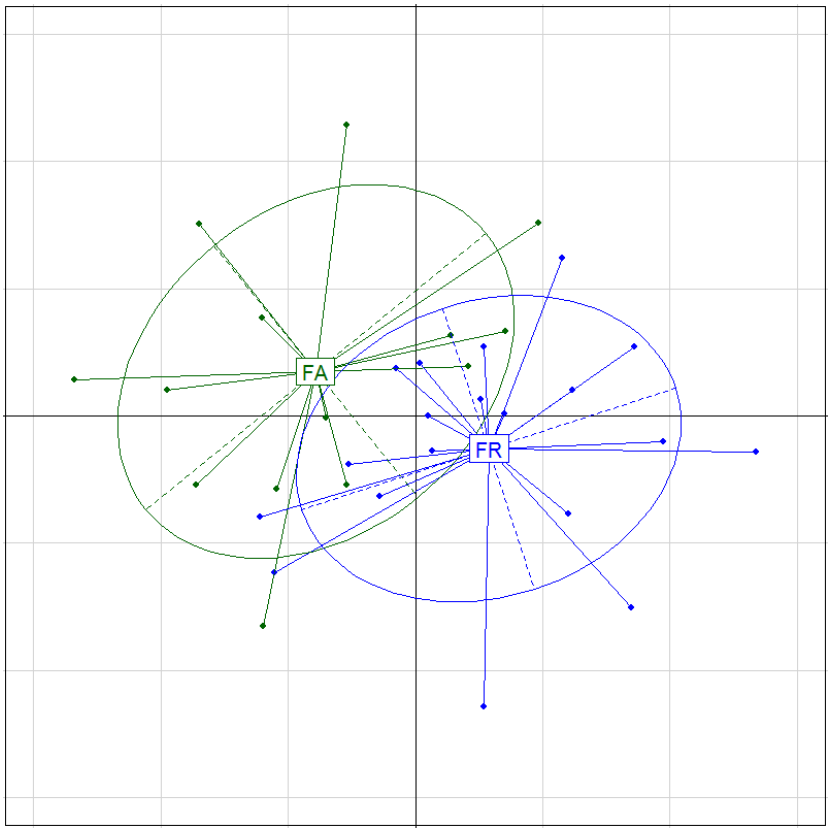


Figure 3.9 : Analyse en composantes principales (ACP) intra-site des variables sol (33 placettes, 22 variables). Le F de l'analyse de variance de l'effet histoire sur l'axe 1 -avec prise en compte d'un effet site aléatoire- est de 13,4 ($P=1,8.10^{-3}$). La variance intra-site ne représente que 16,1% de la variance totale. L'axe 1 représente 6,8% de la variance totale. L'effet histoire représente 28% de la variance sur cet axe.

On voit sur le graphique des variables de l'ACP (figure ci-dessous) et dans le tableau des valeurs moyennes (ci-dessous) que les paramètres qui discriminent les forêts récentes et anciennes sont principalement ceux liés à l'acidité du sol et à sa richesse chimique : les sols des forêts anciennes ont des pH plus bas, un C/N plus élevé, des teneurs en matière organique plus élevée, des concentrations en aluminium et fer échangeables plus élevées, un taux de saturation en bases et des teneurs en calcium échangeables plus bas que les sols des forêts récentes.

Il n'apparaît pas de différences significatives entre forêts anciennes et récentes pour le phosphore, quelle que soit la fraction analysée.

Les positions sur l'axe 1 des forêts récentes proches et éloignées sont identiques.

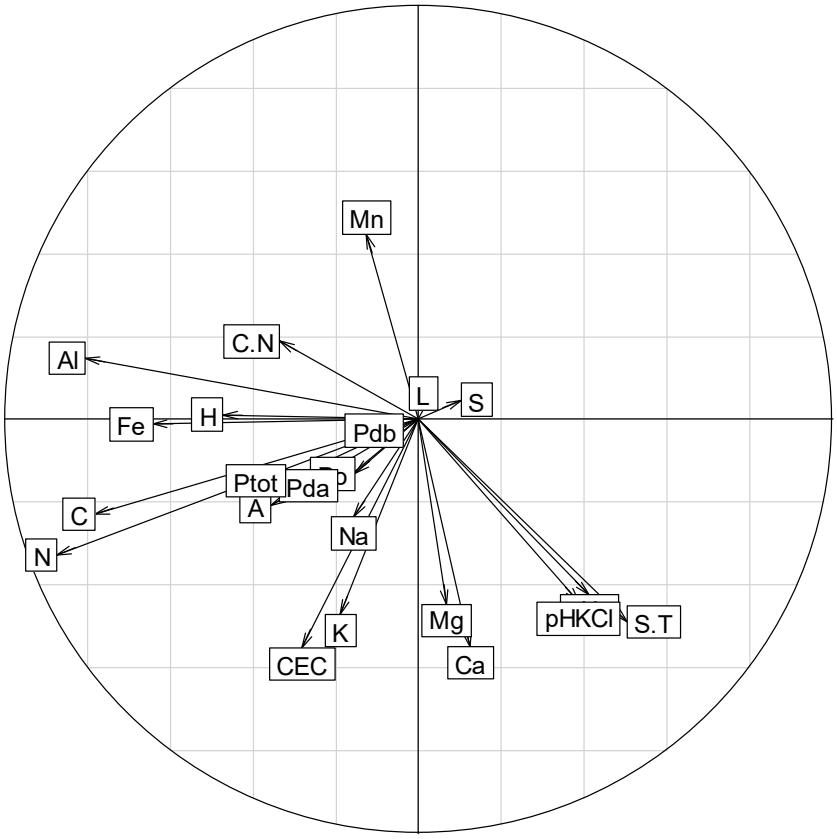


Figure 3.10 : Plan des variables de l'ACP intra-site des sols (33 placettes, 22 variables). Les coordonnées ont été multipliées par 1,6 pour améliorer la lisibilité de la figure.

catégorie	variable analysée	Forêt ancienne	Forêt récente	Signif.
texture	argile (%)	20,5	19,2	ns
	limons fins (%)	23,7	21,5	*
	limons grossiers (%)	26,9	26,2	ns
	limons totaux (%)	50,6	47,7	ns
	sables fins (%)	19,9	21,1	ns
	sables grossiers (%)	9,0	11,9	ns
	sables totaux (%)	28,9	33,1	(*)
matière organique et phosphore	carbone (%)	9,0	8,4	ns
	azote (%)	0,51	0,48	ns
	carbone/azote	17,4	17,0	*
	phosphore total (extraction HF, P_2O_5 en %)	0,12	0,12	ns
	phosphore disponible (méthode Duchaufour, fraction acide, P_2O_5 en %)	0,0069	0,0070	ns
	phosphore disponible (méthode Duchaufour, fraction basique, P_2O_5 en %)	0,015	0,015	ns
	phosphore disponible (méthode Duchaufour, total, P_2O_5 en %)	0,022	0,022	ns
acidité	pH eau	4,0	4,2	*
	pH KCl	3,2	3,4	*
éléments minéraux échangeables, extraction à la cobaltihexamine	capacité d'échange cationique (cmol+/kg)	9,6	9,2	ns
	calcium échangeable (cmol+/kg)	3,6	4,3	ns
	magnésium échangeable (cmol+/kg)	0,82	0,81	ns
	potassium échangeable (cmol+/kg)	0,42	0,44	ns
	sodium échangeable (cmol+/kg)	0,082	0,082	ns
	manganèse échangeable (cmol+/kg)	0,32	0,24	ns
	fer échangeable (cmol+/kg)	0,21	0,16	**
	aluminium échangeable (cmol+/kg)	3,8	2,8	**
	protons échangeables (cmol+/kg)	1,6	1,6	ns
	taux de saturation en bases (%)	41,8	49,3	**

Tableau 3.VI : Valeurs moyennes des paramètres physico-chimiques des sols en fonction de l'ancienneté de l'état boisé. La dernière colonne indique le résultat du test de l'effet ancienneté (effet fixe) dans une analyse de variance prenant en compte l'effet site comme variable aléatoire.

Analyse des litières

Les litières ne montrent pas de différence de composition chimique en fonction de l'ancienneté, sur aucun des 5 premiers axes de l'ACP intra-site.

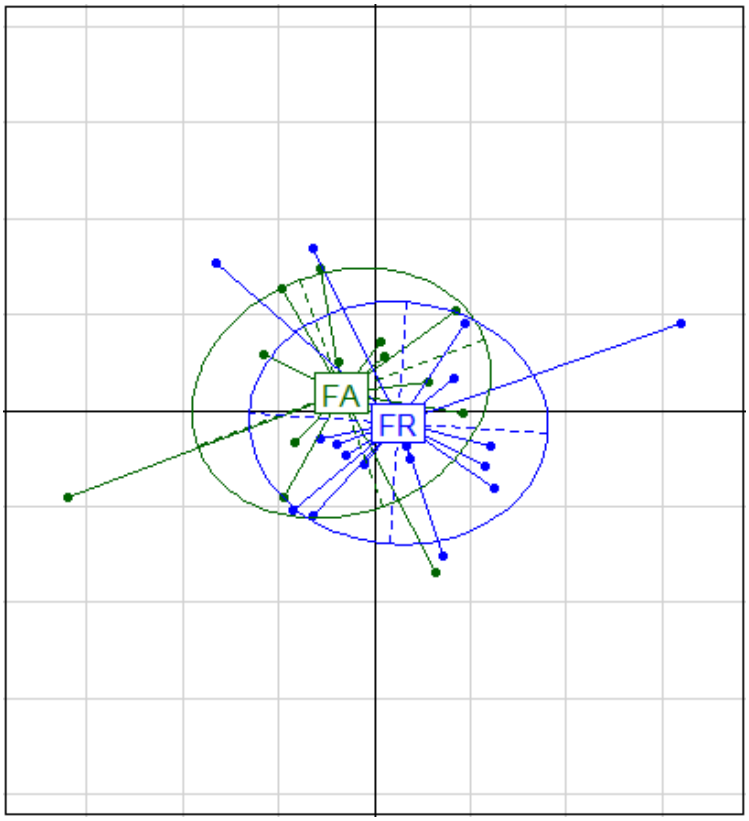


Figure 3.11 : ACP intra-site des variables chimiques de la litière (33 placettes, 10 variables). F=2,5. P=0,13. Avec effet aléatoire site. La variance intra-site représente 36,4% de la variance totale. L'axe 1 représente 11,6% de la variance totale. L'effet histoire représente 4,4% de la variance sur cet axe.

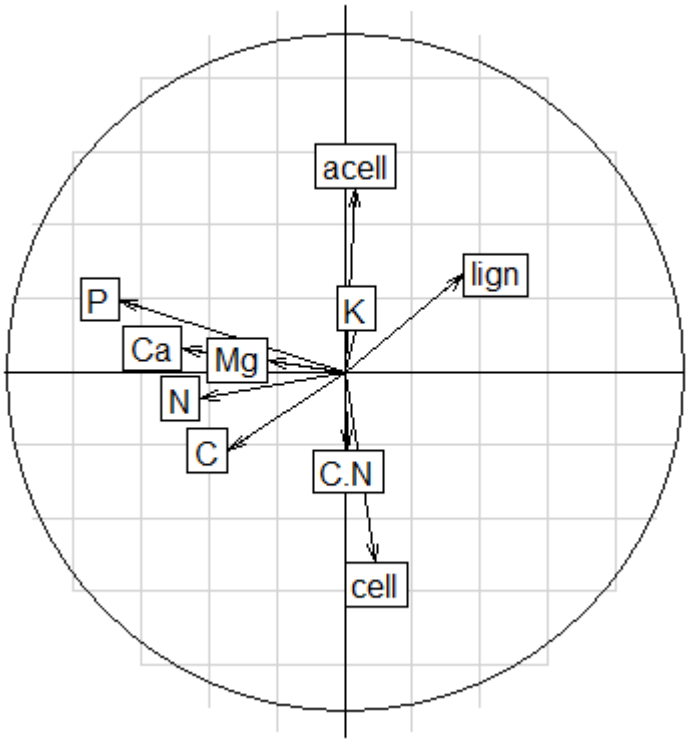


Figure 3.12 : Plan des variables de l'ACP intra-site de la composition chimique des litières (33 placettes, 10 variables).

Analyse des peuplements

On a globalement échantillonné des zones où les arbres ectomycorhiziens dominent. Mais ils sont un peu plus présents dans les forêts anciennes que dans les forêts récentes : 90,8% de la surface terrière en forêt ancienne, en moyenne, contre 82,7% en forêt récente. Cette différence n'est pas très grande, mais significative (P=0,008, F=9,0 selon une analyse de variance avec effet site aléatoire, sans les deux sites calcaires).

De plus, l'analyse en composantes principales de la composition en essences des peuplements montre une différence significative entre forêts anciennes et récentes sur les axes 2 et 3. Les forêts anciennes contiennent plus de hêtre, chêne sessile et noisetier et, secondairement, plus de charme, sorbier des oiseleurs et cerisier tardif, alors que les forêts récentes ont une part plus importante d'érable sycomore et de chêne pédonculé et, secondairement, d'aulne, de frêne et de bouleaux.

Les forêts récentes proches ont tendance à ressembler un peu plus aux forêts anciennes que les forêts récentes éloignées, mais la différence entre forêts récentes proches et éloignées n'est pas significative.

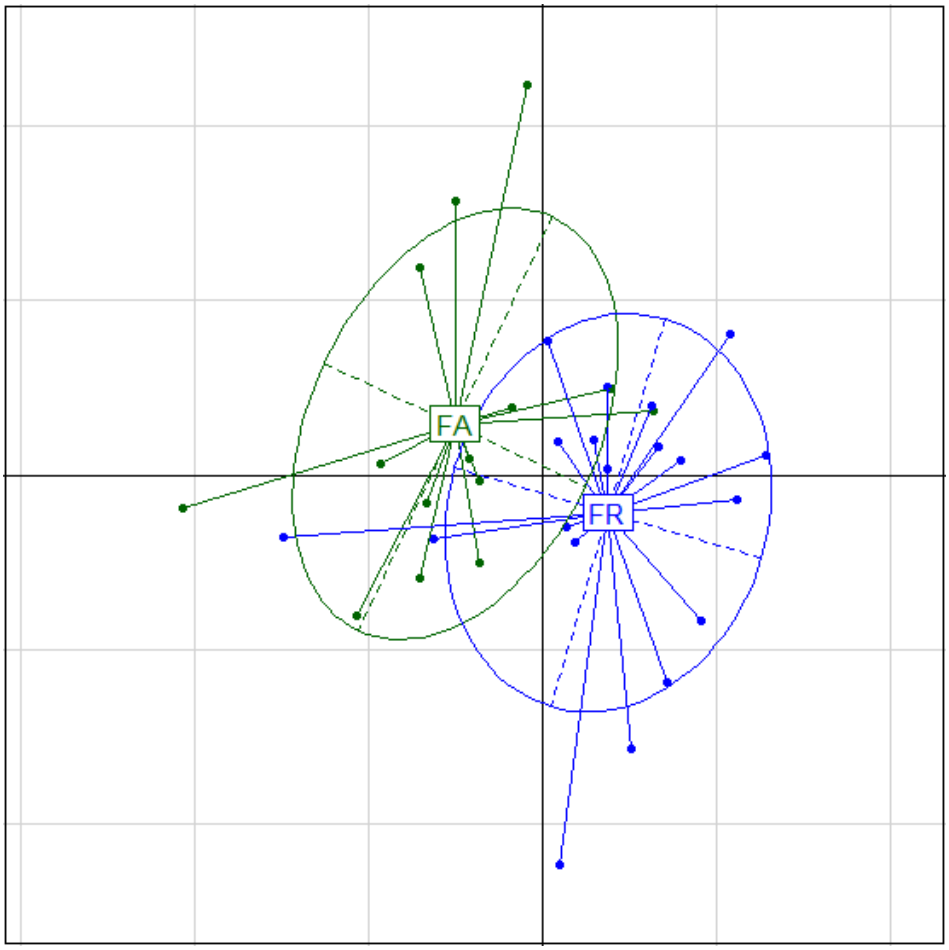
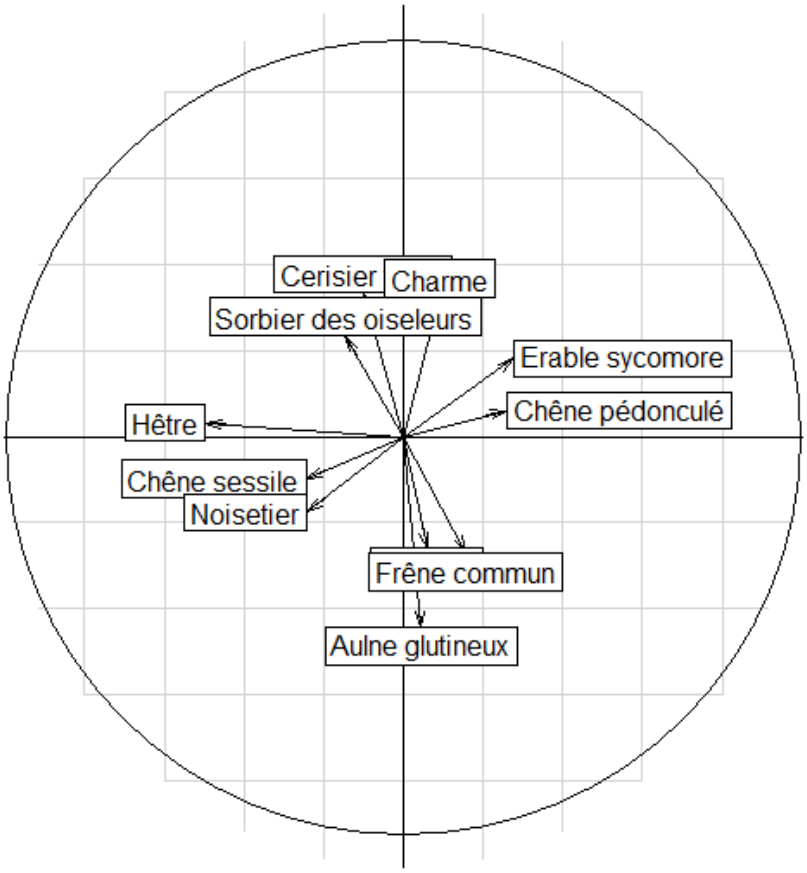


Figure 3.13 : Plan des axes 3 (horizontal) et 2 (vertical) de l'ACP intra-site des surfaces terrières des essences du peuplement (33 placettes, 11 essences présentes dans au moins 2 placettes). Représentation des placettes. Sur l'axe 3, séparation significative des forêts anciennes et récentes (F=14,9, P=1,1*10^{-3}). La variance intra-site représente 33,7% de la variance totale. L'axe 3 représente 5,3% de la variance totale. L'effet histoire représente 30% de la variance sur l'axe 3.



.

Figure 3.14 : Plan des axes 3 (horizontal) et 2 (vertical) de l'ACP intra-site des surfaces terrières des essences du peuplement (33 placettes, 11 essences présentes dans au moins 2 placettes). Représentation des variables.

3.5 - Discussion

Comme attendu d'après les nombreuses études déjà publiées, la flore phanérogamique répond très significativement dans l'ex-région Nord-Pas-de-Calais à l'ancienneté de l'état boisé, avec des espèces caractéristiques des forêts anciennes et récentes déjà bien connues. On est en effet dans le même contexte biogéographique et spatialement proche des régions belges qui avaient été antérieurement explorées par Martin Hermy. On observe une différenciation floristique des forêts récentes proches et éloignées qui, même si elle n'est pas statistiquement significative en raison probablement d'un nombre d'échantillons trop faible, est en accord avec l'hypothèse d'une limitation au moins partielle de la colonisation des espèces de forêt ancienne dans les forêts récentes par la capacité de dispersion des espèces phanérogamiques. Mais ce qui distingue le plus nettement les espèces végétales des forêts anciennes et récentes que nous avons échantillonnées sont leur valeur indicatrice pour la disponibilité en azote et pour l'acidité. Ces valeurs sont en accord avec ce que l'on observe dans les sols : plus acides et à C/N (indicateur indirect de la disponibilité en azote) plus élevés dans les forêts anciennes.

Le résultat le plus important est que la flore fongique répond elle aussi très significativement à l'ancienneté de l'état boisé. Trois causes potentielles pourraient expliquer ces différences :

- une limitation par la dispersion, comme pour les espèces vasculaires ; cette cause est sans doute la moins probable, puisque les taxons fongiques ont le plus souvent des pouvoir de dispersion considérés comme élevés, par spores transportées par le vent, l'eau et les animaux. Nous n'avons pas observé, dans les relevés de forêts récentes proches, une flore fongique plus semblable à celle des forêts anciennes que dans les forêts récentes éloignées, même de façon non significative.

- un filtrage des espèces présentes par la qualité des sols ; comme pour la flore phanérogamique, cette cause est très probablement à retenir, puisqu'il est connu que les flores fongiques réagissent fortement à l'acidité et la quantité ou qualité de la matière organique du sol (Tyler, 1985), qui diffèrent dans notre échantillon entre forêts anciennes et récentes.

- un filtrage des espèces présentes par le type ou la nature des espèces d'arbres présentes. Les différences de composition dendrologique des peuplements échantillonnés étaient faibles. Mais cela pourrait induire des différences importantes de communautés fongiques. C'est en particulier vrai pour les taxons ectomycorhiziens, puisqu'ils dépendent de la présence d'essences hôtes particulières. Malgré nos efforts pour échantillonner sous des peuplements le plus homogène possible entre forêt ancienne et récente, nous observons de petites différences de composition en essences, et en particulier sur la proportion, dans les peuplements, entre essence à ectomycorhizes et essences à ectomycorhizes. Ces faibles différences pourraient être en partie à l'origine de la différenciation des flores fongiques.
  Les différences de composition dendrologique pourraient aussi jouer, indépendamment de la nature ecto ou endomycorhizienne des essences, par l'effet de la composition chimique des feuilles et litières, des pluviolessivats, des exudats racinaires et écoulements le long du tronc. A l'encontre de cette hypothèse, nous n'avons pas observé de différences de composition chimique des litières en forêt ancienne ou récente, du moins pour les paramètres mesurés. Et il n'y avait, en proportion, pas plus de taxons qui répondaient à l'ancienneté dans les litières que dans les sols.
  Enfin, il se peut que les litières que nous avons prélevées aient été en partie polluées par des essences absentes de la placette inventoriée mais à proximité. En effet, les placettes dominées par des Fagacées en forêt récente sont souvent des îlots au milieu d'une matrice arborescente dominée par les érables ou les frênes.

Ces différences de communautés de champignons peuvent expliquer, en retour, le maintien à long terme des différences de fonctionnement entre forêts anciennes et récentes.

La recherche d'espèces indicatrices de l'ancienneté dans des échantillons de taille réduite tel que celui décrit dans le présent chapitre est limitée par la faible puissance statistique mise en œuvre. Cela explique pourquoi nous avons beaucoup plus facilement mis en évidence les effets au niveau des communautés, par analyse multivariable, qu'au niveau des taxons pris individuellement, par comparaison de fréquences en forêt ancienne et récente. Une façon de palier à cette difficulté est d'utiliser des bases de données de relevés pré-existants qui contiennent aujourd'hui des centaines ou milliers de relevés. C'est ce qui sera fait au chapitre suivant. Ce n'est cependant possible aujourd'hui qu'avec les espèces phanérogamiques.

4- identification des espèces phanérogamiques liées à l'ancienneté de l'état boisé par croisement de la carte des forêts anciennes avec les données floristiques de l'Inventaire forestier national (IGN).

L'inventaire forestier national effectue des relevés floristiques sur ses placettes d'inventaire. Les relevés de l'ex-région Nord-Pas-de-Calais ont eu lieu en 2000-(2001) pour le dernier inventaire décennal, qui comprenait 1269 relevés, et annuellement depuis 2005 (454 relevés jusqu'en 2013 inclus).

Après croisement avec la carte des forêts anciennes, il apparaît que 1275 relevés sont situés en forêt ancienne, et 447 en forêt récente.

Ces relevés floristiques sont effectués sur 700 m^2, en une seule strate. Même s'ils tendent à l'exhaustivité, ils ne sont pas complets (moyenne de 17,3 espèces notées). Mais leur nombre et, surtout, l'homogénéité de l'échantillonnage permettent une recherche des espèces liées à l'ancienneté de l'état boisé.

Nous avons, pour chacun des 448 taxons relevés dans l'ex-région Nord-Pas-de-Calais, calculé sa fréquence de présence dans les forêts anciennes et récentes (pourcentage des relevés de forêt ancienne ou récente où se trouve l'espèce). Nous avons ensuite comparé ces deux fréquences par un test exact de Fisher. Une correction des niveaux de significativité par la méthode du « false discovery rate » a ensuite été appliquée, en raison du grand nombre de tests effectués.

Un des problèmes de ce type de comparaisons est le fait qu'il peut exister des liens entre l'occupation ancienne du sol et d'autres facteurs écologiques expliquant la présence ou l'absence des espèces. Le facteur principal dont il faut tenir compte à cette échelle d'étude est le substrat géologique. Nous avons regroupé, à partir des relevés pédologiques de l'Ifn, les substrats de l'ensemble de 1722 relevés en 3 grandes classes : les relevés sur substrat siliceux, argileux ou calcaire. Nous avons donc effectué quatre séries de comparaisons entre forêts anciennes et récentes. La première sur l'ensemble de l'échantillon. Les 3 autres en analysant séparément les 3 grands types de substrats géologiques (tableau 4.1 ci-dessous).

	Ensemble du Nord et du Pas-de-Calais	Substrats siliceux	Substrats argileux	Substrats calcaires
Forêt ancienne	1275	854	267	154
Forêt récente	447	198	70	179
Total	1722	1052	337	333

Tableau 4.I – Répartition des relevés Ifn selon le type d'occupation ancienne et le substrat géologique.

On constate que l'échantillon Ifn a une sur-représentation des forêts anciennes, puisqu'elles représentent 74% des relevés Ifn, et seulement 49% des surfaces forestières, d'après la partie 2 de ce rapport.

La liste des taxons caractéristiques de chacun de ces types de milieux est donnée en annexe au rapport.

On obtient dans l'ensemble de l'échantillon 113 taxons qui répondent à l'ancienneté de l'état boisé, dans un sens ou un autre (tableau 4.II). Le nombre d'espèces identifiées dépend du nombre de relevés disponibles. Plus le nombre de relevés dans l'une des deux classes à comparer (forêt ancienne ou récente) est faible, moins on arrive à mettre en évidence les différences de comportement des espèces. Pour les substrats argileux pour lesquels on ne dispose que de 70 relevés de forêt récente, on n'a pu identifier que 13 espèces liées à l'ancienneté.

Mais au-delà de ce seul effet statistique, il est probable que les substrats siliceux, donc acides, soient plus propices à l'établissement d'une différenciation de flore entre forêts ancienne et récente. En effet, un apport d'origine agricole aura probablement plus d'effet sur des sols pauvres, que sont le plus souvent les sols acides développés sur les substrats siliceux, que sur des sols plus riches, tels que les sols développés sur substrats calcaires.

Il n'y a qu'une seule espèce qui change de comportement selon le substrat, c'est le frêne : espèce de forêt ancienne dans le sous-échantillon sur substrat calcaire, il devient lié aux forêts récentes dans l'échantillon total. Ce comportement un peu inattendu du frêne, caractéristique des forêts anciennes dans certaines zones, alors que son comportement pionnier devrait le ranger avec les espèces de forêt récente, avait déjà été observé dans les Pyrénées (Dupouey *et al*., 2017).

	Tous substrats confondus	Substrats siliceux	Substrats argileux	Substrats calcaires
Forêt ancienne	37	29	5	28
Forêt récente	76	56	8	13
Total	113	85	13	41

Tableau 4.II – Nombre d'espèces caractéristiques du type d'occupation ancienne en fonction du substrat géologique.

On observe que le nombre d'espèces indicatrices est plus élevé pour les forêts récentes sur les substrats siliceux et argileux, alors que c'est l'inverse sur les substrats calcaires. Il est probable que cela reflète en partie le niveau de richesse chimique des sols : sur substrats acides, les forêts récentes voient leur pH et leur richesse minérale s'élever par rapport aux forêts anciennes. Or, ce niveau de richesse est connu pour être un régulateur très fort, à bas pH, de la diversité en espèces. On comprend donc que les espèces de forêts récentes soient plus nombreuses que celles de forêts anciennes. Sur substrat calcaire, cette contrainte ne joue plus, ou moins. De plus, plusieurs espèces à tendance neutrophile ou calcicole, qui étaient caractéristiques des forêts récentes sur substrat acide, sont ubiquistes sur substrat calcaire (*Euonymus europaeus* par exemple).

Ces listes d'espèces fournissent des indicateurs de l'ancienneté de l'état boisé, qui peuvent être utilisés lors des relevés de terrain.

Réalisation du projet en comparaison avec les objectifs initiaux

Par rapport au projet initial, deux principaux objectifs principaux ont été atteints :

. réaliser et mettre à disposition des acteurs régionaux une carte de l'ancienneté de l'état boisé, à forte précision spatiale ;

. étudier le rôle de l'ancienneté de l'état boisé sur les flores phanérogamique et fongique. Nous avons en particulier mis en évidence une différence importante de composition des communautrés de champignons du sol entre forêts anciennes et récentes.

Par contre, deux objectifs n'ont pu être atteint : le plan d'échantillonnage initial a dû être revu à la baisse et les relevés de carpophores n'ont pu être réalisés.

Il s'est avéré finalement difficile de trouver des placettes répondant à nos contraintes d'échantillonnage, qui étaient drastiques mais nécessaires : distance adéquate entre relevés de forêt ancienne et récente, milieux (topographie, sols…) homogènes, taille minimale des patchs sélectionnés, usage ancien en forêt récente de type terre labourable à l'exclusion de tout autre... Il faudrait, pour rendre cette étape plus facilement réalisable, relâcher certaines contraintes d'échantillonnage. Les deux critères deux choix les plus contraignants sont : (i) de pouvoir installer en forêt récente, dans un même site, une placette proche et une placette éloignée de la forêt ancienne car les patchs de forêts récente adjacents aux forêts anciennes sont souvent petits et (ii) de pouvoir trouver suffisamment de Fagacées (chênes ou hêtres) dans les forêts récentes. En effet, les forêts récentes de l'ex-région Nord-Pas-de-Calais portent souvent des peuplements moins âgés que les forêts anciennes.

Le décès sur le terrain d'un jeune technicien, Nicolas Métral, lors de la phase de recherche des sites, a été un choc psychologique extrême pour l'équipe. Il a rendu la suite du travail plus difficile, à la fois moralement et matériellement.

Une autre difficulté a été l'accès aux forêts privées. Le CRPF a heureusement fait un travail très efficace de recherche et de contact des propriétaires, sans lequel ce projet n'aurait pu être réalisé. Mais il existe des réticences de la part de certains propriétaires qui rendent ce type d'échantillonnage difficile. Par exemple, peu avant les inventaires dendrométriques et floristiques sur les placettes sélectionnées, un propriétaire a préféré se retirer du dispositif, sans nous en donner les raisons et alors que la première visite, guidée par son gestionnaire, s'était parfaitement bien déroulée. La crainte de dérangement du gibier par nos visites a été plusieurs fois évoquée par les propriétaires.

Les relevés de carpophores étaient initialement prévus par la Société Mycologique du Nord de la France. Celle-ci, pour diverses raisons et après quelques essais, n'a pas pu réaliser ces relevés. L'une des difficultés principales a été de pouvoir trouver des personnes pour faire ces relevés. En effet, la SMNF fonctionne sur la base du bénévolat. Seuls sont rétribués les frais de déplacement. Les emplacements des sites choisis n'ont pas permis de mobiliser les spécialistes de champignons, qui habitaient trop loin ou n'étaient plus disponibles aux dates prévues. La convention de sous-traitance prévue avec la SMNF pour ces relevés n'a donc finalement pas été signée, et seuls ont été payées les explorations initiales. Les relevés de carpophores restent difficiles à établir, puisqu'il faut passer de nombreuses fois pour espérer capturer une part significative de la diversité fongique (Moreau et al., 2003). Nous avions prévu initialement de passer 4 fois par an au minimum pendant 3 ans. L'impossibilité de réaliser ce suivi justifie d'autant plus le développement des méthodes moléculaires d'identification que nous avons employées.

Un nouvel objectif, qui n'était pas prévu initialement, a été atteint. Il s'agit de l'identification à l'échelle régionale des espèces liées à l'ancienneté de l'état boisé (partie 4 et annexe) par croisement entre la carte de l'ancienneté et les données botaniques de l'Inventaire forestier. Nous avons en particulier pu résoudre le problème que posait la non diffusion par l'Ifn des coordonnées exactes de leurs relevés. Les données de l'Ifn sont en théorie toutes libres et en accès sur Internet, sauf les coordonnées des relevés. Or, pour identifier si un relevé est en forêt ancienne ou récente, il faut connaître sa position exacte. L'Ifn a pu effectuer le croisement de la couche de l'ancienneté, que nous lui avons fournie, avec ses relevés, et nous envoyer le résultat de ce croisement.

Il était prévu initialement de ne pouvoir mesurer dans les litières que le carbone et l'azote. Finalement, grâce à une offre de l'INRA de Bordeaux, nous avons pu analyser plus en détail ces litières (cations, phosphore, celluloses, lignine).

Valorisation des résultats

Article scientifique en préparation

Dupouey JL, Buée M, Chauchard S, Courtecuisse R, Decocq G, Delcourte M, Leroy N, Augusto L, Montpied P, Moreau PA, Pargade J, Sersoub N. 2016. Fungi communities of ancient and recent forests differ.

Présentations orales à des colloques

Dupouey JL *et al*. (28 auteurs). 2016. Cartographie des forêts anciennes de France - Objectifs, bilan et perspectives. Colloque « Géohistoire de l'environnement et des paysages », 12-14 octobre 2016, Toulouse.

Dupouey JL, Bergès L, Chauchard S, Cordonnier T, Feiss T, Montpied P, Rochel X. 2016. Forest ecosystems : all ancient human actions do not equally matter. International Conference « Into the Woods. Overlapping perspectives on the history of ancient forests », Padova, 18-20 avril 2017.

Article de colloque

Jude S, Leroy N, Chauchard S, Montpied P, Rochel X, Dupouey JL. 2016. Évolution forestière du Nord-Pas-de-Calais entre le XIX^{e} et le XXI^{e} siècle. Aspects méthodologiques, premiers résultats. Groupe d'Histoire des Forêts Françaises, Journée d'études « Le temps des territoires », Arras, 2-3 juin 2016. 8 p., sous presse. [article accompagnant une présentation orale invitée]

Poster

Dupouey JL, Buée M, Chauchard S, Courtecuisse R, Decocq G, Delcourte M, Leroy N, Montpied P, Moreau PA, Pargade J, Sersoub N. 2016. Impact des occupations anciennes du sol sur les communautés fongiques dans les forêts des Hauts-de-France. Colloque « Géohistoire de l'environnement et des paysages », 12-14 octobre 2016, Toulouse.

Rapports de stages

Weinbach A. 2014. *Characterisation of ancient and recent forest stands in the Nord-Pas-de-Calais region*, rapport de stage L3, ENS-Lyon, 8 p.

Jude S. 2015. Analyse des évolutions forestières du XIX^{e} au XXI^{e} siècle dans le Nord-Pas-de-Calais et impact sur la biodiversité végétale. Mémoire de Master 2, INRA-Université de Lorraine, 108 p.

Sersoub N. 2016. Analyse des données fongiques et floristiques en fonction de l'ancienneté de l'état boisé dans les forêts du Nord-Pas-de-Calais. Mémoire de Master 2, INRA-Université de Lyon 1, 23 + XXIII p.

Document de vulgarisation auprès des propriétaires forestiers

Révision en cours du document de vulgarisation :
Naman S, Amandier L, Beaudesson P, Laporte M. 2013. Les plantes et l'ancienneté de l'état boisé. CNPF, Paris, 31 p.

Présentations aux acteurs de la région Hauts-de-France

Dupouey JL. 2014. Niveau de recolonisation des forêts récentes par les champignons du sol et la flore herbacée des forêts anciennes du nord de la France. Séminaire « Au croisement de la recherche et des territoires : 28 projets au service de la biodiversité », Projet ReForRe, Région Nord-Pas-de-Calais, Lille, 3-4 novembre 2014. [présentation orale]

Organisation d'un séminaire de restitution du projet auprès des acteurs régionaux (propriétaires, gestionnaires des forêts et de l'environnement, chercheurs et enseignants), le 24 novembre 2017. Deux présentations concernaient spécifiquement les résultats du projet :

Dupouey JL. Cartographie des forêts anciennes et récentes du Nord-Pas-de-Calais.

Buée M. Impact de l'ancienneté de l'état boisé sur la biodiversité des plantes et des champignons.

Deux autres étaient réalisées par des participants du projet et ouvraient à des perspectives plus larges :

Decocq G. Les forêts anciennes et récentes : importance et nature du concept.

Delcourte M. L'histoire des pratiques forestières dans l'Avesnois entre le XIV^{e} et le XIX^{e} siècles.

L'ensemble des présentations de ce séminaire est disponible sur Internet (http://www.cnpf.fr/hautsdefrance/actualite/voir/813/n:682).

Bases de données alimentées par le projet

Les données floristiques ont été saisies dans la BD écologique de l'Unité EEF. Elles sont disponibles librement sur demande. Il a été proposé au Conservatoire Botanique National de Bailleul d'en recueillir une copie.

La carte de l'ancienneté de l'état boisé de l'ex-région Nord-Pas-de-Calais s'insère dans un projet national et à long terme de cartographie des forêts anciennes, piloté par l'IGN (Dupouey *et al*., 2007). Elle devrait être disponible, à terme, sur le Géoportail de l'IGN.

Mise à disposition des données

La carte vectorisée et géoréférencée de l'ancienneté de l'état boisé a été transmise à la Région Hauts-de-France, qui l'a mise en accès Internet sous deux formes :

. en visualisation sur le portail Online de la Région Hauts-de-France, *sigale* :

http://sigale.maps.arcgis.com/apps/webappviewer/index.html?id=cdbd7532eee84305b9a07e616f2cf4ff

. en téléchargement libre de la couche en format shapefile, sur le site Open Data de la Région, à l'adresse :

https://opendata.hautsdefrance.fr/dataset/forets-anciennes

Il faut souligner que c'est la première région de France à avoir mis en accès libre cette information, alors que la digitalisation de régions entières ailleurs en France est réalisée depuis plus de 10 ans maintenant.

Les relevés effectués dans toutes les placettes (relevé dendrométrique, relevé floristique, analyses de sol) ont été transmis par le CRPF aux propriétaires et gestionnaires de chaque forêt bois privé concerné, et par l'INRA à l'ONF pour les forêts domaniales et communales, sous un format vulgarisé.

Perspectives au-delà du projet

En matière de recherche

Les deux perspectives principales sont d'effectuer des relevés de carpophores, pour compléter les études moléculaires, et d'augmenter la taille des échantillons analysés.

Notre étude ne portait que sur deux dates, 1827 et 2009. Localement ou même à l'échelle de l'ensemble de la région, il pourrait être intéressant d'étudier des dates intermédiaires. Le taux de forêts anciennes ne pourrait alors que baisser encore, puisqu'une forêt actuelle présente sur la carte d'Etat-Major a pu temporairement être mise en culture entre 1827 et 2009. Cela pourrait être fait en utilisant les premières photographies aériennes, des années 1950. Elles ont été récemment géoréférencées par l'IGN pour l'ensemble des Hauts de France. Mais la vectorisation des forêts sur ces photographies reste un travail très important.

Si l'on s'intéresse à l'impact des changements d'usage des sols sur la biodiversité, il sera nécessaire d'étudier d'autres groupes taxonomiques que les seules flores vasculaire et fongique.

Il serait intéressant d'étudier les changements d'occupation des sols en fonction des substrats. Il est probable que les sols acides ont été moins souvent déboisés pour mise en culture que les sols sur substrat calcaire, et plus souvent abandonnés lorsqu'ils avaient été mis en culture. Mais ce type d'étude est aujourd'hui difficile, en raison de l'absence d'une carte pédologique à échelle suffisamment précise et couvrant toute la région, et parce que les données géologiques du BRGM sont actuellement payantes et chères.

Plus originale et propre à la région Hauts-de-France, il serait intéressant de croiser la carte de l'ancienneté de l'état boisé avec les informations sur les dégâts de guerre dans les forêts de la région. On pourrait ainsi étudier une question qui a été plusieurs fois posée, mais pas encore élucidée : les dégâts de guerre dans les forêts ont-ils joué un rôle sur la présence des espèces de forêt ancienne ? La perturbation, a priori massive, liée à ces dégâts a-t-elle joué un rôle particulier sur la distribution des espèces, ou bien n'est-ce finalement que l'équivalent d'une forte coupe ? Des cartes précises de dégâts, dressées dans les années 1920 sont disponibles pour la région. Elles permettraient de faire ces croisements et de monter un échantillonnage adéquat pour tenter de répondre à la question. Le travail avec l'Université d'Amiens dans le cadre de ReForRe a permis d'envisager ce nouveau projet.

Un développement important de ces recherches sur l'impact de l'histoire sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers actuels est de ne plus s'intéresser seulement aux impacts des changements d'occupation du sol (reboisement versus continuité forestière dans notre projet), mais aussi aux impacts des activités humaines en forêt. Les forêts ont connu des phases d'utilisation intenses, en particulier une sur-exploitation du bois croissante jusqu'au milieu du XIX^{e} siècle. Reste-t-il des traces, dans les sols, les peuplements forestiers, la végétation herbacée ou d'autres composantes de la biodiversité de ces exportations minérales qui ont dû appauvrir les écosystèmes ? Cette question de la résilience à long terme des forêts par rapport à des perturbations de type sur-exploitation n'a quasiment pas été étudiée en France. La thèse que Marie Delcourte, participante du projet ReForRe, a mené en parallèle au projet, apporte des éléments historiques pertinents pour aborder cette question. Elle a en particulier permis d'identifier de façon spatiale et temporelle précise des zones anciennes et adjacentes de sur-exploitation et non sur-exploitation, qui pourraient être aujourd'hui échantillonnées pour étudier sols et biodiversité.

Un dernier point : la carte des forêts anciennes a vocation à être utilisée dans tous les projets de recherche forestiers qui comprennent une partie d'échantillonnage sur le terrain. En effet, il serait dangereux d'étudier l'effet de la plupart des facteurs écologiques sans tenir compte des effets de l'ancienneté de l'état boisé. A simple titre d'exemple, comparer des croissances ou des états de santé d'arbres en fonction des milieux se fera de façon plus pertinente si l'ancienneté est prise en compte dès le départ, dans l'échantillonnage.

En matière de politiques publiques

La Région est engagée depuis plusieurs années dans plusieurs programmes importants de gestion et conservation de la biodiversité. Les résultats de ce projet, et en particulier la carte des forêts anciennes, ont vocation à être intégrés dans ces projets. L'exemple le plus immédiat est l'établissement des trames verte et bleue régionales. Elles ont été établies à un moment où cette connaissance sur l'ancienneté de l'état boisé n'était pas disponible. Or, puisque les espèces de forêt ancienne sont justement celles qui ont le plus de difficultés à se disperser dans l'environnement, il faut prendre en compte cette contrainte dans le dessin des trames. Les trames sont aujourd'hui déjà orientées, depuis des massifs sources vers des massifs puits. Nos résultats montrent que, lors du choix des massifs sources, il faut prendre en compte leur caractère ancien ou non, par exemple en calculant la proportion en surface de forêt ancienne dans le massif.

De façon plus générale, c'est une connaissance qui pourra être utile dans la gestion à l'échelle territoriale.

En matière de mesures de gestion ou préservation pour des acteurs publics ou privés ou autres mesures

Il ne s'agit pas de donner un statut de protection aux forêts anciennes, qui représentent des surfaces encore relativement importantes, en proportion de la forêt totale. Mais d'intégrer ce facteur dans la recherche et le choix des zones devant ou non bénéficier d'un statut de protection. Par exemple, on pourrait maintenant compléter cette étude par la recherche des peuplements âgés et/ou à gros bois, qui sont rares dans la région. Le couplage peuplements mâtures et longue continuité de l'état boisé permettrait alors de cibler des zones de préservation potentiellement intéressantes. Il faut remarquer que, les forêts domaniales étant pour la plupart anciennes, toute action de préservation de peuplements mâtures en forêt domaniale répond automatiquement aux deux critères. Cela n'est pas le cas en forêt privée, où une large part des forêts sont récentes.

Il serait intéressant de vectoriser les autres occupations du sol de la carte d'Etat-Major, au-delà des seules forêts vectorisées au cours de ce projet. Cela permettrait par exemple de localiser les anciennes prairies de fauche, ou les anciens pâquis (milieux ouverts au pâturage, souvent collectif). Comme pour les forêts, les habitats ouverts ont probablement une valeur patrimoniale actuelle plus importante, ou du moins différente, lorsqu'ils ont connu une longue continuité. De plus, les prairies de fauche anciennes étant localisées dans des milieux très souvent humides, leur connaissance permet de faciliter la recherche des zones humides potentielles actuelles. La carte des prairies de fauche de l'Etat-Major a par exemple été utilisée dans plusieurs études régionales de recherche et cartographie des zones humides potentielles.

A l'inverse des forêts anciennes, les forêts récentes sont développées sur d'anciens terroirs agricoles (anciens vergers, labours, vignes, prairies de fauche, pâtures…). Quand il s'agit d'anciennes terres de labour ou de vignes, l'intensité des usages anciens peut entraîner des modifications importantes et à très long terme de la biodiversité (Dupouey *et al*., 2002). S'il faut intensifier dans l'avenir la gestion, les pratiques sylvicoles et les niveaux de prélèvement de bois dans certains territoires, nos résultats suggèrent que les forêts récentes seraient plus propices à cette intensification puisque leur biodiversité a déjà subi une érosion liée à l'agriculture ancienne. Cependant, il faut rester prudent la validité d'un message aussi général, et étudier plus précisément chaque cas : la zone forestière qu'on veut intensifier est-elle bien issue de terres de labours anciennes, et non de prairies de fauches ou de vergers anciens ? Contient-elle aujourd'hui des éléments de biodiversité remarquable, même si elle est récente ? On observe une tendance à ce que certaines espèces rares de milieux ouverts se retrouvent plus fréquemment en forêt récente qu'en forêt ancienne, même si cela n'a pas pu être formellement démontré aujourd'hui.

En termes de gestion, nous avons démarré avec le CRPF et AgroParisTech une étude sur l'établissement de cartes de pH du sol prédit à partir de variables environnementales disponibles en bases de données, afin d'aider les sylviculteurs dans le choix des essences. Les premiers résultats montrent que la connaissance de l'état ancien, boisé ou non boisé, des forêts actuelles permet, dans ces modèles prédictifs, d'améliorer sensiblement la qualité de la prédiction.

De façon concrète, les listes d'espèces présentées en annexe fournissent des bio-indicateurs utiles de l'ancienneté de l'état boisé.

La vectorisation des cours d'eau de la carte d'Etat-Major, précisément figurés, permettrait de reconstruire l'évolution du réseau hydrographique jusqu'à un niveau fin. C'est un élément important de l'aménagement du territoire. La carte peut déjà permettre d'étudier l'évolution historique du trait de côte.

Notre travail peut constituer un support pédagogique qui nous semble pertinent, à tous les niveaux de l'enseignement, pour présenter et faire travailler les élèves ou les étudiants sur des projets multidisciplinaires liant écologie, géographie et histoire. On peut par exemple leur faire chercher, dessiner, calculer la surface, selon le niveau, des forêts anciennes et récentes de leur commune, sur papier ou sur informatique. Ces travaux permettent de faire prendre conscience aux élèves de la rapidité des changements de l'environnement et de quelques enjeux associés.
Une action utile est simplement de faire connaître aux acteurs de la forêt et de l'environnement cette dichotomie historique dans les paysages qui joue un rôle fort sur la biodiversité.

En matière de nouvelles coopérations et de nouveaux projets

Le projet a permis d'ouvrir de nouvelles perspectives de recherche entre l'Université de Picardie et l'INRA de Nancy. Un projet commun a démarré sur les traces historiques dans la répartition des clones de la petite pervenche, une espèce liée à l'Homme. J.L. Dupouey a été invité comme rapporteur d'une thèse de l'Université d'Amiens, patronnée par G. Decocq, en écologie historique.

Des contacts ont été noués au cours du projet avec le Conservatoire Botanique National (CBN) de Bailleul. Les données floristiques de ReForRe devraient y être conservées. Mais surtout, à la suite du séminaire final, un projet a démarré pour identifier les espèces caractéristiques des forêts anciennes et récentes à partir de la base de données du CBN, sur le modèle de ce qui a été fait dans le projet avec les données de l'Inventaire forestier national. Cette nouvelle comparaison sera intéressante car, contrairement à l'Ifn, les relevés du CBN semblent mieux couvrir les forêts récentes. Une première analyse rapide montre que, sur les 19393 « lieux » d'observation transmis se situant entièrement en forêt ancienne ou récente, 63% sont en forêt récente (alors que ce pourcentage n'était que de 26% pour l'Ifn).

La participation de Marie Delcourte au projet a permis d'ouvrir de nouvelles perspectives concernant l'impact des activités humaines en forêt.

Remerciements

Nous remercions Rebecca Vuillemin qui a contribué à la vectorisation et au géoréférencement de la carte d'Etat-Major. Les stagiaires de licence et master Avril Weinbach, Nabil Sersoub et Sophie Jude ont apporté une contribution significative au projet.

Laurent Augusto et Catherine Lambrot à l'INRA de Bordeaux ont permis la réalisation des analyses de litière non prévues initialement. Nous les en remercions.

Les UMR 1136 et 1137 bénéficient d'une aide de l'Etat gérée par l'Agence Nationale de la Recherche au titre du programme Investissements d'avenir portant la référence n° ANR-11-LABX-0002-01 (Laboratoire d'Excellence ARBRE).

Références

Archaux F, Bergès L, Bouget C, Brin A, Chauchard S, Dauffy-Richard E, Dubs F, Dupouey JL, Sevrin E. 2014. Dispersion et persistance de la biodiversité dans la trame forestière (DISTRAFOR). Programme « Biodiversité, gestion forestière et politiques publiques », GIP-ECOFOR, rapport final, 109 p. + ann.

Baath E, Anderson TH. 2003. Comparison of soil fungal/bacterial ratios in a pH gradient using physiological and PLFA-based techniques. Soil Biol. Biochem. 35: 955-963.

Buée M, Maurice JP, Zeller B, Andrianarisoa S, Ranger J, Courtecuisse R, Marçais B, Le Tacon F. 2011. Influence of tree species on richness and diversity of epigeous fungal communities in a French temperate forest stand. Fungal Ecology 4: 22-31.

Buée M, Reich M, Murat C, Morin E, Nilsson RH, Uroz S, Martin F. 2009. 454 pyrosequencing analyses of forest soils reveal an unexpectedly high fungal diversity. New Phytologist 184: 449-456.

Cinotti B. 1996. Évolution des surfaces boisées en France : proposition de reconstitution depuis le début du XIX^{e} siècle. Revue forestière française, 47 (6), 547-562.

Diédhiou AG, Dupouey JL, Buée M, Dambrine E, Laüt L, Garbaye J. 2009. Response of ectomycorrhizal communities to past Roman occupation in an oak forest. Soil Biology and Biochemistry 41: 2206-2213.

Diédhiou AG, Dupouey JL, Buée M, Dambrine E, Laüt L, Garbaye J. 2010. The functional structure of ectomycorrhizal communities in an oak forest in central France witnesses ancient Gallo-Roman farming practices. Soil Biology and Biochemistry 42: 860-862.

Dorly M, Duval J. 1979. Les dunes littorales du Nord de la France. Nature et loisirs 5: 421-434.

Dubois JJ. 1980. L'évolution des paysages forestiers de la région du Nord : l'intérêt de l'analyse régressive des paysages. Hommes et Terre du Nord, 3, 27-63.

Dubois JJ. 1989. Espaces et milieux forestiers dans le Nord de la France. Étude de biogéographie historique. Thèse de doctorat d'État, Université Paris-I Panthéon-Sorbonne, 2 vol., 1023 p.

Dumont J. 2013. Les forêts anciennes du Parc Naturel Régional du Luberon. Etude floristique et compléments cartographiques. Mémoire 3^{e} année, AgroParisTech-PNR Luberon-INRA, 61 p. + ann.

Dupouey JL, Bachacou J, Cosserat R, Aberdam S, Vallauri D, Chappart G, Corvisier de Villèle MA. 2007. Vers la réalisation d'une carte géoréférencée des forêts anciennes de France. Le Monde des Cartes, 191, 85-98.

Dupouey JL, Bergès L (coord.). 2010. Corylus : Influence de la composition et de la structure des masses forestières sur la biodiversité, Biodiversité et gestion forestière, Résultats scientifiques et acquis pour les gestionnaires et décideurs, Projets 2005-2009, GIP Ecofor, MEEDDM, 89-108.

Dupouey JL, Besoain R, Chauchard S, Feiss T, Laigle I, Montpied P, Rochel X, Cordonnier T, Bergès L. 2014. Identifier les facteurs historiques de vulnérabilité dans la relation sylviculture-biodiversité, projet FORGECO, programme ANR Systerra, Compte-rendu de fin de projet, Annexe Ia, 52 p.

Dupouey JL, Dambrine E, Laffite JD, Moares C. 2002. Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. Ecology 83: 2978-2984.

Dupouey JL, Grel A, Larrieu L, Heintz W, Leroy N, Montpied P, Corriol G, Hamdi E, Deconchat M, Vallauri D. 2017. Cartographie de l'occupation des sols des Pyrénées en 1850 et identification des plantes vasculaires indicatrices de l'ancienneté de l'état boisé, sous presse.

Dupouey JL, Sciama D, Koerner W, Dambrine E, Rameau JC. 2002. La végétation des forêts anciennes. Revue forestière française, 54 (6), 521-532.

Fagerland MW, Lydersen S, Laake P. 2013. The McNemar test for binary matched-pairs data: Mid-p and asymptotic are better than exact conditional. BMC Medical Research Methodology 13: 91.

Favre C, Grel A, Granier E, Cosserat-Mangeot R, Bachacou J, Heydt N, Dupouey JL. 2012. 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'Etat-Major. Version 12.8, INRA, 58 p.

Fichtner A, von Oheimb G, Härdtle W, Wilken C, Gutknecht JLM. 2014. Effects of anthropogenic disturbances on soil microbial communities in oak forests persist for more than 100 years. Soil Biology and Biochemistry 70: 79-87.

Hermy M, Honnay O, Firbank L, Grashof-Bokdam C, Lawesson JE. 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. Biological Conservation 91: 9-22.

IGN. 2002. La cartographie forestière - version 2 - de l'Inventaire forestier national. Guide technique, IGN, Paris, 53 p.

IGN, 2016, Inventaire forestier, http://inventaire-forestier.ign.fr/, consulté le 5/11/2016.

Lilleskov EA, Fahey TJ, Horton TR, Lovett GM. 2002. Below ground ectomycorrhizal fungal community change over a nitrogen deposition gradient in Alaska. Ecology 83: 104-115.

Moreau PA, Corriol G, Gueidan C, Daillant O, Courtecuisse R. 2003. Inventaire des champignons supérieurs et des lichens sur 12 placettes du réseau et dans un site atelier de l'INRA / GIP ECOFOR. Résultats d'un projet pilote (1996-1998) / RENECOFOR Office National des Forêts, bureau recherche et Développement, Fontainebleau. 96 p. + ann.

de la Pena E, Baeten L, Steel H, Viaene N, De Sutter N, De Schrijver A, Verheyen K. 2016. Beyond plant–soil feedbacks: mechanisms driving plant community shifts due to land-use legacies in post-agricultural forests. Functional Ecology 30: 1073–1085.

Petit-Berghem Y. 1996. Etude de la dynamique des milieux forestiers du littoral du Nord de la France. Thèse de doctorat, Université de Lille, 2 vol., 473 p.

Sciama D, Augusto L, Dupouey JL, Gonzalez M, Moares Domínguez C. 2009. Floristic and ecological differences between recent and ancient forests growing on non-acidic soils. Forest Ecology and Management 258: 600-608.

Tallier PA. 2004. Entre déboisements, boisements et reboisements, deux siècles d'histoire des forêts belges (1750-1950). Forêt Wallonne 68: 8-19.

Tyler G. 1985. Macrofungal flora of swedish beech forest related to soil organic matter and acidity characteristics. Forest Ecology and Management 10: 13-29.

Vallauri D, Grel A, Granier E, Dupouey JL. 2012. Les forêts de Cassini. Analyse quantitative et comparaison avec les forêts actuelles. Rapport WWF/INRA, 66 p.

Annexe - Espèces liées à l'ancienneté de l'état boisé, identifiées par croisement entre la base de données floristique de l'Inventaire forestier national et la carte de l'ancienneté de l'état boisé établie dans le présent projet.

Espèces de forêt ancienne.

La troisième ligne du tableau indique les nombres de relevés disponibles dans chaque type de substrat. Les colonnes « FA » «et « FR » indiquent la fréquence de présence (en %) de l'espèce en forêts ancienne et récente, respectivement. La colonne « signif. » indique la significativité de la différence entre les deux fréquences de présence : * : P<0,05 ; ** : P<0,01 ; *** : P<0,001 ; ns : non significatif.

	ensemble			substrats siliceux			substrats argileux			substrats calcaires		
Espèce	FA	FR	signif.	FA	FR	signif.	FA	FR	signif.	FA	FR	signif.
	1275	447		854	198		267	70		154	179	
Acer campestre										42,9	24,6	**
Anemone nemorosa	12,2	5,6	***	13,5	6,6	*				9,7	1,7	*
Athyrium filix-femina	23,6	5,8	***	29,5	9,1	***				7,1	0,6	*
Atrichum undulatum	40,7	9,8	***	44,8	13,1	***				21,4	1,7	***
Betula pendula	52,4	30,4	***	57,5	35,9	***						
Cardamine pratensis	3,1	0,9	*									
Carex pendula	11,9	5,1	***							29,2	5,6	***
Carex pilulifera	7	1,1	***	8	2	**						
Carex remota	13,7	2,9	***	18	4	***						
Carex sylvatica	35,2	19,9	***	29,4	13,6	***				61	22,3	***
Carex umbrosa var. umbrosa	1,7	0	*									
Carpinus betulus	70,8	25,1	***	74,4	26,8	***	65,2	40	**	61	17,3	***
Circaea lutetiana										22,1	8,4	**
Corylus avellana	49,3	36,9	***	47,7	33,3	**				62,3	36,9	***
Deschampsia cespitosa	50,4	10,7	***	53,5	9,6	***	44,9	24,3	*	42,2	6,7	***
Dicranella heteromalla	5,4	0,7	***	7	1,5	**						
Dryopteris carthusiana	29,4	9,6	***	36,2	16,2	***						
Euphorbia amygdaloides subsp. amygdaloides	5,9	1,6	***	6,7	0,5	***						
Fagus sylvatica	45,5	27,5	***	43,4	24,7	***				41,6	22,3	**
Fissidens taxifolius	2,2	0,4	*									
Galium odoratum										13	3,9	*
Hyacinthoides non-scripta	18,2	6,5	***	17,1	8,1	**				15,6	2,8	***
Juncus conglomeratus	25,5	7,4	***	28,2	10,6	***				11,7	2,8	*
Lamium galeobdolon	30	14,8	***	28,1	13,6	***				46,8	14	***
Lonicera periclymenum	41,8	22,8	***	43,8	30,3	**				29,2	12,3	**
Luzula pilosa	12,5	0,9	***	13,7	1,5	***				8,4	0	***
Luzula sylvatica subsp. sylvatica	3,6	0,9	**									
Mercurialis perennis										57,8	21,2	***
Milium effusum	29,2	10,1	***	31,6	10,6	***				18,8	4,5	***
Molinia caerulea	6,6	1,3	***	7,6	2	*						

	ensemble			substrats siliceux			substrats argileux			substrats calcaires		
Espèce	FA	FR	signif.	FA	FR	signif.	FA	FR	signif.	FA	FR	signif.
Oxalis acetosella	16,1	2	***	19,6	3	***						
Polygonatum multiflorum										22,1	10,6	*
Polytrichum formosum	28,6	3,1	***	35,1	6,1	***	22,5	2,9	**			
Potentilla sterilis										14,3	1,1	***
Primula elatior										20,1	7,8	*
Pteridium aquilinum	24,5	3,4	***	27,3	4,5	***	26,6	5,7	**			
Quercus petraea subsp. petraea	18,4	3,8	***	19,8	6,1	***	21,7	4,3	*			
Quercus robur	66,4	40,9	***	70,5	51,5	***				56,5	23,5	***
Rubus sp.	43,2	15	***	52,3	22,7	***				21,4	6,1	***
Rubus idaeus	8,9	4	**									
Sambucus racemosa	5,1	2	*									
Sorbus aucuparia subsp. aucuparia	13,9	4,9	***	17,7	8,1	**						
Stellaria holostea	13,3	6,3	***	16,9	6,6	**						
Veronica montana										10,4	0,6	***
Vinca minor	10,7	5,6	**							20,8	5	***
Viola reichenbachiana										26,6	10,1	**

Espèces de forêt récente. Même légende que pour les espèces de forêt ancienne.

	ensemble			substrats siliceux			substrats argileux			substrats calcaires		
Espèce	FA	FR	signif.	FA	FR	signif.	FA	FR	signif.	FA	FR	signif.
	1275	447		854	198		267	70		154	179	
Achillea millefolium	0	1,6	***									
Aesculus hippocastanum	0,2	2	**									
Agrimonia eupatoria	0,2	1,6	**									
Agrostis capillaris var. capillaris	3,7	7,8	**									
Angelica sylvestris				2,8	9,1	**						
Anthriscus sylvestris subsp. sylvestris				0,1	2,5	**						
Arctium nemorosum	1,2	4,9	***	0,4	4	**						
Arum maculatum	9,9	19,2	***	5	15,2	***						
Brachypodium pinnatum	0,5	5,6	***							1,3	10,6	**
Brachypodium sylvaticum	9	17	***	4,4	12,1	**						
Calamagrostis epigejos	3,5	9,2	***	3,5	11,1	***						
Carex arenaria	0	4,9	***	0	8,6	***						
Carex flacca subsp. flacca	1,4	3,6	*									
Carex parviflora	0	3,4	***	0	5,1	***						
Cirsium arvense	1,6	4,3	*									
Cirsium oleraceum	1,8	7,4	***							2,6	12,3	**
Cirsium palustre	4,2	10,1	***	2,5	9,1	***						
Clematis vitalba	4,8	9,2	**									
Convolvulus sepium subsp. sepium	0,8	3,4	**									
Cornus sanguinea	3,5	16,3	***	1,4	7,1	***						
Crataegus monogyna	14,3	51,7	***	8,1	42,9	***	22,5	50	**	34,4	62	***
Dactylis glomerata subsp. glomerata	2,6	12,3	***	2,3	10,1	***				4,5	17,3	**
Daphne laureola subsp. laureola				0	1,5	*						
Dioscorea communis	0,1	2,2	***	0	1,5	*						
Equisetum telmateia	0,2	2	***	0	2,5	**						
Euonymus europaeus	4,9	14,1	***	1,6	10,6	***						
Eupatorium cannabinum	4,5	9,2	**	2,3	10,6	***						
Festuca heterophylla	0,2	1,8	**	0	3	***						
Ficaria verna subsp. fertilis				10	18,2	**						
Fraxinus excelsior	47,1	68,2	***	37,1	64,1	***	56,2	80	*	86,4	68,2	**
Galium aparine	8	22,6	***	8,4	26,3	***	5,6	18,6	*			
Galium mollugo	0,5	2,2	*									
Geranium robertianum	9,3	30,2	***	5,9	28,3	***						
Geum urbanum	13,1	24,2	***	7,1	22,2	***						
Glechoma hederacea	19,1	28,2	***	17,2	26,3	*						
Hedera helix	33,5	42,5	**									
Heracleum sphondylium	2	10,5	***	0,7	9,6	***						
Hippophae rhamnoides	0	1,3	**	0	2	**						

	ensemble			substrats siliceux			substrats argileux			substrats calcaires		
Espèce	FA	FR	signif.	FA	FR	signif.	FA	FR	signif.	FA	FR	signif.
Holcus lanatus	4,7	9,4	**	4,1	12,6	***						
Holcus mollis										2,6	12,3	**
Humulus lupulus	0	1,6	***	0	2	**						
Hydrocotyle vulgaris	0	0,9	*									
Iris pseudacorus	0,2	3,4	***	0,4	3	*						
Juglans regia	0,1	2,5	***	0,1	2	*						
Lamium album	0	1,3	**	0	1,5	*						
Ligustrum vulgare	2,5	22,1	***	0,9	21,2	***				14,9	29,6	*
Lonicera xylosteum	0,1	2	***	0	2	**						
Myosotis sylvatica	0,5	2	*	0,6	3	*						
Origanum vulgare	0	0,9	*									
Phragmites australis subsp. australis	0,5	4,7	***	0,4	3,5	**				0,6	6,7	*
Pinus nigra subsp. nigra	0	1,1	**									
Pinus nigra var. corsicana	0,4	4,7	***	0,2	7,6	***						
Pinus pinaster subsp. pinaster	0	6,5	***	0	10,6	***						
Polypodium interjectum				0	1,5	*						
Populus sp.	3,8	11,6	***	2,8	10,6	***						
Prunus avium	25,1	34,5	***									
Prunus spinosa	5	19,7	***	3,5	12,6	***	5,2	25,7	***	13	25,1	*
Pseudoscleropodium purum	0,3	1,8	*									
Ranunculus repens	1,7	4,5	*	1,3	6,1	**						
Rhamnus cathartica	0	1,6	***	0	1,5	*						
Ribes nigrum	0,1	1,8	***									
Ribes rubrum	4,3	10,5	***	4,4	11,6	**	3,4	14,3	*			
Ribes uva-crispa	1,3	4,7	***	0,9	4	*						
Rosa canina	2,3	13	***	1,5	10,1	***				5,8	18,4	**
Rubus caesius	1	7,6	***	0,8	7,1	***						
Rumex sanguineus	6,7	11,2	*	4,8	11,6	**						
Salix sp.	1,3	9,4	***				1,5	12,9	**	2,6	15,1	**
Salix alba	0,1	4,9	***	0	4,5	***				0,6	6,7	*
Salix caprea	21,2	27,3	*									
Salix cinerea	0,2	1,3	*									
Sambucus nigra	23	40,9	***	20,5	37,9	***						
Solanum dulcamara	1,3	5,4	***	1,1	4,5	*						
Symphytum officinale	0,2	3,1	***	0	2,5	**						
Taraxacum sp.	0,5	3,4	***	0,5	3	*						
Taxus baccata	0,1	1,3	**	0	2	**						
Torilis japonica	0,2	2,2	***									
Ulmus minor	4,7	17	***	3,6	11,6	***	5,6	18,6	*	9,1	22,3	*
Urtica dioica	19,5	57,9	***	16,5	56,6	***	17,2	57,1	***	40,3	59,8	**
Valeriana officinalis subsp. tenuifolia	0,1	1,1	*									
Veronica sublobata	0	0,9	*									

	ensemble			substrats siliceux			substrats argileux			substrats calcaires		
Espèce	FA	FR	signif.	FA	FR	signif.	FA	FR	signif.	FA	FR	signif.
Viburnum lantana	0,3	3,8	***	0	2,5	**						
Viburnum opulus	3,1	6	*									